

Міністерство освіти та науки України
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

КУНАХ ОЛЬГА МИКОЛАЇВНА

УДК 574.4

ДИСЕРТАЦІЯ
ПРОСТОРОВА ЕКОЛОГІЯ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН
СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

03.00.16 – екологія

Біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня доктора наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____ Кунах О.М.

(підпис, ініціали та прізвище здобувача)

Науковий консультант:
Пахомов Олександр Євгенійович
доктор біологічних наук, професор

Дніпро 2018

АНОТАЦІЯ

Кунах О. М. Просторова екології ґрунтових тварин степового Придніпров'я. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. – Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара Міністерства освіти і науки України, Дніпро, 2018.

Розробка наукових принципів та методів просторової екології ґрунтових тварин для вирішення питань охорони біологічного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів, рекультивації земель в умовах степового Придніпров'я є актуальною науковою проблемою. Метою роботи є розробити принципи та методи просторової екології ґрунтових тварин як наукової основи охорони біологічного та ландшафтного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів за умов інтенсивного сільськогосподарського виробництва, рекультивації земель в умовах степового Придніпров'я. В роботі вирішені наступні завдання: розроблене наукове обґрунтування визначення особливостей просторового варіювання популяцій окремих видів ґрунтових тварин на рівні біогеоценозу на основі концепції екологічної ніші; розроблений науково-методичний інструментарій для оцінки просторового варіювання точкових об'єктів на рівні біогеоценозу та на рівні ландшафту; обґрунтована система екогеографічних показників на основі даних дистанційного зондування Землі у якості маркерів екологічної ніші тварин на ландшафтному рівні; розроблена процедура визначення розміщення видів тварин у екологічному просторі, яке може бути порівняне простором за існуючими типологічними системами біогеоценотичного покриву степової зони України; обґрунтоване уявлення про екоморфи ґрунтових тварин як структурні компоненти екологічного гіперпростору; розроблені принципи та методи оцінки просторової варіабельності угруповань тварин на різних масштабних рівнях в умовах урбанізованого середовища. Знайдені закономірності просторової організації ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу. На основі закономірностей просторового варіювання угруповань орибатид в межах агроценозу обґрунтовані індикатори якості та негативних умов агроземів.

Встановлені закономірності варіювання угруповань тварин на різних просторових рівнях. Розроблені підходи до оцінки екологічного простору педобіонтів на основі фітоіндикації екологічних режимів.

Об'єктом дослідження є ґрунтові тварини природних, сільськогосподарських, урбанізованих та техногенних екосистем степового Придніпров'я. Предмет вивчення є принципи та методи просторової екології ґрунтових тварин. В дисертації уперше встановлені просторові паттерни мікромолюсків у рекультивованих землях, які обумовлені закономірною варіабельністю екологічних режимів техноземів. Розроблений алгоритм описання просторової варіабельності точкових об'єктів та перевірки гіпотез про характер причинно-наслідкових зв'язків, які її генерують. Створено систему екогеографічних предикторів екологічної ніші тварин на ландшафтному рівні. Показане співвідношення теорії екологічної ніші та теорії нейтральності для пояснення організації угруповань герпетобіонтних павуків. Розроблена технологія оцінки просторової варіабельності угруповань ґрунтової макрофауни в умовах урбанізованого середовища. Обґрунтовані індикатори якості та негативних властивостей агроземів серед орибатид. Удосконалено адаптивний алгоритм розміщення експериментальних полігонів у просторі, систему едафічних показників, придатних для описання просторового варіювання екологічної ніші ґрунтової макрофауни. Набули подальшого розвитку уявлення про екоморфічну структуру угруповань ґрунтових тварин як маркер екологічного простору, фітоіндикація екологічного простору тварин, концепція екологічної ніші Хатчинсона і способи її кількісної оцінки та відображення у екологічному та географічному просторі, уявлення про масштабну ієрархію просторової організації популяцій та угруповань ґрунтових тварин. Результати роботи є розвитком просторової екології як цілісного напрямку та застосовані для наукового обґрунтування заходів охорони біологічного різноманіття у природному заповіднику «Дніпровсько-Орільський». Принципи та методи, розроблені у дисертації, лягли в основу моделювання просторового розміщення бур'янів та шкідників сільського господарства. Просторова екологія ґрунтових

тварин надає практичні інструменти для екологічної оцінки техноземів та динаміки відновлення екосистемних функцій у процесі рекультивації земель, порушених гірськими розробками. У роботі розроблений і апробований адаптивний алгоритм розміщення експериментальних полігонів для вивчення просторового варіювання угруповань ґрунтових безхребетних. Цей методичний прийом має самостійне практичне значення та може бути використаний для оптимізації просторового розміщення ґрунтових розрізів, точок відбору агрохімічних аналізів, геоботанічних описів і т.ін у тому числі у практиці точного землеробства. Практичне значення має методика обліку просторового варіювання ґрунтових тварин у межах полігона по регулярній сітці. Основні теоретичні положення й матеріали дисертації застосовуються при викладанні дисциплін «Екологія», «Зоологія безхребетних», «Навчальна практика по зоології», «Системний аналіз в екології», «Методи моделювання екологічних систем», «Біоіндикація» у Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара.

В дисертації показано, що послідовне застосування технік аналізу GNSFA розкриває особливості організації екологічної ніші тварин на масштабному рівні окремого біогеоценозу. Екологічна ніша мікромолюска *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) може бути описана за допомогою едафічних властивостей і властивостей рослинного покриву. За результатами ENFA-підходу встановлено, що молюски віддають перевагу ділянкам з високим вмістом у ґрунті гумусу, з більшою максимальною гігроскопічною вологістю та усадкою, але меншою температурою верхнього шару ґрунту. Карта преференції місцеперебувань є результатом перетворення дискретних точкових об'єктів у континуальну вірогіднісну змінну на основі відомостей про особливості екологічної ніші тварини. Одержані свідчення того, що моделі точкових процесів можуть бути широко застосовані для дослідження просторового розподілу тварин або слідів їх активності на масштабному рівні окремого біогеоценозу або на ландшафтному рівні. Ці моделі описують два аспекти просторового варіювання: це просторова гетерогенність або вплив коваріат (ефекти першого порядку) та міжточкові взаємодії (ефекти другого порядку). Комбінація інструментарію статистики точкових процесів та SEPATN-процедури

дозволяє перевіряти гіпотези про причинно-наслідкові зв'язки, які генерують регулярні просторі паттерни екологічних явищ. Важливим науковим результатом є те, що індекс переваги місцеперебувань, установлений за допомогою ENFA-процедури, є континуальною моделлю екологічного простору виду, яка одержана на основі точкових обліків, відомостей про просторове варіювання екогеографічних змінних та моделі факторної структури екологічної ніші тварини. Показано, що екогеографічні змінні, одержані на основі даних дистанційного зондування поверхні Землі (рельєфні показники та характеристики рослинного покриву) придатні для ефективного описання просторового розподілу тварин на ландшафтному рівні. Показано, що оцінки за регресійними моделями трофотопу та гігротопу, а також ценотичних типів, де у якості змінних-предикторів використані ваги видів за вимірами NMDS1-NMDS8, дозволяють установити місце розташування центроїда ніші виду в екологічному просторі за відповідним градієнтом. Екоморфи як цілісні екологічні групи характеризуються нормальним законом розподілу кількісних екологічних характеристик, при цьому вся сукупність екоморф може являти собою суміш нормальних розподілів. Цілісність і однорідність конкретної екоморфи є свідченням того, що її існування визначається структурно-функціональною організацією біогеоценозу, отже, екоморфічна структура компонентів біогеоценозу є відбиттям його організації. Важливим узагальненням є те, що екоморфічна ідентифікація виду несе інформацію про його ландшафтно-біогеоценотичні преференції в умовах географічного простору. Екоморфічні спектри конкретних угруповань павуків розкривають їхню роль і місце в біогеоценозі в термінах, придатних для порівняння з іншими компонентами біогеоценозу. Угруповання павуків як екологічно пластична і мобільна компонента біогеоценозу можуть бути використані як індикатор стану та режимів екосистем в умовах антропогенного навантаження. Нами встановлене, що сільватизація, яка викликає оптимізацію режиму зволоження та формування тіньової світлової структури лісового культурбіогеоценозу в умовах урбанізації сприяє збільшенню чисельності та різноманіття ґрунтової макрофауни на рівні досліджуваної точки. Режим

трофності едафотопу та представленість пратантів у рослинному угрупованні коригують відхилення видового багатства від рівня, який визначається чисельністю угруповання ґрунтової макрофауни. Доведено, що просторова організація ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу визначається просторовою варіабельністю властивостей ґрунту як середовища існування тварин і може бути представлена у термінах екоморф. Вирішення питання про співвідношення між структуралізмом та континуалізмом полягає у тому, що у екологічному просторі екологічні явища можуть мати дискретну природу та чіткі границі, а у географічному просторі екологічні явища мають континуальну природу та відсутність чітких границь. Важливим результатом є те, що формування просторових паттернів угруповання орибатид сільськогосподарського поля обумовлене агрегатною структурою та твердістю ґрунту. Індикатори якості ґрунту (високий рівень агрегатної структури та низький рівень твердості ґрунту) включають *Hypochthonius luteus*, *Ceratozetes minutissimus*, *Protoribates capucinus*, *Tectocepheus velatus* (неспеціалізовані форми), *Oppiella nova* (мешканці дрібних ґрунтових шпар). Індикаторами негативних умов, які виникли внаслідок порушення ґрунтової структури є види *Micropoppia minus* (глибокоґрунтові форми) і *Multioppia glabra* (мешканці дрібних ґрунтових шпар). Встановлене, що просторові PCNM-змінні здатні пояснити 21,38 % мінливості структури угруповання орибатид. У просторовій компоненті варіювання угруповання орибатид встановлені три масштабних рівні – широкомасштабний, середньомасштабний та детальномасштабний. Факторами середовища найбільш детермінованими є паттерни просторової мінливості на середньо- та на широкомасштабному рівнях. Загальний рівень залежності PCNM-змінних від факторів середовища дозволяє припустити істотну роль нейтральних механізмів у формуванні просторової організації угруповання орибатид. Найбільша роль нейтральних факторів характерна для детальномасштабної просторової компоненти мінливості угруповання орибатид. На основі маркування властивостей екологічного простору фітоіндикаційними шкалами розширений перелік екоморф ґрунтової макрофауни та обґрунтоване виділення аероморф і

карбонатоморф. Аероморфи – це екологічна група, що поєднує ґрунтових тварин, які надають перевагу подібним умовам аерації ґрунту. Вони представлені аерофілами, субаерофілами, геміаерофобами і субаерофобами. Карбонатоморфи – це екологічна група, що поєднує ґрунтових тварин, які надають перевагу подібним умовам карбонатності ґрунту. Аналогічно класифікації рослин, ми виділяємо карбонатофобів, акарбонатофілів, гемікарбонатофілів, карбонатофілів і гіперкарбонатофілів.

Ключові слова: простір, ґрунтові тварини, екологія, екологічна ніша, екоморфи, просторова варіабельність, рекультивація, біоіндикація, збереження біорізноманіття

Kunakh O.M. Spatial ecology of steppe Pridnieprovie soil animals. – Qualifying scientific work on the manuscript rights.

Thesis for the Degree of Doctor of biological sciences, specialty 03.00.16 – ecology. – Oles Gonchar Dnipro National University of the Ministry of Education and Science of Ukraine, Dnipro, 2018.

Development of scientific principles and methods of spatial ecology of soil animals to address issues of biodiversity protection, restoration of soil fertility, land reclamation in the conditions of steppe Dnieper region is an actual scientific problem. The aim is to develop the principles and methods of spatial ecology of soil animals as a scientific basis for the protection of biological and landscape diversity, soil fertility restoration under conditions of intensive agricultural production, land reclamation in the conditions of steppe Dnieper region. The following tasks are solved in the dissertation: the scientific principles and methods for determining the characteristics of spatial variation of certain soil animals populations at biogeocenosis level were designed based on the concept of ecological niches; developed scientific and methodological tools to assess spatial variation of points objects on the biogeocenosis level and at the landscape level; system of ecogeographic indicators based on remote sensing data as markers of animals ecological niches on landscape level was developed; a procedure for determining the placement of species in ecological space was developed that can be compared to the

existing typological space systems of the biogeocenotic cover within steppe zone of Ukraine; the concept of the soil ecomorphes as structural components of the ecological hyperspace was developed; the principles and methods for evaluating the spatial variability of animal communities at different levels of scale in terms of urban environment were developed. The patterns of spatial organization of soil macrofauna in biogeocenosis were revealed. The indicators of quality and adverse conditions of agrosemi were revealed based on the spatial patterns of variation within oribatid community within agrocenosis. The regularities of different animal communities at different spatial levels were shown. The approaches to the pedobionts ecological space assessment were developed based on phytoindication method.

Object of the investigation is soil animals of the natural, agricultural, urban and industrial ecosystems of the steppe Dnieper region. The study subject is the principles and methods of spatial ecology of soil animals. In the thesis for the first time the spatial patterns of the micromolusks were established in reclaimed lands, which are caused by environmental variability of the technosems properties. The algorithm describing spatial variability of point objects and testing hypotheses about the nature of causality that it generates was developed. The system of ecogeographic predictors of ecological niches for animals at landscape level was developed. The comparison between ecological niche theory and the theory of neutrality was done to explain the organization of spiders community. The technology of spatial variability assessment of soil macrofauna communities in terms of urban environment was developed. The quality and negative features of agrosemi indicators were based on oribatid species. Adaptive algorithm of experimental polygon location in space and the system of the edaphic indicators suitable to describe the spatial variation of soil macrofauna ecological niche was improved. The ideas about ecomorphic structure of soil animal communities as a marker of environmental space, environmental space phytoindication animals, ecological niche concept Hutchinson and methods of quantitative evaluation and display of environmental and geographical space, the idea of large-scale spatial organization hierarchy populations and groups of soil animals were further developed. The results are the development of spatial ecology as a whole direction and used for scientific study

measures to protect biodiversity in the natural reserve "Dnieper-Orilskyy." Principles and methods developed in the thesis formed the basis for modeling spatial distribution of weeds and pests in agriculture. Spatial ecology of soil animals provides practical tools for environmental assessment and dynamics technosystems restore ecosystem functions in the reclamation of land disturbed by mountain developments. The work was designed and tested an adaptive algorithm of the experimental sites location for the study of the spatial variation of soil invertebrate communities. This methodological procedure is independent practical value and can be used to optimize the spatial distribution of soil pits, sampling points agrochemical analysis, geo-botanical descriptions and the like including the practice of precision agriculture. The accounting methods of spatial variation of soil animals within the landfill on a regular grid has a practical importance. The main theoretical position and the thesis material used in teaching discipline "Ecology", "Invertebrate Zoology", "Educational practice in Zoology", "System analysis in ecology", "Methods of modeling of environmental systems", "Bioindication" in Oles Honchar Dnipro National University.

The thesis shows that consistent application of analysis techniques GNSFA reveals the particular organization of ecological niches for animals large-scale level of individual biogeocenosis. Micromolsk *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) ecological niche can be described using edaphic characteristics and properties of vegetation. The results ENFA-approach found that clams prefer areas with a high content of humus in the soil, higher maximum hygroscopic moisture and shrinkage, but lower temperature topsoil. Map habitat preferences are the result of the transformation of discrete point objects in a continual variable based on probabilistic information about the features of the ecological niche of the animal. Obtained evidence that the model of point processes can be widely used to study the spatial distribution of animals or traces of their activity on a large scale level of individual biogeocenosis or landscape level. These models describe two aspects of spatial variation: this spatial heterogeneity or covariate impact (first-order effects) and interpoints interaction (second-order effects). The combination of statistical tools and processes point-SEPATH procedure allows test hypotheses about cause-effect relationships that generate regular patterns of space environmental effects.

An important research result is that index habitat preferences set by using ENFA-procedure model is continual environmental space type, which is derived from point counts, information about the spatial variation ecogeographic variables and factor structure model of ecological niches animals. It is shown that ecogeographic variables derived from remote sensing Earth (relief performance characteristics and vegetation) suitable for effective description of the spatial distribution of animals on the landscape level. Shown that the estimates for the regression model trophotopes and hihrotops and cenotic types where the variables as predictors of weight species used for measurements NMDS1-NMDS8, allow you to set the location of the centroid species niche in the environmental space for the corresponding gradient. Ecomorphes as a holistic ecological groups are characterized by normal distribution of quantitative environmental performance, with the totality ecomorphes may be a mixture of normal distributions. The integrity and uniformity ecomorphes is specific evidence that its existence is determined by the structural and functional organization biogeocenosis therefore ecomorphes components biogeocenosis structure is a reflection of his organization. An important generalization is that ecomorphes identification of type contains information about its landscape biogeocenotic preferences in terms of geographical area. Ecomorphes spectra of specific groups of spiders reveal their role and place in biogeocenosis in terms suitable for comparison with other components biogeocenosis. Grouping plastic spiders as environmentally and mobile biogeocenosis component can be used as an indicator of ecosystem status and regime in conditions of anthropogenic load. We found that sylvatysation that causes the optimization mode moisture and light structure forming shadow forest in terms of urbanization increases the number and diversity of soil macrofauna at the point of the study. It is proved that the spatial organization of soil macrofauna at biogeocenosis determined the spatial variability of soil properties as the habitats of animals and can be presented in terms ecomorphes. The question of the relationship between structuralism and continuity is the fact that the ecological space environmental effects can be discrete nature and clear boundaries, and in geographical space environmental effects are continual nature and lack of clear boundaries. An important result is that the formation of spatial patterns of group

oribatid agricultural field caused by aggregate structure and hardness of the soil. Indicators of soil quality (high aggregate structure and low hardness of the soil) include *Hypochothonius luteus*, *Ceratozetes minutissimus*, *Protoribates capucinus*, *Tectocepheus velatus* (unspecialized form), *Oppiella nova* (residents of small groundwater wells). Indicators adverse conditions caused by violation types of soil structure is *Microppia minus* and *Multioppia glabra* (residents of small groundwater wells). Found that PCNM-spatial variables able to explain the variability of 21.38% oribatid group structure. In spatial variation component group oribatid are three major levels - broad-scale, medium-scale and fine-scale. Environmental factors are most deterministic spatial variability patterns in medium- and broad-scale levels. The overall level PCNM-dependent variables of environmental factors suggests a significant role in the formation of neutral mechanisms of spatial organization grouping oribatid mites.

Keywords: space, soil animal ecology, ecological niche, ecomorphes, spatial variability, reclamation, bioindication, biodiversity

Список публікацій здобувача в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

Монографії

1. Жуков О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дошові черв'яки (Lumbricidae): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, **О. М. Кунах**. – Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
2. Прокопенко О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Павуки (Aranei): моногр. / О. В. Прокопенко, **О. М. Кунах**, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов // Д. : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. – 340 с. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
3. Жуков О. В. Розвиток ґрунтово-зоологічних досліджень у Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара /

О. В. Жуков, **О. М. Кунах**, Т. М. Коломбар // Біогеоценологічні дослідження лісів степової зони України : колективна монографія. – Під ред. А. П. Травлєєва. – Дніпро: Вид-во «Свідлер А.Л.», 2016. – С. 35–53. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

У виданнях, які включені до наукометричних баз Web of Science та Scopus

1. **Kunah, O.N.** (2016). Functional and spatial structure of the urbotechnozem mesopedobiont community. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology, 24(2), 473–483. DOI <https://doi.org/10.15421/011664> **Web of Science Core Collection**

2. **Кунах О. М.** Геоморфологічні екогеографічні змінні, які визначають особливості екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca* L.) / О. М. Кунах, О. С. Папка // Біологічний вісник МДПУ. – 2016. – №1. – С. 243–275. **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

3. **Kunah O.M.** Ecogeographical determinants of the ecological niche of the common milkweed (*Asclepias syriaca*) on the basis of indices of remote sensing of land images / O.M. Kunah, O.S. Papka // Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology. – 2016. – Vol. 24(1). – P. 78–86. **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

4. Yorkina N. Analysis of the spatial organization of *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) ecological niche in Technosols (Nikopol manganese ore basin, Ukraine) / N. Yorkina, K. Maslikova, **O. Kunah**, O. Zhukov // Ecologica Montenegrina. – 2018. – Vol. 17. – P. 29–45. **Scopus** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

5. Zhukov, O.V., Pisarenko, P.V., **Kunah, O.M.**, Dichenko, O.J. (2015). Role of landscape diversity in dynamics of abundance of sugar beet pests population in Poltava region. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology, 23, 1, 21–27. **Web of**

Science Core Collection (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

6. Zhukov, A.V., **Kunah, O.N.**, Novikova, V.A., Ganzha, D.S. (2016). Phytointidacion estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, 6 (3), 91–117. **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

7. Zhukov, O.V., **Kunah, O.M.**, Taran, V.O., Lebedinska, M. M. (2016). Spatial variability of soils electrical conductivity within arena of the river Dnepr valley (territory of the natural reserve “Dniprovsko–Orilsky”). Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, 6 (2), 129–157. DOI: <http://dx.doi.org/10.15421/201646> **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

8. Zhukov, O.V., **Kunah, O.N.**, Novikova, V.A. (2016). The functional organisation of the mesopedobionts community of sod pinewood soils on arena of the river Dnepr. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology. 24(1), 26–39. doi:10.15421/011604 **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

9. Zhukov, O., **Kunah, O.**, Dubinina, Y., Ganga, D., Zadorozhnaya, G. (2017). Phylogenetic diversity of plant metacommunity of the Dnieper river arena terrace within the “Dnieper-Orilsky” nature reserve. Ekológia (Bratislava). 36 (4), 352–365. DOI:10.1515/eko-2017-0028 **Scopus** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

10. Zhukov, O.V., **Kunah, O. M.**, Dubinina, Y.Y. (2017). Sensitivity and resistance of communities: evaluation on the example of the influence of edaphic, vegetation and

spatial factors on soil macrofauna. *Biosystems Diversity*. 25(4), 328–341. doi:10.15421/011750 **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

11. Zhukov, O.V., **Kunah, O. M.**, Dubinina, Y.Y., Ganzha, D. S. (2017). Diversity and phytoindication ability of plant community. *Ukrainian Journal of Ecology*. 7(4), 81–99. **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

12. Андрющенко, А. Ю., Жуков, А. В., **Кунах, О. Н.** (2017). Отображение особенностей экологической ниши лебедя-шипуна, *Cygnus olor* (Anseriformes, Anatidae), на зимовках в водно-болотных угодьях Сиваша. *Vestnik zoologii. Supplement*. 34. 9–13. **Scopus** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

Публікації у наукових фахових виданнях України

13. **Кунах О. М.** Динаміка угруповань ґрунтових тварин с позицій теорії нейтрального розмаїття / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – Донецьк: ДонНУ. – 2007. – Вип. 7. – С. 100–105. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

14. **Кунах О. Н.** Динамика сообществ почвенных животных с позиций теории нейтрального разнообразия / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Ґрунтознавство. – 2007. – Т. 8, № 3–4. – С. 100–105. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

15. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и организация животного населения байрака Яцев Яр/ А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. –

2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 51–59. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

16. **Кунах О. Н.** Животное население почв придолинно-балочного ландшафта / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель – Д.: Вид-во ДНУ, 2008. – Вип. 12. – С. 148–158. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

17. **Кунах О. Н.** Размерная структура популяций дождевых червей и теория нейтральности // Вісник Дніпропетровського університету. – 2008, вип. 16, т. 1. – С. 133–140. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

18. **Кунах О. Н.** Экологическая структура животного населения байрака Яцев Яр / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 74–85. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

19. Прокопенко Е. А. Экологическая структура сообщества пауков (Araneae) байрака Войсковой / Е. А. Прокопенко, А. Е. Пахомов, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського університету. – 2009, вип. 17, т. 1. – С. 183–192. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

20. Жуков А. В. Фодересфера слепышей (*Spalax microphthalmus*) / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Т. П. Коновалова // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2010. – Вып. 10, № 1–С. 105–123. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

21. **Кунах О. Н.**, Коляда В. В. Отображение техноземов в географическом и экологическом пространствах // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2010, № 1. – С. 56–60. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
22. Пахомов А. Е. Пространственная организация системы порохов слепыша *Spalax microphthalmus* / А. Е. Пахомов, **О. Н. Кунах**, Т. М. Коновалова, А. В. Жуков // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып. 2(21). – С. 106–117. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
23. Жуков А. В. Ландшафтный аспект экологической ниши слепышей / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Т. М. Коновалова // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2011. – № 3. – С. 13–27. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
24. Жуков А. В. Педотурбационная активность слепышей (*Spalax microphthalmus*) как фактор пространственной организации пауков (*Aranei*) / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Е. В. Прокопенко, Т. М. Коновалова // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 2. – С. 28–35. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
25. Жуков А. В. Твердость дерново–литогенных почв на лессовидных суглинках / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах** // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 1. – С. 63–69. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
26. **Кунах О. Н.** Влияние педотурбационной активности слепыша (*Spalax microphthalmus*) на целлюлозолитическую активность и электрическую проводимость почвы / О. Н. Кунах, Т. М. Коновалова, Е. В. Прокопенко // Вісник

Донецького національного університету. Сер. А: Природничі науки, 2011, № 11. – С. 151–155. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

27. **Кунах О. Н.** Экологический аспект твердости почвы в пристенной дубраве / О. Н. Кунах, А. А. Балдин // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 65–74. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

28. **Кунах О. Н.,** Задорожна Г. А., Жуков А. В. ГИС–технологии и 3D–описание твердости почвы при рекультивации земель // III–й Всеукраїнський з'їзд екологів з міжнародною участю. Збірник наукових статей. Том. 1. – Вінниця: ВНТУ, 2011. – С. 184–187. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

29. Задорожная Г. А. Пространственная организация дерново–литогенных почв на красно–бурых глинах / Г. А. Задорожная, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2012. – № 1 (12). – С. 226–237. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

30. Жуков А. В. Иерархическая организация экологического разнообразия растительности техноземов / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Г. А. Задорожная, Е. В. Андруевич // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2013. – Т. 9, № 4. – С. 37–47. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

31. Жуков А. В. Ландшафтная экология как основа пространственного анализа продуктивности агроценозов / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Г. А. Задорожная, Е. В. Андруевич // Екологія та ноосферологія. 2013. – Т. 24, № 1–2. – С. 68–80.

(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

32. Жуков А. В. Пространственное размещение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) и твёрдость почвы / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Т. М. Коновалова // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 1. – С. 3–15. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

33. Жуков А. В. Фракционирование пространственной вариации сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины / А. В. Жуков, А. Д. Штирц, Г. А. Задорожная, **О. Н. Кунах** // Проблемы екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № 1 (13). – 87–105. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

34. **Кунах О. Н.** Пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Грунтознавство. – 2013. – Т. 14, № 3–4 (23). – С. 76–97. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

35. **Кунах О. Н.** Пространственная организация сообщества почвенных мезопедобионтов в условиях рекреационной нагрузки в лесопарковом насаждении / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2013. – Том 3, № 3. – С. 274–286. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

36. **Кунах О. Н.** Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – Том 26 (65), № 3. – С. 107–

126. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
37. **Кунах О. Н.** Фауна губоногих многоножек (Chilopoda) степного Придніпровья / О. Н. Кунах // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2013. – № 1(7). – С. 65–81. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
38. **Кунах О. Н.** Экоморфическая и пространственная организация мезопедобионтов лесопаркового насаждения в черте г. Днепропетровска / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Проблемы екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № 1 (13). – 106–121. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
39. **Кунах О. Н.** Экоморфическая проекция пространственной организации сообщества почвенной мезофауны / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вестник Харьковского национального университета. – 2013. – Вып. 18 (№1079). – С. 118–131. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
40. Пахомов А. Е. Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема / А. Е. Пахомов, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2013. 21(1). – С. 51–57. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
41. Штирц А. Д. 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. энтомол. о-ва. – 2013. – Т. XXI, вып. 1. – С. 49–60. *(особистий внесок:*

аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

42. 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. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

43. Балюк Ю. А. Адаптивная стратегия отбора проб для оценки пространственной организации сообществ почвенных животных урбанизированных территорий на различных иерархических уровнях / Ю. А. Балюк, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков, Г. А. Задорожная, Д. С. Ганжа // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. – 2014. – № 4 (3). – С. 8–33. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

44. Жуков О. В. Просторове варіювання екоморфічної 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. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

45. Крамаренко С. С. Анализ паттернов пространственной организации популяций наземных моллюсков: подход с использованием методов геостатистики / С. С. Крамаренко, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков, Е. В. Андрусевич // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. – 2014, вып. 18. – С. 5–40. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

46. **Кунах О. Н.** Зоо- и фитоиндикация роли автотрофной и гетеротрофной консорций в организации биогеоценоза / О. Н. Кунах, М. В. Трифанова, Д. С. Ганжа // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2014. – № 2. – С. 115–141. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
47. **Кунах О. Н.** Анализ маргинальности и пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – 2014. – Вип. 43. – С. 103–115. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
48. **Кунах О. Н.** Экоморфическая организация сообществ пауков степной зоны Украины / О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко, А. В. Жуков // Грунтознавство. – 2014. – Т. 14, № 2. – С. 101–119. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
49. **Кунах О. Н.** Экоморфический аспект пространственной организации сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. Вып. 10. – С. 159–176. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
50. **Кунах О. Н.** Экоморфическое разнообразие и пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк, М. П. Федюшко // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2014. – №1 (33). – С. 32–41. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
51. Ганжа Д. С. Экоморфическая организация чернокленовников в псамофильной степи на арене р. Днепр / Д. С. Ганжа, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков,

В. А. Новикова // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. – 2015, вип. 44. – 110–126. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

52. Жуков А. В. Пространственная организация сообщества мезопедобионтов городской почвы [Текст] / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Ю. А. Балюк // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2015. – Т. XXIII, вып. 1. – С. 46–57. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

53. Жуков О. В. Оцінка варіювання у просторі та часі рослинного покриву засобами дистанційного зондування Землі / О. В. Жуков, П. В. Писаренко, **О. М. Кунах**, О. Ю. Диченко // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2015. – №2 (36). – С. 105–112. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

54. Жуков А. В. Экоморфическая организация сообществ мезопедобионтов дубняка со свежим разнотравьем на арене р. Днепр / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, В. А. Новикова // Известия Харьковского энтомологического общества – 2015. – Т. XXIII, вып. 2. – С. 39–53. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

Список публікацій які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

55. **Kunakh O.** The soil mesofauna functional diversity under the environmental contamination // Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution. Proceedings of the III international young scientists conference. – Odesa. – 2007. – P. 122.

56. **Кунах О. Н.** Анализ размерной структуры популяций дождевых червей г. Днепропетровска // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – IV Міжнар. наук. конф. – Д.: ДНУ. – 2007. – С. 204–207.

57. **Кунах О. Н.** Трофические группы почвенной мезофауны центральной поймы р. Самара // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: Зб. матер. міжнародної наук. конф. – Запоріжжя, ЗНУ. – 2007. – С. 166–169.
58. **Кунах О. М., Жуков О. В.** Міра гігрофільності й гігроморфи ґрунтових тварин // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. – Матер. міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 227–228. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
59. **Кунах О. М., Шилкіна О. І.** Алометрична залежність між довжиною та масою тіла дощових черв'яків // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. – матер. міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 228–230. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
60. **Кунах О. М., Шилкіна О. І.** Стан угруповань дощових черв'яків в умовах урбанізації // Проблеми екології та екологічної освіти. – Мат. VII міжн. конф. – Кривий Ріг, 2008. – С. 93–95. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
61. Жуков О. В. Екологічна структура угруповань павуків урочища Круглик / О. В. Жуков, **О. М. Кунах**, Ю. О. Балюк, О. В. Прокопенко // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 150–152. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
62. **Кунах О. М.** Екологічна структура угруповань павуків заплави р. Самара / О. М. Кунах, О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 160–162. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання*

літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

63. Прокопенко О. В., **Кунах О. М.**, Жуков О. В. Екологічна структура угруповань павуків заплави р. Оріль // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 169–171. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

64. Кунах О. М. Просторова екологія ґрунтових безхребетних. Матеріали наукової кон-ференції за підсумками науково-дослідної роботи Дніпропетровського національного універ-ситету імені Олеся Гончара за 2016 рік. – Дніпропетровськ, 2017. С. 131.

65. Жуков А. В., **Кунах О. Н.** Геостатистический анализ электрической проводимости техноземов на экспериментальном участке рекультивации земель ДГАУ (г. Орджоникидзе) // Сучасний стан та проблеми розвитку сільськогосподарських меліорацій – Матеріал. міжнарод. науково–практичної конференції. – Дніпропетровськ, ДДАУ, 2010. – С. 105–107. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

66. Бондарь Г. А., Задорожная Г. А., **Кунах О. Н.**, Жуков А. В. ГИС–анализ экологической структуры растительности дерново–литогенных почв на лессовидных суглинках // Відновлення порушених природних екосистем: Матер. IV міжнар. наук. конф. (м. Донецьк, 18–21 жовтня 2011 р.) – Донецьк, 2011. – С. 56–60. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

67. Волкова Е. Н., Чорная В. И., Шульгина А. Е., **Кунах О. Н.** Геостатистический анализ электропроводности почвы в парке им. Ю. Гагарина (г. Днепропетровск) // Регіональні екологічні проблеми. Матер. IV Між народ. наук. конф. – Одеса: ОДЕКУ. – 2011– С. 30–32. *(особистий внесок: аналітичний*

огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

68. **Кунах О. М.**, Жуков О. В. Екологічна та географічна компоненти мінливості форми головної капсули мокриці *Trachelipus rathkei* // Тези VI Міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Д.: ДНУ. – 2011. – С. 191–192. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

69. Жуков А. В., **Кунах О. Н.**, Волошина Н. В., Андрусевич Е. В. Экологическое разнообразие растительности техноземов // Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 31–41. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

70. Жуков А. В., Сумароков А. Н., **Кунах О. Н.**, Прокопенко Е. В. Разнообразие почвенной мезофауны на экспериментальном участке рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью // Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 144–149. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

71. Жуков О. В. Роль ландшафтного різноманіття в динаміці чисельності популяцій шкідників сільського господарства / О. В. Жуков, **О. М. Кунах** // Zoocenosis–2015. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems. The VIII International Conference. Ukraine, Dnipropetrovsk, DNU, 21–23.12.2015. – С. 159–163. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

72. **Кунах О. Н.** Иерархическая модель отбора проб для изучения пространственной организации сообществ почвенной мезофауны урбанизированных территорий / О. Н. Кунах, Ю. А. Балюк // Zoocenosis–2013. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах VII Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 22–25.10.2013 р. – С. 143–144. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
73. **Кунах О. Н.** Факторный анализ экологической ниши микромоллюсков *Vallonia pulchella* в дерново-литогенных почвах на красно-бурых глинах / О. Н. Кунах, Г. А. Задорожная, Е. В. Андрусевич, А. В. Жуков // Zoocenosis–2013. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах VII Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 22–25.10.2013 р. – С. 142–143. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
74. **Kunah O. N.** Spatial organization of a mesofauna community in an urbanozem / O. N. Kunah., A. V. Zhukov, J. A. Baluk // Проблемы почвенной зоологии. М.: Т-во научных изданий КМК. – 2014. – С. 131. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
75. Прокопенко Е. В. Экоморфическая организация сообществ пауков степной зоны Украины / Е. В. Прокопенко, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Проблемы почвенной зоологии. М.: Т-во научных изданий КМК. – 2014. – С. 174–176. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
76. **Kunah, O. N., Vanyarha, V. V.** (2017). Functional and spatial organization of the urbotechnozem mesopedobionts community. Zoocenosis–2017. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems The IX International Conference. Ukraine, Dnipro, DNU, 20–22.11.2017. 58. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

77. **Кунах О. Н.**, Ванярха В. В. Разнообразие и экоморфическая структура мезопедобионтов арены реки Днепр // Актуальні питання медицини і біології (Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, Полтава, 30.05–01.06.2017 р.). Полтава. 2017. С. 65–65. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

Публікації які додатково відображають наукові результати дисертації

78. **Кунах О. М.**, Гассо В. Я. Моніторинг навколишнього середовища. – Д.: РВВ ДНУ, 2008. – 52 с. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, формулювання висновків)*

79. **Кунах О. М.**, Пахомов О. Є. Основи екології людини: нав. посібник. – Д.: РВВ ДНУ, 2009. – 128 с. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, формулювання висновків)*

80. **Кунах О. М.** Морфологія дощових черв'яків (Lumbricidae) / О. М. Кунах, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов – Д.: ФОП Дрига Т. В., 2010. – 52 с. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків)*

81. Диченко О. Ю. Просторова агроекологія як основа прогнозу чисельності шкідників / О. Ю. Диченко, П. В. Писаренко, **О. М. Кунах**, О. В. Жуков. Навчальний посібник. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – 139 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.1014.4485 *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків)*

82. Трифанова М. В. Дослідження консортивних зв'язків у біогеоценозах та охорона природи / М. В. Трифанова, **О. М. Кунах**, О. В. Жуков. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – 111 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.2038.4488 *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків)*

УМОВНІ ПОЗНАЧКИ ТА СКОРОЧЕННЯ.....	33
ВСТУП.....	35
РОЗДІЛ 1. ПРОСТОРОВА ЕКОЛОГІЯ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН	
(Аналітичний огляд)	43
1.1. Розвиток ґрунтово-зоологічних досліджень в Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара	43
1.2. Екоморфи як маркери екологічного простору.....	55
1.3. Інтеграція екоморфічного підходу в ординаційні техніки.....	63
1.4. Точкові просторові об'єкти	65
1.5. Просторовий аспект перевірки теорії нейтрального різноманіття.....	68
1.6. Факторний аналіз екологічної ніші та карти переваги місцеперебувань.....	70
1.7. Просторовий розподіл ґрунтових тварин в агроземах	72
1.8. Фракціонування просторової варіації	74
1.9. Катений підхід дослідження екосистемного різноманіття	76
Обґрунтування напряму досліджень.....	78
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	
2.1. Матеріал і методи вивчення просторового розміщення ґрунтових мікромоллюсків.....	79
2.2. Методи вивчення точкових об'єктів.....	82
2.3. Методи дослідження фодересфери сліпаків	83
2.4. Екогеографічні предиктори екологічної ніші, отримані на основі даних дистанційного зондування Землі.....	84
2.5. Екогеографічні предиктори екологічної ніші, отримані на основі цифрової моделі рельєфу	87
2.6. Методи оцінки екоморф герпетобіонтних павуків.....	91
2.7. Методи вивчення просторової організації ґрунтової макрофауни урбанізованих біогеоценозів	92
2.8. Методи вивчення просторової організації угруповання панцирних кліщів	96

2.9. Оцінка просторової варіабельності електропровідності ґрунтів на ландшафтному рівні.....	98
2.10. Методи вивчення просторової організації угруповання ґрунтової макрофауни на ландшафтному рівні.....	101
РОЗДІЛ 3. АНАЛІЗ ПРОСТОРОВОГО РОЗМІЩЕННЯ ТОЧКОВИХ ОБ'ЄКТІВ НА РІЗНИХ МАСШТАБНИХ РІВНЯХ.....	105
3.1. Особливості просторової організації екологічної ніші <i>Vallonia pulchella</i> (Muller, 1774) у техноземах	105
3.2. Просторове розміщення порийів сліпаків (<i>Spalax microphthalmus</i>) як точкових об'єктів у межах біогеоценозу	129
3.3. Педотурбаційне структурування екологічної ніші ґрунтової макрофауни....	139
3.4. Оцінка параметрів екологічної ніші сліпаків на ландшафтному рівні.....	156
Висновки по розділу	181
РОЗДІЛ 4. ПРОСТОРОВА ЕКОЛОГІЯ ТА ПЕРЕВІРКА ТЕОРІЇ НЕЙТРАЛЬНОГО РІЗНОМАНІТТЯ	183
4.1. Екоморфи як метрики розташування тварин в екологічному просторі: виділення екоморф герпетобіонтних павуків	183
4.2. Ідентифікація екоморф на основі багатовимірних шкал.....	190
4.3. Екоморфічний аналіз угруповань павуків	197
4.4. Розміщення тварин в екологічному й географічному просторах	206
Висновки по розділу	213
РОЗДІЛ 5. ОРГАНІЗАЦІЯ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ УРБОЗЕМІВ НА РІЗНИХ ПРОСТОРОВИХ РІВНЯХ	215
5.1. Побудова плану відбору проб ґрунтових тварин в умовах міського ландшафту	215
5.2. Типізація ділянок досліджуваного полігона.....	227
5.3. Просторові ієрархічні рівні розміщення ґрунтової макрофауни	235
5.4. Просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни лісового моноценоза з напівпроясненим світловим режимом	236

5.5. Просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни лісо-лугового амфіценозу з елементами остепніння й напівпроясненим світловим режимом	252
5.6. Просторова організація ґрунтової макрофауни лісового псевдомоноценоза з елементами остепніння й напівпроясненим світловим режимом	265
5.7. Просторова організація ґрунтової макрофауни лісового моноценоза з напівпроясненим світловим режимом	280
5.8. Просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни лучно-степового амфіценоза з рудеральною компонентою і проясненим світловим режимом	295
5.9. Просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни лісо-лугового амфіценоза з напівпроясненим світловим режимом	309
5.10. Екоморфічна організація ґрунтової макрофауни на різних масштабних рівнях	324
Висновки по розділу	340
РОЗДІЛ 6. ПРОСТОРОВА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАННЯ ПАНЦИРНИХ КЛІЩІВ (ACARI: ORIBATIDA) АГРОЗЕМІВ.....	342
6.1. Детермінанти екологічного простору панцирних кліщів	342
6.2. Екологічна ніша угруповання панцирних кліщів	345
6.3. Ординація угруповання панцирних кліщів.....	356
6.4. Фракціонування просторової варіації угруповання	368
Висновки по розділу	376
РОЗДІЛ 7. ФІТОІНДИКАЦІЯ ВЛАСТИВОСТЕЙ СЕРЕДОВИЩА УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ У ГЕОГРАФІЧНОМУ ТА ЕКОЛОГІЧНОМУ ПРОСТОРІ.....	377
7.1. Методичні підходи оцінки просторової варіабельності маркерів екологічного простору ґрунтової фауни на ландшафтному рівні.....	377

7.2. Оцінювання екологічних градієнтів арили р. Дніпро за властивостями рослинного покриву	402
7.3. Різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни	417
7.4. Ординація угруповання макрофауни засобами неметричного шкалювання.....	422
7.5. Обґрунтування аероморф та карбонатоморф макрофауни	428
Висновки по розділу	436
ВИСНОВКИ	438
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	442
ДОДАТОК 1	525
ДОДАТОК 2	529
Експериментальний полігон № 1	529
Експериментальний полігон № 2	529
Експериментальний полігон № 3	530
Експериментальний полігон № 4	531
Експериментальний полігон № 5	531
Експериментальний полігон № 6	532
Експериментальний полігон № 7	532
Експериментальний полігон № 8	534
Експериментальний полігон № 9	535
Експериментальний полігон № 10	536
Експериментальний полігон № 11	537
Експериментальний полігон № 12	538
Експериментальний полігон № 13	538
Експериментальний полігон № 14	539
Експериментальний полігон № 15	540
Експериментальний полігон № 16	540
Експериментальний полігон № 17	541
Експериментальний полігон № 18	542
Експериментальний полігон № 19	542

Експериментальний полігон № 20	543
ДОДАТОК 3	544
ДОДАТОК 4	547
ДОДАТОК 5	550
ДОДАТОК 6	554
ДОДАТОК 7	555
ДОДАТОК 8	557
ДОДАТОК 9	558
ДОДАТОК 10	559
ДОДАТОК 11	560
ДОДАТОК 12	561
ДОДАТОК 13	562
ДОДАТОК 14	563
ДОДАТОК 15	566
ДОДАТОК 16	568

УМОВНІ ПОЗНАЧКИ ТА СКОРОЧЕННЯ

RLQ – аналіз, що досліджує спільну структуру між трьох таблиць даних: *R-таблиця* (містить змінні навколишнього середовища), *Q-таблиця* (містить видові особливості) і *L-таблиця* (чисельність видів).

OMI – аналіз на основі індексу середньої віддаленості (*Outlying Mean Index*).

CA – аналіз відповідностей.

RA – реципрокне усереднення.

CCA – канонічний аналіз відповідностей.

ЦМР (DEM) – цифрова модель рельєфу.

TWI – топографічний індекс вологості.

Slope – кут ухилу поверхні рельєфу.

TPI – індекс топографічного положення (*Topographic position index*).

Prof_curv, plan_curv – кривизна поверхні рельєфу в профілі або плані.

Mass_balance – індекс балансу геомаси (*Mass Balance Index*).

Ls_factor – ерозійний потенціал рельєфу.

Direct_insol, Diffuse_insol – пряма та дифузна інсоляції.

Altitude – висота над русловою мережею (*Channel network*).

Mrrtlf – індекс плакорної рівнинності зі змінною розрізняючою здатністю (*Multiresolution index of valley bottom flatness*).

Mrvbf – індекс ідентифікації тальвегів зі змінною розрізняючою здатністю (*Multiresolution index of valley bottom flatness*).

Wind – індекс впливу вітру.

EC_a – спостережувана електропровідність ґрунту.

GPS – глобальна система позиціонування.

UTM – система координат (універсальна поперечна проекція Меркатора).

МПа – одиниці тиску, мегапаскаль.

SDL – рівень просторової залежності (*spatial dependence level*).

C₀ – наггет-ефект.

C₁ – частковий поріг.

MMB – максимальна молекулярна вологоємність.

Tree – густина деревостану.

SRSS – план відбору проб, заснований на просторовій моделі поверхні відгуку (*spatial response surface sampling*).

Pr – пратанти.

Ru – рудеранти.

Sil – сільванти.

St – степанти.

MgTr – мегатрофи рослин (мегатрофоценоморфи – для тварин).

MsTr – мезотрофи рослин (мезотрофоценоморфи – для тварин).

MsKs – мезоксерофіли.

KsMs – ксеромезофіли.

Ms – мезофіли.

HeSc – геліосціофіли.

ScHe – сціогеліофіли.

He – геліофіли.

LS – індекс ризику ерозії.

NDVI – нормалізований диференціальний вегетаційний індекс.

D_{ac} – позначення трофотопу за О. Л. Бельгардом [35].

SF – сапрофаги.

FF – фітофаги.

ZF – зоофаги.

En – ендогейні.

Ep – епігейні.

Apes – норники.

Dist – дистанція від найближчого дерева.

Tol – толерантність.

Rtol – залишкова толерантність

Обґрунтування вибору теми дослідження. Ґрунт як середовище існування живих організмів є складно організованою багаторівневою ієрархічною системою [86, 466]. Ґрунтові тварини представляють суттєву складову біологічного різноманіття наземних біогеоценозів. Значне таксономічне та функціональне різноманіття педобіонтів визначає їх вагомий функціональний роль в ґрунтотвірних процесах, механізмах підтримання продуктивності природних екосистем та урожайності агроекосистем.

Введення простору в класичні закони екології змінює їх нетривіальним чином [114]. У цьому полягає причина динамічного розвитку нового напрямку – просторової екології. Етапом у ґрунтовій зоології стала монографія А. Д. Покаржевського та співавт. «Просторова екологія ґрунтових тварин» [393]. Прикладним аспектом стала просторова агроекологія та рекультивация земель [96].

Формалізацією концепції екологічного простору стали уявлення Хатчинсона про екологічну нішу як місце виду у гіперпросторі [601, 602]. Екологічний аналіз О. Л. Бельгарда [35] є методологічним підходом до визначення положення конкретної екосистеми у екологічному просторі. Маркерами у цьому просторі виступають екоморфи О. Л. Бельграда [35, 39], або біоморфи М. П. Акімова [1, 2].

У Законі України «Про пріоритетні напрями розвитку науки і техніки» серед фундаментальних наукових досліджень у якості найбільш важливих проблем розвитку науково-технічного, соціально-економічного, суспільно-політичного, людського потенціалу для забезпечення конкурентоспроможності України у світі та сталого розвитку суспільства і держави відмічені технології сталого використання, збереження і збагачення біоресурсів та покращення їх якості і безпечності, збереження біорізноманіття та технології раціонального використання ґрунтів і збереження їх родючості.

Розв'язання складних проблем просторової екології обумовлене потребами практики. Важливими проблемами є розробка наукових основ охорони

біологічного різноманіття, підтримання та відтворення родючості ґрунтів в умовах інтенсивного сільськогосподарського виробництва та глобальних змін клімату, рекультивація земель, створення сприятливих умов для життя людини та підтримання функціональності екосистем у межах урбанізованих територій. Усі ці та багато інших проблем мають чітко визначений просторовий контекст, тому розвиток просторової екології ґрунтових тварин представляє собою важливу наукову та практичну проблему.

Усе вище зазначене дозволяє констатувати актуальність розробки наукових принципів та методів просторової екології ґрунтових тварин для вирішення питань охорони біологічного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів, рекультивації земель в умовах степового Придніпров'я.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами й темами.

Дисертаційна робота виконана в 2007–2017 рр. у рамках наукової програми кафедри зоології та екології у складі Комплексної експедиції з вивчення степових лісів Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара як частина державних науково-дослідних тем: «Зооценоз, як компонент екосистемних процесів саморегуляції в умовах трансформації довкілля», № 0106U000818; «Структурно-функціональна організація зооценотичного блоку екосистем Степового Придніпров'я», № 0109U000138; «Середовищевірна роль тварин у природних і трансформованих екосистемах в умовах напруженого техногенного тиску на довкілля», № 0112U000190; «Стан та функціональна роль зооценозу у природних та антропогенно трансформованих біогеоценозах степової зони України», № 0113U000013; «Визначення статусу та розробка стратегії охорони глобально рідкісних видів тварин водних та навколоводних екосистем в Україні», № 0115U002382; «Екологічні основи зоопертинентного впливу тварин на процеси оптимізації природних і порушених екосистем в умовах сучасного природокористування», № 0117U001207.

Мета і завдання дослідження. Метою роботи є розробити принципи та методи просторової екології ґрунтових тварин як наукової основи охорони біологічного та ландшафтного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів за

умов інтенсивного сільськогосподарського виробництва, рекультивації земель в умовах степового Придніпров'я.

Для досягнення поставленої мети необхідно вирішити наступні завдання:

- на основі концепції екологічної ніші науково обґрунтувати методичні підходи для визначення особливостей просторового варіювання популяцій окремих видів ґрунтових тварин на рівні біогеоценозу;
- розробити науково-методичний інструментарій для оцінки просторового варіювання точкових об'єктів на рівні біогеоценозу та на рівні ландшафту;
- обґрунтувати систему екогеографічних показників на основі даних дистанційного зондування Землі у якості маркерів екологічної ніші тварин на ландшафтному рівні;
- розробити процедуру оцінки положення видів тварин у екологічному просторі, який відповідає існуючими типологічними системами біогеоценотичного покриву степової зони України;
- обґрунтувати уявлення про екоморфи ґрунтових тварин як структурні компоненти екологічного гіперпростору та фігуранти організації угруповань тварин у географічній проекції;
- розробити принципи та методи оцінки просторової варіабельності угруповань тварин на різних масштабних рівнях в умовах урбанізованого середовища;
- розкрити значення екоморф у просторовій організації ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу;
- на основі закономірностей просторового варіювання угруповань орибатид в межах агроценозу обґрунтувати види-індикатори якості фізичного стану та негативних умов агроземів;
- встановити закономірності варіювання угруповань орибатид на різних просторових рівнях;
- розробити підходи до оцінки екологічного простору педобіонтів на основі фітоіндикації екологічних режимів.

Об'єкт дослідження. Ґрунтові тварини природних, сільськогосподарських, урбанізованих та техногенних екосистем степового Придніпров'я.

Предмет вивчення. Принципи та методи просторової екології ґрунтових тварин.

Методи дослідження. Для визначення місць розміщення експериментальних полігонів на основі алгоритму SRSS розроблена адаптивна стратегія відбору проб; для оцінки просторової варіабельності ґрунтової макрофауни у межах експериментального полігона ґрунтово-зоологічні проби розміром 0,25×0,25 м розміщалися по регулярній сітці 7×15 з інтервалом 2 м (або 3 м) між сусідніми пробами; для вимірювання твердості ґрунту застосовувався пенетрометр Eijkelkamp, для вимірювання електропровідності ґрунту – прилад HI 76305, температури ґрунту – цифровий термометр WT-1. Потужність підстилки вимірялася лінійкою, висота травостою – мірною рулеткою. Характеристика екоморф ґрунтових тварин наведена за О. В. Жуковим [211], герпетобіонтних жорсткокрилих – за О. М. Сумароковим [439]. 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/>), геостатистичні розрахунки проведені за допомогою програми Surfer 11.0, ГІС-база даних підготовлена за допомогою ESRI ArcMap 10.0. Характеристика екоморф рослин наведена за О. Л. Бельгардом [35] і В. В. Тарасовим [436], фітоіндикаційна характеристика екоморф рослин – за М. М. Матвєєвим [331–333]. Для виконання модель-основанного підходу для визначення місць розташування точок відбору проб у межах досліджуваної території при вивченні просторової мінливості ґрунтових властивостей використалося спеціалізоване програмне забезпечення ESAP (<http://www.ars.usda.gov/services/software/>). Координати місць відбору проб вимірювали за допомогою GPS-навігатора Magellan 315. Таксономія та номенклатура ґрунтових безхребетних наведена за базою даних Fauna Europea (de Jong, Y.S.D.M. (ed.) (2013) Fauna Europaea version 2.6. Web Service available online at <http://www.faunaeur.org>), рослин – за В. В. Тарасовим [436]. Усього було

відібрано 6100 ґрунтово-зоологічних проб, у яких було виявлено 71038 екземплярів ґрунтових тварин, які належали 380 видам або формам видівого рівня. Усього було зроблено 954 обліків пастками Барбера, у яких було зібрано 148533 екземпляри тварин.

Видове визначення дощових черв'яків виконане за Т. С. Перель [370], Т. С. Всеволодовою-Перель [77], О. М. Кунах і співавт. [284]. Енхитреїди та павуки визначені до рівня родини. Косарики визначені О. В. Прокопенко за Б. П. Чеврізовим [472]. Літобіоморфні багатоніжки визначені за Н. Т. Залесьською [244], сколопендроморфні – за Н. Т. Залесьською та А. А. Шилейко [245], геофіломорфні – за Л. Бонато та співавт. [509, 510], двопарноногі багатоніжки – за Н. Г. Чорним та С. І. Головачем [476]. Герпетобіонтні жуки визначені О. М. Сумароковим. Личинки комах визначені за С. І. Медведєвим [336], «Определителем ...» [87, 432, 470], В. Г. Доліним [112], Р. В. Андрєєвою [7], О. Н. Кабаковим (2006), за М. Г. Кривошеїною [277]. Мокриці визначені за К. Шмольцером [698], наземні молюски – за И. М. Ліхаревим та Є. С. Раммельмейером [325] і Н. В. Гураль-Сверловою і Р. І. Гуралем [95].

Наукова новизна отриманих результатів.

Уперше:

- встановлені просторові паттерни мікромолюсків у рекультивованих землях, які обумовлені закономірною варіабельністю екологічних режимів техноземів;
- розроблений алгоритм описання просторової варіабельності точкових об'єктів та перевірки гіпотез про характер причинно-наслідкових зв'язків, які її генерують;
- створено систему екогеографічних предикторів екологічної ніші тварин на ландшафтному рівні;
- показане співвідношення теорії екологічної ніші та теорії нейтральності для пояснення організації угруповань герпетобіонтних павуків;
- розроблена технологія оцінки просторової варіабельності угруповань ґрунтової макрофауни в умовах урбанізованого середовища;

- обґрунтовані індикатори якості та негативних властивостей агроземів серед орибатид;

Удосконалено:

- адаптивний алгоритм розміщення експериментальних полігонів у просторі;
- систему едафічних показників, придатних для описання просторового варіювання екологічної ніші ґрунтової макрофауни.

Набули подальшого розвитку:

- уявлення про екоморфічну структуру угруповань ґрунтових тварин як маркер екологічного простору;
- фітоіндикація екологічного простору тварин;
- концепція екологічної ніші Хатчинсона і способи її кількісної оцінки та відображення у екологічному та географічному просторі;
- уявлення про масштабну ієрархію просторової організації популяцій та угруповань ґрунтових тварин.

Практичне значення отриманих результатів. Результати роботи є розвитком просторової екології як цілісного напрямку та застосовані для наукового обґрунтування заходів охорони біологічного різноманіття у природному заповіднику «Дніпровсько-Орільський». Принципи та методи, розроблені у дисертації, лягли в основу моделювання просторового розміщення бур'янів та шкідників сільського господарства. Просторова екологія ґрунтових тварин надає практичні інструменти для екологічної оцінки техноземів та динаміки відновлення екосистемних функцій у процесі рекультивації земель, порушених гірськими розробками.

У роботі розроблений і апробований адаптивний алгоритм розміщення експериментальних полігонів для вивчення просторового варіювання угруповань ґрунтових безхребетних. Цей методичний прийом має самостійне практичне значення та може бути використаний для оптимізації просторового розміщення ґрунтових розрізів, точок відбору агрохімічних аналізів, геоботанічних описів і т.ін у тому числі у практиці точного землеробства. Практичне значення має

методика обліку просторового варіювання ґрунтових тварин у межах полігона по регулярній сітці.

Основні теоретичні положення й матеріали дисертації застосовуються при викладанні дисциплін «Екологія», «Зоологія безхребетних», «Навчальна практика по зоології», «Системний аналіз в екології», «Методи моделювання екологічних систем», «Біоіндикація» у Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара.

Особистий внесок здобувача. Автор дисертації безпосередньо планував дослідження, провів аналіз сучасної наукової літератури, приймав участь у зборі польових експериментальних матеріалів, лабораторному їх опрацюванні, особисто складав схеми, виконав аналіз та обробку отриманих наукових результатів, приймав участь у апробації результатів та підготовці матеріалів до друку в наукових виданнях. Концептуальні рішення та обґрунтування нового напрямку досліджень, які знайшли своє відображення у висновках, науковій новизні та практичних рекомендаціях, є науковим результатом автора дисертації.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертаційної роботи та результати досліджень доповідались і обговорювалися на щорічних засіданнях кафедри зоології та екології; на науково-практичних конференціях професорсько-викладацького складу Дніпропетровського (Дніпровського) національного університету імені Олеся Гончара (Дніпропетровськ, 2007–2016 рр., Дніпро, 2017 р.); на III міжнародній конференції «Biodiversity. Ecology. Adaptation», м. Одеса, 2007; на IV, V, VI, VII, VIII, IX Міжнародних наукових конференціях «Zoocenosis. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems», Дніпропетровськ, 2007, 2009, 2011, 2013 2015; Дніпро, 2017; на міжнародній конференції «Сучасні проблеми біології, екології та хімії», Запоріжжя, 2007; на міжнародній конференції «Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття», Львів, 2008; на VII міжнародній конференції «Проблеми екології та екологічної освіти», Кривий Ріг, 2008; на міжнародному симпозіумі «Екологічні проблеми горно-металургійних регіонів. Прогресивні інформаційні та технологічні рішення», Дніпродзержинськ, 2010; на міжнародній

науково-практичній конференції «Сучасний стан та проблеми розвитку сільськогосподарських меліорацій», Дніпропетровськ, 2010; на IV міжнародній конференції «Відновлення порушених природних екосистем», Донецьк, 2011; на IV міжнародній конференції «Регіональні екологічні проблеми», Одеса, 2011; на міжнародній науково-практичній конференції «Рекультивація складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект», Дніпропетровськ, 2012; на XVII всеросійській нараді «Проблеми ґрунтової зоології», Сиктивкар, 2014; на міжнародній науково-практичній конференції «Актуальні питання медицини і біології», Полтава, 2017.

Публікації. Основні матеріали дисертаційної роботи опубліковані у 85 наукових працях, із них 3 – монографії, 12 – у виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз Web of Science або Scopus, 42 – що входять до переліку фахових, 23 – матеріали наукових конференцій, 5 – навчальні посібники.

Структура та обсяг роботи. Дисертаційна робота викладена на 584 сторінках комп'ютерного тексту й складається зі вступу, 7 розділів, висновків та рекомендацій виробництву, списку використаних джерел і додатків. Вона містить 50 таблиць і 115 рисунків. Список літературних посилань містить 754 джерела, 271 з яких – англійською мовою.

ПРОСТОРОВА ЕКОЛОГІЯ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН
(АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД)

1.1. Розвиток ґрунтово-зоологічних досліджень в Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара

Розвиток ґрунтової зоології у Дніпропетровському університеті за останні сімдесят років безпосередньо пов'язаний з діяльністю Комплексної експедиції ДНУ з вивчення лісів степової зони України. Початок роботи експедиції співпав із виходом роботи М. С. Гілярова «Особливості ґрунту як середовища існування та його значення в еволюції комах» [86] – теоретичного фундаменту ґрунтової зоології. Ґрунтово-зоологічний загон – одна зі складових частин експедиції. Ідея комплексності та системності досліджень була й залишається основною при вивченні тваринного населення ґрунтів регіону. Протягом діяльності експедиції характер і напрям робіт із ґрунтової зоології змінювався відповідно до тенденцій у науці та завдань, що стояли перед дослідниками в галузі розвитку створеного О. Л. Бельгардом нового наукового напрямку – степового лісознавства. Відповідно до цього період розвитку ґрунтової зоології в Дніпропетровському університеті може бути розбитий на етапи [219, 381].

Перший етап у розвитку ґрунтово-зоологічних досліджень пов'язаний з ім'ям А. Г. Топчієва. Протягом 1950–1960-х років основні зусилля були спрямовані на вивчення фауни ґрунтів природних і штучних лісових насаджень степової зони України і Молдавії. Виявлені тенденції зміни фауністичного складу комплексів ґрунтової мезофауни залежно від типологічних особливостей лісової рослинності. Починаючи з 1949 року проведені збори ґрунтових безхребетних у Комісарівському, Грушеватському, Велико-Михайлівському, Старо-Бердянському, Алтагирському, Велико-Анадольському, Березовському, Петровському і Рацинському лісових масивах. Про масштаби досліджень свідчить той факт, що з 1949 по 1956 рік зібрано близько 8000 ґрунтово-зоологічних проб

розміром 1 м². Було встановлено, що в дубових і ясенових насадженнях із підвищеним світловим станом на сухуватих позиціях без чагарникового підліску безхребетних тварин у підстилці і ґрунті набагато менше, ніж у такому ж насадженні, але при нормальному світловому стані. У ґрунтах більш важкого механічного складу різноманіття мезофауни вище, ніж у піщаних і супіщаних. Особливу увагу в цей період було приділено вивченню розподілу шкідників лісового господарства. Як місця концентрації шкідників виявлені ділянки, що контактують із просіками, узліссями, галявинами, прогалинами і зрідженими ділянками насаджень [441–447].

Новий етап ґрунтово-зоологічних досліджень був пов'язаний з розробкою М. С. Гіляровим зоологічного методу діагностики ґрунтів [85]. Найсильніше цей метод себе виявив для вирішення спірних питань діагностики ґрунтів. До такої категорії ґрунтів із проблемним діагнозом відносять чорноземи лісові, які формуються під пологом лісової рослинності в байраках і на схилах правих берегів рік у степовій зоні [453]. Правильна діагностика цих ґрунтових утворень могла бути проведена тільки після вирішення питання про підзолювальний вплив лісової рослинності на ґрунти [452]. За допомогою класичних методів ґрунтознавства А. П. Травлєєв показав, що в умовах степової зони ліс не тільки не здійснює підзолювального впливу на ґрунт, а й навпаки, викликає формування ґрунтів з поліпшеними агрономічними властивостями і лісорослинним ефектом, які діагностуються як чорноземи лісові [448–461]. Дані, отримані учасниками ґрунтово-зоологічного загону та інших підрозділів експедиції, дозволили підтвердити цей результат на основі ґрунтово-зоологічного методу діагностики [302, 371–391, 458]. Свідчення правильності цих теоретичних положень і практичних результатів полягають у тому, що вони отримані при вивченні різних розмірних груп ґрунтових тварин. Це нанофауна [69, 70, 458, 459], мезофауна [371–391, 464]. У зв'язку з утворенням Присамарського біосферного стаціонару ґрунтово-зоологічні роботи з кінця 1960-х років набули нового напрямку. Найважливішим завданням стало вивчення біогеоценологічного профілю, у межах якого наведені основні типи лісів і ґрунтів степового Придніпров'я [371,

372]. Багаторічний моніторинг різних компонентів біогеоценозів, у тому числі й ґрунтової фауни, дозволив зібрати великий матеріал про стабільність і динаміку різних процесів, що визначають структуру, функції і стійкість екосистем. Такий підхід дозволив розпочати розробку визначення функціональної ролі зооценозу в формуванні механізмів стійкості і специфіки екосистем [373, 375, 380].

У даний період досліджень був установлений взаємозв'язок структурних характеристик тваринного населення і деяких властивостей ґрунту. Показано, що на зміну біомаси ґрунтової мезофауни впливає вміст гумусу і рН ґрунтового розчину [375]. Вивчено значення показників біомаси ґрунтової мезофауни для індикації стійкості й оптимальності біологічного кругообігу в лісових біогеоценозах [373].

Розпочато великі дослідження впливу хребетних тварин на властивості ґрунту і хід ґрунотвірного процесу [457]. Вивчено вплив рийної діяльності крота на зміну фізичних, хімічних і біоценотичних властивостей ґрунту. Показано, що кроти сприяють значному поліпшенню фізичних властивостей ґрунтів, переміщенню хімічних елементів у верхні горизонти ґрунтів, проникненню родючого шару в нижні горизонти, зменшенню розвитку ряду небезпечних шкідників і збільшенню кількості ґрунтових сапрофагів і корисних тварин [52]. Тому що діяльність рийних комахоїдних ссавців виступає важливим фактором, який перетворює середовище в лісовому біогеоценозі, вивчалася залежність розподілу ґрунтових комахоїдних від типологічних особливостей лісів степової зони [55]. У результаті цих досліджень з'ясовано, що формування видового складу і чисельності ґрунтових комахоїдних залежить від сукупності факторів, що визначають типологічні особливості степового лісу. Основними з них є тип лісорослинних умов, світлова структура насаджень і характер лісової підстилки [56, 58, 62].

Вивчено взаємозв'язок активності хребетних тварин і структури тваринного населення ґрунтів [50–68]. Так, діяльність сліпака істотно впливає на видовий склад, щільність і біомасу ґрунтових тварин. Значно поліпшуються екологічні

умови для заселення ділянок корисними групами тварин і – в біогеоценотичному відношенні – функціональний склад тварин [157, 161, 163, 167].

Особливу увагу дослідників привернула найцікавіша група ґрунтових паразитичних нематод – мерметида. За активної участі відомого фахівця в галузі ґрунтової зоології Олексія Феодосійовича Пилипенка було вивчено видовий склад цих тварин у ґрунтах степової зони України, отримані дані про характеристики кількості цієї групи тварин і їх ролі в регулюванні чисельності членистоногих, особливо шкідників лісового господарства [464].

У 1980-ті роки для вивчення тваринного населення залучаються точні аналітичні методи, що дозволили встановити вміст ряду хімічних елементів в організмах ґрунтових тварин і роль педобіонтів у міграції цих речовин у біогеоценозі. Показано, що концентрація мікроелементів у тканинах дощових черв'яків обумовлена морфо-екологічними особливостями окремих видів, з одного боку, і концентрацією мікроелементів у їжі – з іншого. Межі концентрації елементів визначаються їх функціональними особливостями в організмі тварин і залежать від ступеня адаптації певного виду до різних концентрацій хімічних речовин [387]. Оцінено роль двопарноногих багатоніжок у міграції мікроелементів у системі підстилка – ґрунт [384].

У зв'язку з розробкою Комплексною експедицією наукових основ рекультивації земель, порушених гірничодобувною промисловістю, були виявлені тенденції формування комплексів ґрунтових безхребетних на експериментальних ділянках лісової рекультивації і зміни тваринного населення ґрунтів при інтенсивному антропогенному впливі [379].

Еколого-фізіологічні дослідження дозволили визначити деякі адаптивні механізми ґрунтових тварин, спрямовані на пристосування до існування в природних і антропогенно-деструктивних місцеперебуваннях. Вивчається можливість використання педобіонтів для індикації трансформації екосистем промислової Наддніпрянщини [131, 338–343, 385].

На рубежі 1980 і 1990-х років відбулися значні соціально-політичні зміни в нашому суспільстві, що безпосередньо вплинуло на хід наукового процесу. Ці

зміни мали неоднозначний характер. З одного боку, розірвалися чи послабилися багаторічні наукові зв'язки між фахівцями Радянського Союзу. Крім того, скоротилося матеріальне забезпечення наукових розробок. Як результат, різко зменшився обсяг досліджень, що вимагають певних матеріальних витрат на реактиви й устаткування. Це змусило поглибити традиційні еколого-фауністичні дослідження. Такій тенденції значною мірою сприяло активне впровадження в дослідницький процес комп'ютерного устаткування і сучасних технологій обробки інформації. Відбулося встановлення контакту з ученими багатьох країн світу, а не тільки з країн соціалізму, як це було колись. Знайомство показало, що, незважаючи на низьку матеріальну забезпеченість наукових досліджень у нашій країні, значний науковий потенціал і традиції дозволяють із упевненістю дивитися в майбутнє [219].

Докучаєвське ґрунтознавство складає теоретичну базу раціонального використання, охорони і рекультивації земельних ресурсів. У цьому зв'язку особливу актуальність здобувають питання генетичної класифікації і діагностики ґрунтів. Зоологічний метод є одним із найважливіших і перспективних напрямків діагностики [29]. Еколого-генетичний взаємозв'язок тваринного населення та ґрунтового покриву лежить в основі діагностичної значимості різних характеристик комплексів ґрунтових безхребетних. Важливим аспектом удосконалювання зоологічного методу є застосування і розвиток біоморфічного підходу для пізнання лісових біогеоценозів у степу, запропонованого М. П. Акімовим [1–4] і О. Л. Бельгардом [35]. Вивчення тваринного населення ґрунтів дає великий матеріал, що відбиває різні сторони структурної і функціональної організації комплексів мезофауни [30]. Їх аналіз та інтерпретація з метою виявлення найбільш інформативних показників для діагностики ґрунтів вимагають застосування різноманітних методів багатовимірної статистики і використання обчислювальної техніки [48, 115, 117, 127, 130]. Зоологічний метод діагностики ґрунтів знаходиться в руслі неодокучаєвської парадигми в ґрунтознавстві [81–83] і служить для розкриття процесійного блоку генезису ґрунтів [248, 249].

Педобіонти є дуже динамічним структурним елементом едафотопу [115, 121]. Для з'ясування значення синекологічних характеристик тваринного населення з метою діагностики різних таксономічних категорій ґрунтового покриву необхідно вичленувати складову динаміки, що визначається факторами, які впливають на генезис і властивості ґрунтів [27]. Динамічність мезофауни і чутливість до найменших флуктуацій середовища дозволяє виявляти зміни ґрунотвірних процесів на ранніх стадіях розвитку, коли класичними методами діагностики виявити ці тенденції ще не можна [26]. Ця особливість дуже важлива при індикації і діагностиці ґрунту та ґрунтових субстратів в умовах антропогенного впливу. У таких ситуаціях швидка діагностика повинна супроводжуватися точністю. Розробка способів оцінки стану природних комплексів в умовах глобального характеру впливу людини на біосферу є найважливішим завданням ґрунтової зоології. Вирішення цієї проблеми вимагає комплексного підходу і спільних зусиль різних наукових напрямків і дисциплін [29, 38, 40, 48, 85, 115].

Характер динаміки угруповання в часі багато в чому визначається його екологічною структурою, яку варто розглядати як наслідок пристосування тваринного населення до умов середовища [118]. Безхребетні тварини в умовах екологічного оптимуму виявляють високу стабільність чисельності і біомаси [123]. При відхиленні умов середовища існування від оптимальних варіабельність тваринного населення ґрунтів збільшується [125, 126].

Отримані матеріали дозволяють дати зоогеографічну характеристику мезофауні різних типів ґрунтів степового Придніпров'я [154]. Фауна ґрунтів чорноземного ряду (звичайних і лісових чорноземів) у зоогеографічному відношенні характеризується рядом специфічних рис, що дозволяють чітко диференціювати цей тип ґрунтів. Середземноморські і європейські види складають характерне ядро фауни чорноземних ґрунтів. Лісові чорноземи можна діагностувати за відносно вищим відсотком середньоєвропейських безхребетних і видів євразійського комплексу. Ґрунти заплавного генетичного ряду діагностуються за перевагою євросибірських і середньоєвропейських видів, на

фоні низького відсотка південно- і східноєвропейських безхребетних і представників середземноморського комплексу. Для дерено-борових ґрунтів арени специфічним є сполучення середземноморського і євразійського комплексів при низькій частці європейських видів [219].

Для точної зоологічної діагностики різних типів ґрунтів необхідно спиратися на аналіз комплексів видів [202]. Більшість видів ґрунтових безхребетних не мають чіткої приуроченості до конкретного типу ґрунтів і досить поширені [198]. Для типів ґрунтів специфічними є не окремі види, а їх комбінації, чи плеяди [348]. Такі плеяди видів дозволяють досить точно діагностувати тип ґрунотвірного процесу [347]. Подібність тваринного населення окремих ґрунтових типів є результатом взаємопроникнення видів і свідчить про генетичну єдність різних таксономічних категорій ґрунтового покриву [350].

Представники конкретної таксономічної групи ґрунтових безхребетних звичайно далеко виходять за межі одного типу ґрунтів і широко наведені в ґрунтах різноманітних біотопів [219]. Кількість груп, чітко пов'язаних з одним типом ґрунтів, дуже мала. Це переважно мешканці зонального типу ґрунтів звичайного чорнозему [214]. Основні розходження ґрунтових типів полягають не в якісній своєрідності групового складу, а в кількісних співвідношеннях [211]. Ця обставина дає основу для математичного порівняння і виділення важливих для діагностики показників методами багатовимірної статистики [207].

Аналіз співвідношення ценоморф і гігроморф розкриває важливі аспекти пристосування угруповань ґрунтових безхребетних до умов існування [176]. Трофічна структура ґрунтових безхребетних свідчить про пристосування комплексів тварин до конкретних умов і трофічних ресурсів [175]. Цей аспект екологічної структури розкриває роль безхребетних у трансформації органічної речовини в ґрунтовому профілі і спрямованість основних потоків речовин [165]. У цьому зв'язку діагностичне значення спектрів трофоморф і топоморф дуже велике. Кожному ґрунтовому типу можна поставити у відповідність певне співвідношення трофічних і топічних угруповань тварин, що на високому рівні вірогідності відрізняє кожен ґрунтову таксономічну категорію [125].

Багатовимірний факторний аналіз дозволяє виділити основні діагностичні групи характеристик тваринного населення, установити їх якісну і кількісну значимість для діагностики ґрунтів [308]. Із систематичних груп ґрунтових безхребетних високу діагностичну значимість мають ті, мінливість яких визначається мінімальною кількістю факторів [126]. До числа таких показників можна віднести сумарну чисельність, біомасу, кількість деяких трофоморф і топоморф, чисельність олігохет, молюсків, пластинчастовусих тощо. Інші параметри можуть розглядатися як додаткові і використовуватися для інтерпретації виділених факторів і уточнення діагностики [125].

Показники чисельності мезофауни ґрунтів ділянки лісової рекультивації близькі до таких тваринного населення лісополіпшених і лісових чорноземів, однак біомаса безхребетних штучних ґрунтів трохи нижча [142]. Це вказує, з одного боку, на незакінчений процес формування тваринного населення насипних едафотопів, а з іншого – на сприятливу тенденцію цього процесу. Під останнім розуміється формування стійкого ценозу, здатного існувати самостійно тривалий час [122].

Угрупування ґрунтових безхребетних характеризуються високими адаптивними можливостями для існування в умовах забруднення середовища існування відходами хімічного виробництва [378]. Стійкість комплексів мезофауни відбивається на підтриманні ряду синекологічних показників на постійному рівні, близькому до рівня природних угруповань [744]. Ця обставина дозволяє угрупованням ґрунтових безхребетних виконувати свої функції в біогеоценозі навіть при досить високому ступені забруднення навколишнього середовища [195]. Висока варіабельність синекологічних показників і неоднозначна спрямованість змін унаслідок антропогенного впливу значно знижує важливість цих характеристик для ранньої діагностики та оцінки ступеня трансформації біогеоценозів, що протікає внаслідок забруднення навколишнього середовища [338, 686]. Обґрунтовано відновлення біотичного потенціалу агробіогеоценозів при зменшенні пестицидних навантажень, що є теоретичною основою розвитку природного землеробства [264–267, 433–435].

Біотестами забруднення навколишнього середовища можуть виступати деякі біохімічні показники дощових черв'яків [136, 147]. Методи багатовимірної статистики дозволять виділити основні фактори-напрямки варіабельності біохімічних ознак [146].

Новий етап ґрунтово-зоологічних досліджень є результатом розширення екоморфічного підходу для зоологічної діагностики ґрунтів та пов'язаний з побудовою системи екоморф ґрунтових тварин, застосування її як для діагностики ґрунтів природних та антропогенних ґрунтів, так і біогеоценозів, створенням уявлення про ієрархічні рівні біологічного різноманіття, розвитком просторової екології ґрунтових тварин [128]. Цей етап характеризується значним залученням інформаційних та геоінформаційних технологій для вирішення ґрунтово-зоологічних завдань [188, 318, 319, 358].

Були зроблені спроби на прикладі комплексів ґрунтових безхребетних перевірити теоретичні розробки для з'ясування питання про взаємозв'язок розмаїття екологічних систем та їх стійкості [118]. Як результат цих досліджень зроблено висновок, що зростання видового розмаїття угруповань ґрунтових тварин викликає зниження їх стійкості, тобто природні комплекси можуть існувати у формі ієрархічно структурованих [137]. Показана роль ландшафтного різноманіття в стійкості угруповань наземних тварин [99, 203, 462].

Установлено закономірності зміни структури тваринного населення ґрунту природного біогеоценозу під впливом токсичного навантаження, викликаного нікелем і свинцем [361, 366, 368]. Виявлено природну і токсикогенну складові в динаміці екологічних властивостей тваринного населення; запропоновано як міру вирівняності розподілу важких металів у ґрунтовому профілі використовувати ентропійну міру Шеннона і Пілоу [368]. Показана і кількісно оцінена роль ґрунтових тварин у горизонтальній міграції важких металів, що призводить до зниження імовірності появи пікових концентрацій токсикантів у ґрунті [367]. Встановлено, що динаміка протеолітичної і целюлозолітичної активності ґрунту залежить від функціонального розмаїття тваринного населення ґрунту; в умовах забруднення ґрунту важкими металами цей зв'язок значно актуалізується [365].

Показано важливу роль ґрунтових тварин у стабілізації функціонування екосистеми в умовах антропогенного навантаження [368].

У 2002 році був виданий перший підручник з ґрунтової зоології «Основи ґрунтової зоології та біоіндикації» [214]. Були зроблені еколого-фауністичні огляди окремих груп ґрунтових тварин [124, 262, 309, 491], які переросли у монографії з серії «Біологічне різноманіття Дніпропетровської області». Видані томи по різноманіттю дощових черв'яків [202] та герпетобіонтних павуків [407].

Просторова, структурна та функціональна організація угруповань ґрунтових тварин є способом підвищення його стійкості. Таким чином, екологічне розмаїття як основа організації угруповань має безпосередній зв'язок з його стійкістю. Застосовані принципи теорії нейтрального різноманіття до пізнання угруповань ґрунтових тварин [282] та перевірена теорія екологічних ніш та теорія нейтральності на прикладі населення павуків [321]. Проведені морфометричні дослідження ґрунтових тварин [400, 405]. Опублікований навчальний посібник по морфології дощових черв'яків [282]. За допомогою методів геометричної морфометрії оцінена популяційна структура павуків *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802) урбанізованої території [401] та визначені екологічні та географічні компоненти варіювання форми головної капсули мокриці *Trachelipus rathkei* [286].

Ще до появи фундаментальної праці А. Д. Покаржевського та співав. [393] «Пространственная экология почвенных животных» розпочаті дослідження просторового розподілу ґрунтових тварин на рівні точки, біогеоценозу та ландшафту [127, 130, 134, 198]. Розроблено ГІС-підхід для оцінці просторової варіабельності електричної провідності ґрунту під впливом ріючої активності сліпака (*Spalax microphthalmus*) [163, 358, 359]. Встановлена просторова організація системи пориїв сліпака [359]. Досліджено вплив педотурбаційної діяльності сліпака на целюлозолітичну активність на електричну провідність ґрунту [300] та на агрегатну структуру ґрунту [270].

Здійснено аналіз просторової структури популяцій наземних молюсків за допомогою фрактального підходу [272] та з застосуванням геостатистики [271].

Створено уявлення про фодересферу сліпаків [140] як аналог дрилософи дощових черв'яків. Педотурбаційна активність сліпаків перетворює ґрунт як середовище існування інших ґрунтових тварин (мезо-, мікро- і наннофауни), мікроорганізмів і рослин [167]. Викликані ріючою активністю ефекти мають різний масштаб і період загасання, тому головною особливістю фодересфери є створення й підтримка розмаїтості екологічних умов у ґрунтовому покриві [161].

Розкрито ландшафтний аспект екологічної ніші сліпаків, що потребувало застосування ENFA-аналізу, технологій аналізу даних дистанційного зондування Землі з космосу та ГІС-технологій [157]. У 2015 р. був виданий підручник «Аналіз просторових даних в екології та сільському господарстві» [200].

Досліджено вплив едафічних властивостей на структуру угруповань ґрунтових тварин. Визначені закономірності просторового варіювання агрегатної структури [97] та інших фізичних властивостей техноземів [133]. Оцінено екологічний аспект просторового варіювання твердості ґрунту в пристінній діброві [311] та в дерново-літогенному ґрунті на лесоподібних суглинках [171].

Розроблені підходи для застосування фітоіндикаційних шкал у якості маркерів екологічного простору угруповань ґрунтових тварин [172, 176]. Встановлені показники різноманіття герпетобіонтних безхребетних байраку Яцев Яр [175] та експериментальної ділянки з рекультивації земель, порушених гірничодобувною промисловістю [402]. Надана фауністична та екоморфічна характеристика угрупованням герпетобіонтних павуків байрачних лісів Дніпропетровської області [408], байраку Військовий [398], заплави р. Самара [283], степової цілини в урочищі Яцев Яр [409], урочища Круглик [229]. Розкрита роль педотурбаційної активності сліпаків як фактору просторової організації угруповань павуків [161]. Розроблений екоморфічний підхід для дослідження угруповань павуків степової зони України [313, 404].

Цикл досліджень по просторовому варіюванню екоморфічної структури угруповань мезопедобіонтів техноземів [164, 299, 304] дозволив підійти до вирішення питань зоологічної діагностики техноземів Нікопольського марганцеворудного басейну [9, 10].

Також проведений цикл досліджень по просторовій організації угруповань ґрунтових тварин у межах великого міста (на прикладі м. Дніпропетровськ) на рівні біогеоценозу [164, 216, 315, 316] та на ландшафтному рівні [25]. Розроблена адаптивна стратегія відбору ґрунтово-зоологічних проб для оцінки просторової організації угруповань ґрунтових тварин урбанізованих територій на різних ієрархічних рівнях з застосуванням наземних досліджень та даних дистанційного зондування Землі [25].

Багаторічні дослідження рекультивації порушених земель в Нікопольському марганцеворудному басейні дозволили сформулювати концепцію просторової агроекології при рекультивації земель [96, 99].

Дослідження ґрунтово-зоологічних об'єктів на ландшафтному рівні дозволило перейти до узагальнень, які поширюються на інші компоненти наземних екосистем та сформулювати принципи ландшафтної екології як основи просторового аналізу продуктивності агроценозів [156]. Встановлений характер впливу оранки ґрунтів на структуру угруповань панцирних кліщів [465]. За допомогою технологій просторової екології здійснено фракціювання просторової варіації угруповань панцирних кліщів сільськогосподарського поля [174, 480].

Слід відзначити, що значні наукові успіхи ґрунтово-зоологічного напрямку досліджень можливі як результат комплексної співпраці у рамках Комплексної експедиції з фахівцями різних напрямків – ґрунтознавцями, флористами, геоботаніками, екокліматологами, гідрологами [219]. Позитивний ефект виникає внаслідок взаємної підтримки при проведенні польових досліджень, а також обміну думками та творчим опрацюванням ідей, які виникають у різних галузях науки. Безумовно, такою синтетичною ідеєю, яка поєднує фахівців різних напрямків, є вчення О. Л. Бельграда про степове лісознавство [36–43], принципи типології лісових біогеоценозів у степовій зоні України, вчення про екоморфи, вчення про амфіценоз. Важливе концептуальне значення має вчення М. П. Акімова про біоморфи [1–4].

Важливе значення у розвитку ґрунтово-зоологічних досліджень є вирішення практичних питань, які пов'язані з відновленням родючості ґрунтів [96],

моніторингом стану наземних екосистем [99], розробки принципів та методів природного землеробства [92, 94], оцінки екосистемних сервісів [99, 281, 320], зоологічної діагностики антропогенних ґрунтів, у тому числі рекультоземів [9, 10].

1.2. Екоморфи як маркери екологічного простору

В. М. Беклемішев [34] назвав земний організм «геомерідою»: «З яких частин складається Геомеріда? Як тіло метазоона не складається безпосередньо із клітин, і людство з людей, так Геомеріда не може безпосередньо складатися з окремих тварин і рослин. Між ними й загальною організацією Геомеріди включені численні проміжні індивідуальності – здебільшого мало індивідуалізовані, розпливчасті, нестійкі». Організм і Геомеріда складаються з органів, які мають форму: «Одне ясно: структура Геомеріди, подібно структурі нашого тіла, наскрізь типова: вона складається з певних частин, які у свою чергу представляють комплекс частин наступного порядку» [94]. Взаємини в межах геомеріди є екологічними, тому органи геомеріди є екоморфами за О. Л. Бельгардом [34]. Екоморфи різноманітні. Рефрени лежать в основі будь-якої різноманітності, у тому числі біологічного [337]. Рефрен – повторювана, підлегла одному правилу перетворення послідовність стану мерона. Організм має органи, властивості, ознаки, а таксон (у широкому сенсі) має мерони. Мероном може бути як орган (форма) будь-яких організмів, так і їхня властивість (функція). Мерон визначається формами й функціями спільно [471]. Універсальний характер поняття рефрену дозволяє говорити про те, що спостережувана різноманітність не хаотична, а утворює єдину діатропічну мережу. Рефрена впорядкованість різноманітності, або регулярність діамережі, називається типологічною впорядкованістю і є однією з основних властивостей природи – неживої, живої і соціальної [471]. Спільність структур пояснюється не спільністю походження, а спільністю законів форми. Таким чином, за С. В. Мейеном [337], мерон і рефрен є компонентами діатропічної мережі, що організує відповідно до законів форми різноманітність, щонайменше, живих організмів. Вчення О. Л. Бельгарда про

екоморфи, що виникло задовго до уявлень С. В. Мейена про діатропіку (науку про різноманіття), можна розглядати як повною мірою діатропічне [176]. У цьому зв'язку меронами є екоморфи, а закономірними рядами перетворення екоморф є рефрени. Наприклад, ценоморфа є мероном, а степанти, сильванти, пратанти, дезертанти та палюданти становлять рефрен. Аналогічно у рефренний ряд розкладаються трофоморфи, гігроморфи та геліоморфи. Діатропічна мережа, до якої належить система екоморф рослин, є підставою для розширення цієї системи й на тварин. Цілісний і закономірний характер мінливості живих організмів у рамках діатропічної мережі в контексті екоморф знайшов своє відбиття в уявленні про екоморфічні матриці [207]. Таким чином, формальна процедура розширення системи екоморф рослин на ґрунтових тварин має своїм теоретичним обґрунтуванням уявлення про діатропічну мережу. Однак, ця операція може розглядатися як гіпотеза, що вимагає експериментального підтвердження [176].

О. Л. Бельгард [35] відзначає, що основою аналізу екологічної структури угруповань живих організмів є життєва форма. Цю ж позицію займають К. В. Арнольд, Л. В. Арнольд [20], Ю. І. Чернов [473] і С. Н. Кірпотин [260], які розглядають екоморфи як базові елементи структурної організації екосистем.

Під аналізом екологічної структури О. Л. Бельгард [35] розуміє виявлення взаємозв'язків живих організмів і середовища, а також установлення ступеня пристосування окремих частин угруповання до найбільш важливих елементів біогеоценозу. Пристосування видів до біоценозу в цілому й до кожного зі структурних елементів екотопу окремо (кліматопу, геліотопу, термотопу й т.ін.) називаються екоморфами [35]. Різноманіття біоморф (екоморф), або життєвих форм, є важливим компонентом біологічного різноманіття [355]. Як вважають Д. М. Кашкаров [258], Ю. Г. Алєєв [6] та І. Я. Павлінов [355], в екоморфах рівною мірою проявляється як власна (фізіологічна, морфологічна й т.ін.), так і «зовнішня» (зв'язок із середовищем) специфіка організмів. На думку О. Л. Бельгарда [35], екоморфи відмінні від життєвих форм, так під цими останніми найчастіше прийнято розуміти пристосування, які відбиваються в зовнішньому вигляді живого організму. Життєві форми, як відомо, не завжди

сполучені зі змінами в морфо-анатомічній структурі, що в першу чергу стосується пристосувань рослин до ґрунтової родючості та до термічних умов.

Можливість застосування спектрів життєвих форм тварин для індикації ґрунтових умов і діагностики ґрунтів показана О. Л. Бельгардом і А. П. Травлєєвим [38]. Ця ідея була розвинена у вигляді уявлення про екологічні основи зоологічної діагности лісових ґрунтів степового Придніпров'я [142] та потім переросла в концепцію екоморфічних матриць угруповань ґрунтових тварин [207]. Детально розроблене уявлення про гігроморфи ґрунтових тварин та показане їх діагностичне значення для встановлення гігротопів [120]. Запропонована концепція трофоценоморф ґрунтових тварин як еквівалент трофоморф рослин та показане їх діагностичне значення для встановлення трофотопів [237]. Екоморфічний підхід застосований для дослідження консорцій ґрунтових тварин [210, 211]. Цей підхід поширено на дослідження консортивних зв'язків у колоніях чаплі сірої (*Ardea cinerea* L.) [295]. Сформульоване уявлення про екоморфічну організацію ґрунтового тіла [160].

Екоморфічні матриці є ефективним інструментом пізнання мезофауни ґрунтів [212]. Причина інформаційної цінності екоморфічних матриць полягає у тому, що вони розкривають зв'язок тваринного населення ґрунту з провідними екологічними чинниками, генетичними особливостями ґрунтотворного процесу, рослинним покривом, а також вказують на функціональну роль мезофауни [207].

Екоморфи відбивають ставлення живих організмів до екологічних факторів. За Вільямсом [72] до космічних факторів належать світло та тепло, а до наземних – вода та їжа. Відношення до космічних факторів відбивають клімаморфи, термоморфи, геліоморфи рослин і тварин, а також трофоценоморфи [237] та топоморфи тварин [212]. Ставлення до наземних факторів відбивають трофоморфи [297] та гігроморфи [120].

Екоморфічна матриця є системою екологічних ознак угруповань тварин (рис. 1.1). Гігроморфи та трофоценоморфи складають основу екоморфічної організації угруповань ґрунтової мезофауни [219]. Ці екологічні групи відображають ставлення ґрунтових тварин до типологічних ординат лісових

біогеоценозів в умовах степової зони – гігратопу та трофотопу. Таким чином, теоретичною основою концепції екоморфічних матриць ґрунтової мезофауни є вчення про степове лісознавство та типологія степових лісів О. Л. Бельгарда.

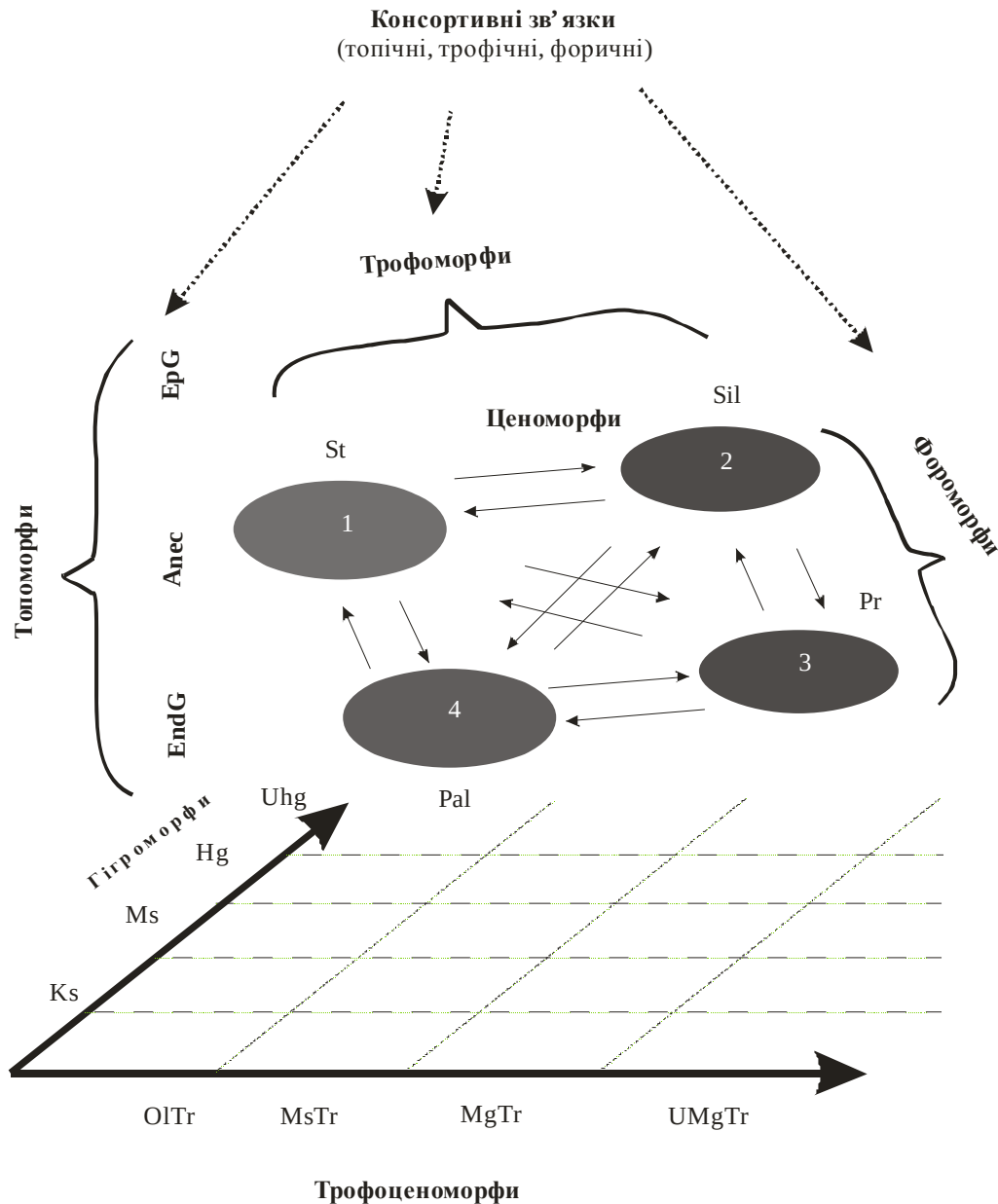


Рис. 1.1. Архітектура екоморфічної матриці [219]

Умовні позначки: 1 – лісовою типу кругообігу; 2 – степовою тип кругообігу; 3 – болотний тип кругообігу; 4 – луговий тип кругообігу.

У визначенні властивостей біогеоценозу найголовнішу роль відіграє рослинний покрив [332]. Гігроморфічна та трофоценоморфічна структура угруповань мезофауни лісових біогеоценозів в умовах степу вказують на екологічні особливості тваринного населення ґрунту в різних типах рослинного

покриву [210]. Гігроморфи характеризують преференції організмів до градацій режиму зволоження ґрунту, а трофоморфи (трофоценоморфи тварин) – до градацій трофності едафотопу. Гігроморфи та трофоценоморфи ґрунтових тварин виділяються за допомогою вивчення диференціації тваринного населення у зв'язку з рослинним покривом [120].

З боку вертикальної диференціації тваринного населення ґрунтів можуть бути виділені топоморфи – підстилкові, ґрунтові та норні форми. Топоморфи вказують на ярус, якому надається перевага екологічною групою, а також на зосередження функціональної активності тварин [152, 210]. Трофоморфи диференціюють тваринне населення за ознакою засобу харчування та особливості трофічного впливу на середовище існування [139]. Екологічні групи ґрунтових тварин, які відокремлені на основі їх адаптацій до переміщення в ґрунті та вказують на роль в утворенні форичних зв'язків, слід назвати фороморфами [173].

Консорції ґрунтових тварин виникають як скупчення функціональної активності живих істот у екологічному гіперпросторі, діяльність яких безпосередньо пов'язана з виконанням біологічного кругообігу речовин та потоком енергії. Біологічний кругообіг визначає особливості структурної та функціональної організації біогеоценозів, а також хід та напрямок процесів ґрунтоутворення [210]. Відповідно до основних типів кругообігу речовин відбувається структурне оформлення функціональних комплексів ґрунтових тварин у вигляді ценоморфічних угруповань, які є найважливішими консортивними об'єднаннями. В умовах степової зони в зональних, а зональних та інтразональних біогеоценозах це степові, лугові, лісові та болотні ценоморфи [202].

Використання морфологічних або фізіологічних особливостей тварин для оцінки ступеню виділивих розбіжностей застосовано для однорідних таксономічних або екологічних груп, що володіють порівнянними характеристиками, які також можна інтерпретувати екологічно [305]. Ґрунтова макрофауна представлена високим таксономічним і екологічним різноманіттям форм, порівняти які за єдиними морфологічними або фізіологічними критеріями досить важко [306].

Екологічний зміст характеристик у різних групах буде не однаковий, а базис для їхнього порівняння буде нерівнозначним. Тому для описання екологічних особливостей слід застосовувати екоморфічний аналіз ґрунтових тварин [2010].

Роботою, у якій узагальнений накопичений дотепер досвід вивчення просторового розподілу різних груп ґрунтових тварин, є монографія А. Д. Покаржевского із співавт. [393]. У ній на великому фактичному матеріалі показані особливості розподілу ґрунтових безхребетних у просторі залежно від фізико-хімічних умов і біотичних параметрів ґрунту, виділені основні фактори, що діють на різних масштабних рівнях (досліджуваної точки, біогеоценозу, ландшафту, регіону) і зв'язок цих рівнів один з одним. Розуміння факторів, що впливають на просторовий розподіл ґрунтової біоти, може сприяти розвитку уявлень про її функціональну роль в екосистемах. А. Д. Покаржевський і соавт. [393] розглядають організацію угруповань ґрунтових тварин на рівнях досліджуваної точки, біогеоценозу, ландшафту та регіональному рівні. Фактично, на основі ландшафтно-екологічного розподілу видів в екологічному просторі встановлюється їхня приналежність до тієї або іншої екологічної групи – екоморфі. Різні напрямки виділення екоморф на ландшафтному рівні умовно вважаються незалежними й формують екологічну матрицю (у багатовимірному просторі – багатомірну матрицю, або тензор) [210, 312]. На рівні біогеоценозу ступінь кореляції екоморф, імовірно, будуть вище, тому ґрунтові тварини будуть формувати локальні, але функціонально значимі, угруповання. Регулярне співвідношення екоморф у цих функціональних групах буде відбиттям їхньої організаційної структури й екологічного різноманіття. Отримані результати свідчать про справедливість висловленого припущення [314]. Важливо відзначити той факт, що функціональні групи, виділені в екологічному просторі за допомогою RLQ-аналізу, демонструють регулярні паттерни просторової мінливості. Локальні функціональні групи характеризуються екологічними характеристиками, які розкривають у термінах одних екоморф властивості інших, що займають більше високе ієрархічне положення. Ценоморфи є індикаторами типів круговороту речовин і потоку енергії за О. Л. Бельгарду [35]. У такому трактуванні

спостерігається руйнування системної ценотичної єдності комплексу під антропогенним впливом, а функціональна група з'являється перед нами як ситуативна сукупність видів. Очевидно, таке трактування є гіпотетичним і вимагає своєї подальшої перевірки.

Як відзначає Д. О. Криволуцький [274], життєва форма – це насамперед біологічний індикатор певних природних умов. За набором життєвих форм, представлених на деякій території, можна досить вірно судити про ступінь різноманіття середовища існування. У своїй праці “Екоморфологія” [6] Ю. Г. Алєєв відзначає, стосовно до тварин термін і поняття життєвої форми вперше вжив ботанік Х. Гамс [572]. Він запропонував систему життєвих форм, що охоплювала рослин та тварин. Однак його дослідження мало ботанічну спрямованість і не викликало достатньої уваги зоологів. Істотний внесок у розвиток ідеї життєвих форм тварин зробили К. Фредерікс [568] і Д. М. Кашкаров [257–259]. Згідно з К. Фредеріксом [568] до однієї й тієї ж життєвої форми належать ті живі істоти (види, покоління або стадії розвитку), які живуть у подібних місцеперебуваннях і ведуть подібний спосіб життя. Д. М. Кашкаров [259] так визначає життєву форму: «Тип тварини, що знаходиться у повній гармонії з навколишніми умовами, ми називаємо життєвою формою, беручи цей термін у ботаніків. У «життєвій формі», як у дзеркалі, відбиваються найголовніші, домінуючі риси місцеперебування. Можна розрізняти, наприклад, тип нирця, тип землерія, тип деревної лазаючої тварини й т.ін.». Д. М. Кашкаров [258] уважав, що при встановленні екологічних типів або «життєвих форм» необхідно базуватися не на конституальних або філогенетичних ознаках, а на ознаках адаптивних, пристосувальних, між якими та факторами середовища існує певна залежність, гармонія.

У 1948 р. М. П. Акімов опублікував свою роботу «Біоценотична робоча система життєвих форм – біоморф» [2], у якій виклав свої уявлення про структуру біоценозу та про біоморфічний підхід для аналізу структури тваринного населення. Він так визначає біоморфу: «У аспекті біоценозу кожний вид рослини або тварини, що входить у його склад, варто розглядати як певну життєву форму,

розуміючи під цим терміном той або інший тип пристосування організму до основних факторів середовища його перебування». При виділенні біоморф важливою є характеристика організму з погляду відносини його до абіотичних і біотичних факторів середовища, а також відносно місця й ролі його в біоценозі [1]. Застосування системи біоморф дає можливість коротко охарактеризувати кожний вид тварини з боку основного властивого йому місцеперебування й форми пересування, складу їжі й способу її добування й, нарешті, відносно розмірів його тіла, які значною мірою визначають місце, займане видом у ланцюгах і циклі живлення [3]. У системі біоморф тварин виділяються топоморфи, хемоморфи (для гідробіонтів), клімаморфи (для аеробіонтів) і трофоморфи [1–4].

Приналежність до екологічних груп тварин носить умовний характер і визначається просторовим діапазоном, у межах якого встановлена відповідна екологічна класифікація й масштабний рівень, що визначає ступінь деталізації класифікаційної системи [210]. Екоморфи рослин і тварин як екологічна класифікація також є контекстно-залежною генералізацією відомостей про їх взаємовідносини з навколишнім середовищем. Ландшафтно-біогеоценотичний рівень є базовим при розгляді екологічних явищ у традиції степового лісознавства [39]. Саме ця обставина визначає масштабний рівень екоморф рослин [35] і тварин [2, 12–16, 31, 210]. Співвідношення екоморф в угрупованні характеризує його екоморфічну структуру. Екоморфи між собою перебувають у певних взаєминах, що створює екоморфічну організацію. Екоморфічні матриці є формою відображення екоморфічної організації [202].

Оцінка властивостей місцеперебувань є необхідною умовою для прогнозу впливу пертурбацій на угруповання живих організмів і для ідентифікації властивостей навколишнього середовища, які важливі для охорони різноманіття й підтримки функцій екосистем [524, 525]. Розбіжності композиції видів в угрупованні й варіабельність реакції на умови навколишнього середовища є ключовою перешкодою для розробки моделі місцеперебувань, що могла б бути застосована до різних видів у різних екосистемах [677]. Функціональна

класифікація тварин, у якій види, що характеризуються спільністю екологічних особливостей, поєднуються разом, представляє альтернативу індивідуальним моделям вид-навколишнє середовище й може обійти зазначену перешкоду [525, 650]. Групи видів, що мають загальні екологічні властивості формують операційні одиниці, які реагують на фактори навколишнього середовища більше передбачувано, чим окремі види, значно збільшуючи прогностичні здатності моделі місцеперебувань у порівнянні з моделями, створеними для високих рівнів таксономічної роздільності, таких як вид [488]. Об'єднання видів відповідно до їх екологічних особливостей є також способом ідентифікації функціональних груп видів для оцінки ключових функцій екосистеми, що є найважливішим кроком для з'ясування функціональної різноманітності усередині й між екосистемами [667, 668]. Гіпотеза фільтрації місцеперебувань припускає, що види, що мають подібні екологічні потреби, формують функціональні групи, які займають подібні місцеперебування [719, 754]. Об'єднання видів за такими ознаками, як морфологія або поведінка, є одним зі способів спростити вивчення різноманітних у видівому відношенні угруповань [486].

1.3. Інтеграція екоморфічного підходу в ординаційні техніки

Взаємини між видівими особливостями й властивостями навколишнього середовища звичайно оцінюються за допомогою двохкрокового аналізу. По-перше, чисельність видів зв'язується з умовами навколишнього середовища, а реакція видів на мінливість властивостей середовища співвідноситься потім з біологічними або фізіологічними особливостями видів [694, 706]. Аналіз RQL дозволяє співвіднести екологічні особливості видів з умовами навколишнього середовища [553, 554]. Цей аналіз досліджує спільну структуру між трьох таблиць даних: *R-таблиця* (містить змінні навколишнього середовища), *Q-таблиця* (містить видові особливості) і *L-таблиця* (чисельність видів) [553– 558]. *L-таблиця* виконує функцію зв'язку між таблицями *R* і *Q* і вимірює інтенсивність зв'язку між ними. Перед безпосередньо аналізом, проводяться три окремих аналізи. Аналіз відповідностей застосовується для *L-таблиці*, у результаті чого

одержують оптимальну кореляційну структуру між сайтами й вагами чисельності видів. Ординація таблиць R і Q виконується за допомогою аналізу головних компонент. Таким чином, RQL виконує аналіз коінерції крос-матриць R , Q і L . Цей аналіз максимізує коваріацію між вагами досліджуваних сайтів з урахуванням властивостей навколишнього середовища, виражених таблицею R , і вагами видів з обліком їхніх екологічних властивостей, виражених таблицею Q [660]. У результаті може бути отримана краща спільна комбінація ординації сайтів по їхніх характеристиках навколишнього середовища, ординації видів за їх властивостями і одночасно ординація видів і сайтів [152, 205, 706]. RQL-аналіз поєднує три окремих ординаційних вирішення з максимізацією коваріації між особливостями видів і властивостями навколишнього середовища за допомогою аналізу коінерції [500]. Далі, ієрархічний кластерний аналіз ваг видів по двох осях RQL за методом Варда дає функціональні групи [660]. Оптимальне число груп можна одержати за допомогою критерію Калінського [532]. Кластери показують розподіл видів у просторі особливості видів – екологічний простір [152, 205, 660].

Серед технік багатомірної обробки екологічних даних аналіз відповідностей (*Correspondence Analysis* – CA; [585, 588]), що також відомий як реципрокне усереднення (*Reciprocal Averaging* – RA, [589]), є методом ординації угруповань для дослідження поділу ніш видів або екологічної амплітуди видів [360, 539, 553]. Розвиток цього аналізу привів до створення канонічного аналізу відповідностей (*Canonical Correspondence Analysis* – CCA, [681]), що призначений для вивчення диференціації ніш видів уздовж градієнтів навколишнього середовища. Канонічний аналіз відповідностей найбільшою мірою підходить для тих випадків, коли реакція видів на фактори навколишнього середовища має характер унімодальної кривої [681, 682]. Аналіз надмірності (*Redundancy analysis* – RDA) припускає лінійну відповідь видів на дію факторів навколишнього середовища [360, 553]. Аналіз за допомогою індексу середньої віддаленості (*Outlying Mean Index* – OMI, [554]) дозволяє обробляти дані, які відбивають як лінійну, так і унімодальну відповідь видів на навколишнє середовище.

У концепції ОМІ-аналізу екологічна ніша виду може бути представлена як композиція маргінальності, толерантності й залишковій толерантності. Маргінальність є мірою відмінності умов перебування виду від типових умов для даної території й указує, таким чином, на спеціалізацію виду. Толерантність указує варіабельність ніші виду уздовж осі, що з'єднує центр мас екологічних умов території й центр мас ділянок території, де зустрінутий даний вид. Цей показник указує на ширину екологічної ніші. Варіабельність ніші в площині, ортогональній напрямку, що зв'язує центри мас території й виду, є залишковою толерантністю [360, 554].

1.4. Точкові просторові об'єкти

Характер розміщення особин у просторі є однією з найважливіших характеристик окремих популяцій і виду в цілому, що визначається взаємодією багатьох механізмів – дисперсією, репродуктивною поведінкою, просторовою гетерогенністю місць перебування, внутришньо- або і міжвидовою конкуренцією, антропогенним пресом [492, 493, 522, 533, 613, 615, 701]. Паттерн просторової організації популяції можна розглядати в аспекті просторової гетерогенності й просторової структурованості [684, 685]. Оцінка просторової гетерогенності ґрунтується на вибіркових характеристиках даних про чисельність особин у межах досліджених пробних площадок [167]. Найчастіше для оцінки міри просторової гетерогенності застосовують методи апроксимації вибіркового розподілу чисельності особин розподілом Пуассона, а в основі розрахунку більшості індексів просторової гетерогенності лежить відношення вибіркової дисперсії до середньої арифметичного (S^2/D). У випадку, якщо відношення S^2/D близько до 1, то розподіл особин у популяції близький до випадкового, а при $S^2/D \gg 1$ – розподіл агрегований. На основі цього відношення побудований ряд індексів, використовуваних для оцінки міри гетерогенності розміщення особин у просторі, такі як індекс Гріна, індекс «середньої скупченості» Ллойда, індекс Івеса, індекс Морисіта й ін. [700]. При цьому розташування самих пробних площадок відносно одна одної ніяк не враховується (важливо тільки, щоб воно

було випадковим у межах території, займаною популяцією). Оцінка просторової структурованості може бути отримана тільки в тому випадку, якщо для кожної пробної площадки відзначені їхні точні координати [167]. При цьому пробні площадки можуть бути розташовані випадковим чином або у вигляді регулярної сітки [25]. Просторова внутрипопуляційна структурованість відбивається в наявності окремих агрегацій або їхніх скупчень, у взаємному розташуванні таких агрегацій, у їхньому розмірі, відстані між їх центроїдами, наявності автокореляції чисельності особин у межах дослідженої популяції [625]. Для аналізу просторової внутрипопуляційної структурованості в останні роки активно застосовуються методи геостатистики [742].

Поряд з перевагами, які одержують ссавці від життя в ґрунті, риття нір потребує значних додаткових витрат енергії [690]. Високий рівень енергетичних витрат при пересуванні ссавців під землею добре задокументований [632, 674, 727]. Установлено, що довжина ходів сліпака *Spalax ehrenbergi* є функцією продуктивності рослинного угруповання й твердості ґрунту [727]. Твердість ґрунту розглядається як найбільш істотний фактор, що впливає на інтенсивність риючої активності ґрунтових ссавців [632]. З іншого боку, природним результатом риття нір є зниження твердості ґрунту [140]. Кормові ходи сліпака розташовуються в кореневмісному шарі ґрунту на глибині близько 22 см. Базовим конструкційним елементом кормового ходу є сегмент, обмежений двома наступними один за одним викидами – сліпушинами [411]. Таким чином, сліпушини є маркерами педотурбаційної активності сліпаків [358].

Для аналізу просторового розподілу об'єктів (особин, гнізд, колоній або пориїв) зручно застосовувати статистику точкових процесів. Визнаним методом для виявлення взаємодії в розподілі точкових об'єктів (агрегація або розріджування) є $K(r)$ функція Ріплі [693]. Типи розподілу точкових об'єктів зазнають впливу ефектів першого й другого порядків. Ефекти першого порядку являють собою систематичну варіацію інтенсивності процесу в просторі. В екологічному контексті це мінливість чисельності, що виникає у результаті гетерогенності середовища існування. Ефекти другого порядку являють собою результати взаємодії між точками, які включають

будь-які біологічні механізми, що сприяють збільшенню відстані між об'єктами або їх кластеризації, такі як конкуренція або соціальна поведінка [544]. $K(r)$ функція Ріплі розроблена для виявлення ефектів другого порядку й заснована на припущенні, що процес характеризується стаціонарністю першого порядку, тобто інтенсивність точок просторово однорідна (очікуване значення постійно в межах досліджуваної території) [167]. Однак, обидва типи ефектів можуть привести до агрегації або розріджування та ці ефекти важко розрізнити [662]. Для диференціації процесів першого й другого порядків запропонований підхід, за якого просторова варіація щільності точок описується як за допомогою просторових коваріат, так і межточкових взаємодій [489].

Екосистемними інженерами є організми, які прямо або опосередковано модулюють доступність ресурсів для інших видів шляхом зміни фізичного стану абіотичних і біотичних матеріалів модифікуючи, підтримуючи й (або) створюючи місцеперебування [604–606]). Діяльність сліпаків можна віднести до категорії аллогеного екосистемного інжинірингу. Аллогені інженери змінюють навколишнє середовище шляхом трансформації живих або неживих матеріалів з одного стану в інше шляхом механічних або інших перетворень [605]. Сліпак у процесі педотурбаційної активності будує систему підземних ходів і викидає на поверхню ґрунт у вигляді порийів [157]. Відповідність аллогеному механізму підтверджується тим фактом, що при цьому перетворюється ґрунтова маса з одного стану (ґрунтова маса знаходиться в рівноважному стані в ґрунтовій товщі в складі відповідного генетичного горизонту) в інший стан (перебуває вище рівня ґрунту в очевидному нерівноважному стані, як з позицій механіки, так і хімізму свого складу) [161]. Ця трансформація модулює розподіл ресурсів, таких як вода, мінеральні речовини, баланс енергії, створюються умови для аерації ґрунту [300].

Відомо, що діяльність ссавців, що риють, відіграє важливу роль у динаміку рослинних угруповань [563]. Ґрунтові рослинноядні ссавці харчуються переважно коріннями рослин, а втрата цих органів впливає на рослини більш значно, ніж втрата листової поверхні [600]. Передбачається, що конкуренція серед рослин, які колонізували свіжі порії, буде низькою, тому види, які заселяють ґрунтові викиди

ссавців, більшою мірою будуть реагувати на абіотичні умови нового середовища, ніж на потенційні конкурентні обмеження [689]. Фізичні властивості ґрунтів і доступність мінеральних поживних речовин також зазнають впливу рийної активності ссавців [594, 691]. Трансформація ґрунтових властивостей впливає на розвиток рослинності на пориях. Флористичний склад на пориях і поза ними різний, спостерігаються зміни у видівому багатстві й у різноманітті. Зміни у складі рослинних угруповань сполучені з перетворенням спектру життєвих форм, що відбиває відповідь угруповання на різні впливи [654]. Однак, не встановлено однієї екологічної гільдії рослин, найбільш успішної на пориях ссавців. У багатьох дослідженнях на пориях була знайдена велика кількість видів однолітніх рослин [565, 707–717], що у ряді випадків залежить від розмірів поріїв [614]. Однолітники діють як опортуністи, маючи короткий життєвий цикл і високу плідність, що дозволяє їм швидко колонізувати відкриті простори, створені в результаті рийної діяльності ссавців [534].

Вивчення закономірностей формування ґрунтової макрофауни в байрачних дібровах Присамар'я (Дніпропетровська область, степова зона України) під впливом ссавців, що риють, показало, що педотурбаційна активність приводить до перерозподілу в структурі тваринного населення убік збільшення видів з коротким життєвим циклом за рахунок видів із тривалим життєвим циклом [364, 368].

1.5. Просторовий аспект перевірки теорії нейтрального різноманіття

З методичної точки зору польові екологічні дослідження, виконані в лабораторному форматі «експеримент-контроль» не відповідають потреби описання й аналізу досліджуваного явища у всій складності й різноманітті. Для вирішення цієї проблеми перспективним є застосування методичного апарата, пропонованого відносно новим науковим напрямком – просторовою екологією ґрунтових тварин [393]. Однією з перспективних реалізацій геостатистичного підходу для описання багатовимірних екологічних даних є факторний аналіз екологічних ніш [593].

Теорія нейтральності зневажає розбіжностями між особинами за їх реакцією на локальні екологічні умови. На противагу цьому теорія ніш указує, що типи біорізноманіття варто безпосередньо співвідносити до мінливості екологічних параметрів, таких як фізико-хімічні умови, режим занепокоєння, продуктивність і конкуренція з боку інших видів [711, 718].

Теорія нейтральності важко піддається перевірці на практиці [575, 581, 740], насамперед тому, що ключові популяційні параметри для безлічі видів в угрупованні складно виміряти в польових умовах. Були зроблені спроби описати криві видівого чисельності з позицій теорії нейтральності або за допомогою інших моделей [483, 485, 542, 653, 729], однак розбіжності в застосуванні підходів зневажливо малі. У випадку гарної відповідності моделі не дають інформації про біологічні процеси, які знаходяться в основі спостережуваних явищ [705].

Були досліджені явища, які приблизно могли б виникати у випадку розвитку нейтральних процесів [543]. Одним з таких явищ може бути «дистанційне загасання» [597–599]. Обмеження поширення видів лежить в основі розбіжностей між місцеперебуваннями в нейтральному світі, то можна чекати, що більш далеко розташовані точки простору будуть населені більш відмінними угрупованнями [581]. Розбіжності локального видівого багатства між місцеперебуваннями можуть пояснені випадковим зникненням і заміщенням видів у часі. Ці процеси Хаббелл [597] назвав «екологічним дрейфом».

Теорія нейтральності може бути перевірена шляхом порівняння впливу на структуру угруповання локальних екологічних умов і явища просторового загасання [282]. Відповідно до теорії ніші, подібність між матрицями вид-чисельність буде позитивно корельована із близькістю локальних екологічних умов. Теорія нейтральності пророкує негативну кореляцію видової структури з відстанню між місцеперебуваннями [301]. Зазначені розбіжності часто складно встановити, тому що відмінності екологічних умов часто корельовані з відстанню [575]. Такий підхід для перевірки теорії нейтральності може бути застосований, якщо локальні умови й просторовий фактор незалежні [705].

1.6. Факторний аналіз екологічної ніші та карти переваги місцеперебувань

Значна частина досліджень, присвячена вибору наземними молюсками місцеперебувань, ґрунтується на порівнянні угруповань молюсків з географічно різних точок відбору проб, які відрізняються рослинним покривом, типом ґрунтів, рівнем вологості [645, 655, 670, 731]. З едафічних факторів, які впливають на молюсків, найбільш істотними є вміст у ґрунті кальцію, рН і механічний склад [679], а також вміст обмінних катіонів і алюмінію [678]. Важливу роль відіграє вологість ґрунтів (Nekola, 2003), однак, П. Ондина й соавт. [679] відзначають обмеженість даних по ролі вологості ґрунту в даний момент часу внаслідок істотної мінливості цього показника. Для вирішення цієї проблеми адекватним є застосування даних фітоіндикації для оцінки аутоекологічних особливостей молюсків і структури їх угруповань [559, 596]. Для описання преференцій місцеперебувань молюском *Vertigo geyeri* Lindholm, 1925 у межах Польщі й Словаччини успішно були застосовані фітоіндикаційні шкали Елленберга [697].

Дослідження на великомасштабному рівні дозволили встановити роль у просторовому розміщенні, чисельності й різноманіття угруповань молюсків едафічних факторів [607, 608, 673, 701]. Особливу увагу викликає проблема просторового масштабу й ієрархії діючих на молюсків факторів [507, 647, 673].

Місцеперебування характеризується наявністю на деякій території ресурсів і умов для даного виду, у результаті чого стає можливою заселеність цієї території, включаючи його виживання й розмноження [578]. Мета вивчення вибору місцеперебувань видами полягає у виявленні характеристик навколишнього середовища, які здійснюють місце придатним для існування виду [530].

Екологічна ніша є корисною моделлю для описання вибору місцеперебувань видом. Хатчинсон [601, 602] визначає екологічну нішу як гіпероб'єм у багатовимірному просторі, обумовленому змінними навколишнього середовища, де вид потенційно може підтримувати життєздатність популяцій. Методично екологічна ніша може бути досліджена засобами загального

факторного аналізу системи екологічне середовище-ніша (*general Niche-environment system factor analysis* – GNESFA) [528].

В основі факторного аналізу екологічних ніш лежить припущення про те, що види розподілені не випадково відносно екогеографічних змінних [592]. Вид, що цікавить, може характеризуватися певною маргінальністю (що виражається у відмінності видового середнього від глобального середнього значення екогеографічної змінної) і деякою спеціалізацією (що проявляє себе в тому, що видова дисперсія менше глобальної дисперсії) [96].

GNESFA може бути реалізований у вигляді трьох версій – FANTER, ENFA і MADIFA. Факторний аналіз екологічної ніші із середовищем у якості референтного розподілу (*Factor analysis of the niche, taking the environment as the reference* – FANTER) розглядає деформацію екологічної ніші щодо екологічного простору, який прийнятий як референтний, тобто осі цього простору приводять до такого стану, що екологічний простір має ідеальну сферичну форму [528]. Навпроти, сферична форма надається екологічній ніші в аналізі MADIFA (*Mahalanobis distances factor analysis*), а скривлення екологічного простору вказує на ступінь відмінності властивостей середовища від екологічного оптимуму виду. За результатами MADIFA може бути побудована найбільш коректна карта переваги місцеперебувань даним видом [529].

Можлива особлива точка зору, за якої обидва розподіли разом (екологічна ніша й екологічний простір) розглядаються як фокусний й референтний. Ця симетрична точка зору має перевагу поза вибором референтного розподілу. Цей особливий випадок є основою факторного аналізу екологічної ніші (*Ecological-niche factor analysis* – ENFA). В ENFA перша вісь повністю відповідає маргінальності, а наступні осі описують спеціалізацію виду. Інтеграція цих осей також надає можливість побудувати карту переваги місцеперебувань, але у відмінності від MADIFA, цей результат у рамках ENFA не є математично обґрунтованим. Н. Карузо й соавт. [535] відзначають, що незважаючи на переваги GNESFA, цей вид аналізу мало представлений у науковій літературі. Навіть після публікації роботи [528] у ряді статей продовжують користуватися ENFA підходом

не тільки для як дослідницьким засобом, але й для побудови карт переваги місцеперебування [549, 571, 722]. Ряд авторів застосовують тільки MADIFA для описання розподілу видів [580, 583, 702]. Поряд з оригінальною роботою [528] у статті Н. Карузо й соавт. [535] для описання екологічної ніші пуми в південній Америці із застосуванням усіх технік GNESFA.

1.7. Просторовий розподіл ґрунтових тварин в агроземах

Просторова екологія ґрунтових тварин дозволяє вирішувати широке коло завдань, спрямованих на з'ясування закономірностей структури й функціонування ґрунтової біоти в природних умовах і при антропогенному впливі. Неоднорідність розміщення ґрунтових тварин у просторі була відзначена давно, однак аналіз просторового розподілу безхребетних почався лише в другій половині XX в. [393]. Знання закономірностей просторового розподілу безхребетних на сільськогосподарських угіддях має теоретичне та практичне значення [584, 703]. Біорізноманіття ґрунтів важливо для підтримки стабільності агроєкосистем [526]. Мозаїчність просторового розподілу панцирних кліщів і коллембол в орних ґрунтах була відзначена Н. М. Черновою [475]. На зовні однорідному вівсяному полі, де проводилися дослідження, мікроартроподи зустрічалися агреговано (плямами до 10 і більше 20 см), що зв'язується із просторовою зміною властивостей ґрунту, особливостями мікрорельєфу, а також з показниками чисельності й видової специфіки орибатид і коллембол. Ступінь агрегації й тип просторового розподілу є мінливими показниками в межах однієї популяції й залежать від шпаруватості ґрунту, режиму вологості, ступеня покриття рослинністю. Ступінь мозаїчності відрізняється в різних видів мікроартропод [474].

Оранка полів методом глибокої оранки з оборотом шару є антропогенним чинником великої деформуючої сили. У літературі є відомості про вплив оранки на населення панцирних кліщів. За даними Д. О. Криволуцького із соавт. [276] проведені спостереження дозволяють у такий спосіб сформулювати вплив оранки на угруповання панцирних кліщів: 1) чисельність орибатид (у порівнянні з

лугами) скорочується в десятки разів; 2) видове різноманіття зменшується в кілька разів; 3) змінюється характер вертикального розміщення кліщів, які рівномірно заселяють весь орний шар; 4) різких змін зазнає й співвідношення життєвих форм – так, майже зникають спеціалізовані мешканці підстилки та поверхні ґрунту; 5) характер населення орибатид у ґрунтах сильно залежить від особливостей обробки полів і оброблюваних культур.

В. С. Андрієвський [8] розглядав хід сукцесій, які відбуваються в угрупованнях панцирних кліщів після оранки. Установлено, що оранка цілинного ґрунту кардинально деформує угруповання панцирних кліщів. Різко падає рівень чисельності кліщів, змінюється характер циклічної динаміки, трансформується структура домінування у бік збільшення частки домінуючих видів. Видовий склад збіднюється й зазнає помітних змін в співвідношенні видів різної екологічної природи. Зникають великі види, однак частина дрібніших видів залишається в значній кількості. Відразу ж після оранки проявляють себе рудеральні види. У цілому угруповання є деформованим, але не знищеним. Комплекс видів з певними кількісними співвідношеннями, що утворився в результаті оранки, стає вихідною базою подальшого розвитку сукцесії угруповання орибатид у різних напрямках. Темпи змін на кожному із цих напрямків (посів пшениці, перманентний пар, перелог), їх характер, досить швидко починають розрізнятися. Конкретний механізм прояву сукцесійних змін полягає у формуванні нового угруповання видів у надрах старого й поступовим витисненням останнього. Ця зміна проявляється не в буквальній заміні одних груп видів іншими, а в змінах чисельних співвідношень їхніх представників [273, 357].

Ґрунтуючись на результатах раніше проведених досліджень [481] можна зробити висновок про те, що видове багатство й щільність населення панцирних кліщів агроценозів (ріллі, пасовищ) значно відрізняються від цілинних ділянок, що безпосередньо примикають до них, степу, що може бути викликано порушенням природної шпаруватості ґрунтів, відсутністю підстилки, низькою здатністю орибатид до горизонтальних міграцій, геохімічними особливостями ґрунтів агроценозів і т.ін [481]. В орних угіддях і на пасовищах різко зменшується

як загальна чисельність, так і видове різноманіття угруповань панцирних кліщів, спостерігається зменшення кількості життєвих форм і різке домінування вторинно неспеціалізованих форм і мешканців дрібних ґрунтових шпар [480]. За даними Н. М. Чернової [475] ці екологічні групи є основними серед панцирних кліщів розораних земель на величезних територіях, а весь комплекс верхньопідстилкових форм, як правило, відсутній або представлений украй слабо. На орибатид особливо негативно впливає видалення з поверхні ґрунту відмерлих рослинних залишків, тому що переважна більшість різноманіття видів, пов'язана з підстилкою. Такі види зовсім відсутні в агроценозах навіть при близькому сусідстві цілинних біотопів [269, 481]. Розбалансування комплексів панцирних кліщів негативно позначається на його можливостях реагувати на зміни середовища й робить його таким, що важко відновлюється після порушення. Незважаючи на значний матеріал, що розкриває основні напрямки трансформації угруповання панцирних кліщів у ґрунтах сільгоспугідь, практично відсутні відомості про просторовий паттернів орибатид в агроземах [174, 480, 481].

1.8. Фракціонування просторової варіації

Просторова структура розглядається ключове поняття для пояснення процесів, що впливають на біотичні угруповання [393]. Простір виступає або як фактор, що впливає на екологічну структуру, або в якості змінної, що спотворює процес, що цікавить [556]. Просторові паттерни угруповань виникають у результаті дії факторів навколишнього середовища, або в результаті біотичних взаємодій [514]. Тому для адекватного розуміння екологічних угруповань важливим є ідентифікувати просторові структури й співставити з процесами, які знаходяться в їх основі [627]. Різні екологічні процеси можуть проявлятися на різних масштабних рівнях [513].

Різнорманіття видів в угрупованні пов'язане з абіотичними факторами середовища [620–629]. Цей ефект є наслідком впливу мінливості властивостей середовища на інтенсивність демографічних процесів [573, 732–736] або конкурентної взаємодії [541, 699]. Однак, за допомогою теорії нейтральної

різноманіття було показано, що багато з паттернів, які раніше вважалися наслідком контролю навколишнього середовища, можуть бути викликані обмеженнями поширення екологічно ідентичних видів [494–499, 597–599]. Як наслідок, уявлення про диференціацію екологічних ніш видів може не застосовуватися для пояснення багатьох явищ в угрупованнях живих організмів [699].

Процеси диференціації ніші й нейтральні процеси приводять до подібних просторових паттернів [699]. Поширення між сусідніми ділянками формує автокореляцію в нейтральних угрупованнях [597]. У ніша-структурованих угрупованнях подібність угруповань зменшується зі збільшенням географічної відстані, тому що властивості середовища виявляються просторово автокорельованими [625]. Характеристики угруповання, які є або дійсно нейтральні або ніша-структуровані, можуть мати просторову структуру, тому що дані про угруповання й фактори середовища можуть бути просторово автокорельованими [699]. Одним з методів для розрізнення між ситуацією контролю структури угруповання факторами навколишнього середовища з одного боку та просторовою автокореляцією, викликаною нейтральним розселенням з іншого боку, є фракціонування варіації [622].

Географічні координати застосовуються як прогнознi змінні в методах прямої ординації у вигляді поліноміальних членів (x , x^2 , x^3). Такий підхід називається аналізом трендових поверхонь (Legendre, 1990). Недоліком цього методу є те, що він моделює широкомасштабні паттерни, а детальні паттерни не можуть бути враховані з його допомогою. Метод головних координат матриці сусідства (PCNM – *principal coordinates of neighbor matrices*) здатний ідентифікувати просторові паттерни в значному діапазоні масштабних рівнів [513]. При виконанні методу PCNM генерується велика кількість ортогональних змінних (PCNM-функцій), які моделюють просторові взаємини точок відбору проб [503]. Для цієї мети будується матриця евклідових відстаней між точками відбору проб. Далі встановлюється границя, нижче якої оцінюється відстань, а вище якої відстань приймається як «дуже велика» і оцінюється як чотириразове

перевищення граничного значення. На основі модифікованої усіченої матриці відстаней проводиться аналіз головних координат. Для подальшого аналізу застосовуються тільки головні координати (вони ж PCNM-функції або PCNM-змінні), що відповідають позитивним власним числам усіченої матриці відстаней [513]. Далі за принципом парсимонії здійснюється відбір PCNM-змінних, які щонайкраще описують спостережувані властивості біологічних угруповань. Для цієї мети найчастіше застосовується процедура прямого вибору (*forward selection*) [514].

1.9. Катений підхід дослідження екосистемного різноманіття

У межах ландшафту послідовність хорологічних одиниць від вершини вододілу до водотоку: «сполучений по рельєфу ряд ґрунтів, розбіжності між якими пов'язані з розбіжностями висотного рівня й ухилу, що визначають дренаж» утворює сполучений комплекс, що відповідає катені [247, 656]. Катена є елементарною структурною одиницею ландшафту [32].

Термін «катена» споконвічно був запропонований для ґрунтового шару біогеоценотичного покриву й у такому вузькому обсязі традиційно використовується дотепер [463, 656]. Такі катени запропоновано називати «ґрунтова катена» або «педокатена» [247]. Методологію ґрунтова-катенеарного підходу розвивали Т. Башнелл [527], Ф. Хоул [595], Д. Яалон [741], А. Джеррард [98]. Катени виділяють за такими ознаками: а) за їх зонально-кліматичною приналежності; б) за складом компонентів ґрунтового покриву; в) залежно від генетичного типу рельєфу; г) за головними факторами диференціації ґрунтів у катені – особливостям літології, ролі ерозійних процесів, рівнем зволоження, характером перерозподілу поверхневих вод [80, 268, 466].

Катена дозволяє повною мірою виразити природні просторові й часові властивості екосистем, які характеризують їх різноманіття і динаміку [101]. У рослинному покриві відповідні хорологічні одиниці називають «фітокатенами» [246, 247, 256, 468]. У лісознавстві аналогічний підхід представлений розглядом екологічних рядів лісових угруповань на різних типах ґрунтів [420].

А. Є. Катенін [256] припускає використання уявлення про катену тільки стосовно однорідних літологічних структур. Уявлення про монолітні та гетеролітні геокатени дозволяє застосувати уявлення про катену як до відносно гомогенних, так і гетерогенних територій [80]. Залежно від цього виявлені катени будуть більш простими за структурою або більш складними. Ускладнення структури фітокатени відбувається також у міру розгляду усе більших водотоків у результаті збільшення площі території водозбору [247]. Розроблено географо-геохімічну систематику катен, що включає такі таксономічні одиниці, як група, підгрупа, розряд, тип, підтип, Родина, клас, рід і вид [80].

У практиці дослідження ґрунтових тварин найчастіше застосовують катенеарний підхід [347–349]. Катена – це геоморфологічний профіль, що проходить від найвищого місця певної території до найнижчого. Цей профіль градується у розрізі рельєфу за окремими факторами (вологість, температура, засолення ґрунту й ін.) або сукупністю ландшафтних умов. Тому катена є зручною моделлю території, за допомогою якої можна оцінити екологічні преференції видів уздовж обраного градієнту середовища [252].

Із практичної точки зору, катеною вважають будь-яку довільно обрану частину ландшафтного схилу, або весь схил, що представляє собою сукупність місцеперебувань із закономірною зміною екологічних умов, що обумовлено рельєфом місцевості [347–349]. У верхній частині катени відсутній привніс речовини (крім опадів), у нижній – відсутній виніс. Початковий елемент катени – елювіальний ландшафт, кінцевий – акумулятивний. Між ними розташовуються транзитні ландшафти. Стандартна катена складається з п'ятих позицій: елювіальної, 1-й, 2-й, 3-й транзитних і акумулятивної. Компонентом, що чутливо реагує на зміну рельєфу, є ґрунт. Збільшення вниз по схилу сумарного зволоження ґрунтів, а також їхньої якості, визначає зміну рослинних угруповань і їх тваринного населення [328].

Елементи катени можуть бути об'єднані в комплекси більш високого ієрархічного рівня. Окремі ланки ланцюга (катени), які представлені окремими місцеперебуваннями або рослинними угрупованнями) поєднуються в

мезокомбінації, а останні – у макрокомбінації. Мезокомбінації також інтерпретуються як екомери та можуть охарактеризовані за допомогою фітоіндикаційного підходу [550].

Обґрунтування напряму досліджень

Аналітичний огляд сучасної наукової літератури дозволив нам обґрунтувати необхідність висвітлення наступних питань в нашій дисертаційній роботі: розробити наукове обґрунтування визначення особливостей просторового варіювання популяцій окремих видів ґрунтових тварин на рівні біогеоценозу на основі концепції екологічної ніші; розробити науково-методичний інструментарій для оцінки просторового варіювання точкових об'єктів на рівні біогеоценозу та на рівні ландшафту; обґрунтувати систему екогеографічних показників на основі даних дистанційного зондування Землі у якості маркерів екологічної ніші тварин на ландшафтному рівні; розробити процедуру визначення розміщення видів тварин у екологічному просторі, яке може бути порівняне простором за існуючими типологічними системами біогеоценотичного покриву степової зони України; обґрунтувати уявлення про екоморфи ґрунтових тварин як структурні компоненти екологічного гіперпростору; розробити принципи та методи оцінки просторової варіабельності угруповань тварин на різних масштабних рівнях в умовах урбанізованого середовища; знайти закономірності просторової організації ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу; на основі закономірностей просторового варіювання угруповань орибатид в межах агроценозу обґрунтувати індикатори якості та негативних умов агроземів; встановити закономірності варіювання угруповань тварин на різних просторових рівнях; розробити підходи до оцінки екологічного простору педобіонтів на основі фітоіндикації екологічних режимів.

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Матеріал і методи вивчення просторового розміщення ґрунтових мікромоллюсків

Дослідження просторового розподілу мікромоллюска *Vallonia pulchella* (Müller, 1774) проведені на науково-дослідному стаціонарі Дніпровського аграрно-економічного університету в м. Покров. Експериментальний полігон по вивченню оптимальних режимів сільськогосподарської рекультивації був створений в 1968–1970 р. Відбір проб зроблений на варіанті техноземів, сформованих на червоно-бурих глинах (географічні координати південно-західного кута полігона – 47°38'55.24"С. Ш., 34°08'33.30"В. Д.). На ділянці з 1995 до 2003 р. виростав багаторічний бобово-злаковий агрофітоценоз, після чого почався процес натуралізації рослинний покриву [234].

Полігон, у межах якого здійснено відбір проб, складається з 7 трансект по 15 проб у кожній. Точки відбору проб формують регулярну сітку з розміром чарунки 3 м. Таким чином, загальний обсяг вибірки склав 105 проб. Опис рослинного покриву проводили в межах квадратів з бічною стороною 3 м. Матеріал збирали в червні 2012 р. В кожній пробі відібрано по 10 зразків ґрунту по 10 гр., у яких препарувальною голкою здійснено розбір ґрунтових часточок, серед яких відібрані мікромоллюски. Таким чином, загальна вага зразків ґрунту склала 10,5 кг.

Твердість ґрунтів вимірювали у польових умовах за допомогою ручного пенетромтра Eijkelkamp на глибину до 50 см з інтервалом 5 см. Середня погрішність результатів вимірювань приладу становить $\pm 8\%$. Для вимірювання використали конус із розміром поперечного перерізу 1 см². У межах кожної комірки виміру твердості ґрунту робили в однократній повторності [133]. Визначення агрегатного складу здійснено за допомогою сухого просівання [71].

Для вимірювання електропровідності ґрунту *in situ* створений ряд приладів, до числа яких належить сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.), що працює разом з портативним приладом HI 993310. Тестер оцінює загальну

електропровідність ґрунту, тобто об'єднану провідність ґрунтового повітря, води й часток. Результати вимірювання приладу представлені в одиницях насиченості ґрунтового розчину солями – г/л. Порівняння результатів вимірювання приладом НІ 76305 з даними лабораторних досліджень дозволили оцінити коефіцієнт перекладу одиниць як $1 \text{ дС/м} = 155 \text{ мг/л}$ [358].

Вміст гумусу визначений за методом Тюріна. Усадку ґрунту при висиханні вимірювали за А. Ф. Вадюніною та З. А. Корчагіною [71]. Просіяні через сито з розміром чарунки 0,25 мм ґрунтові зразки доводили до вологості $31,17 \pm 0,35 \%$. Після поступового висушування в лабораторії зразки додатково висушувалися в сушильній шафі при 105°C у пліні 5 годин. Розмір ґрунтових зразків після усадки вимірювали штангенциркулем [233].

Фізіономічні характеристики рослинного покриву встановлені за результатами дешифрування цифрових знімків поверхні експериментальної ділянки, зроблених з висоти 1,5 м. Візуально були виділені основні фізіономічні типи рослинного покриву ґрунту: 1 – злакові; 2 – жабриця рівнинна; 3 – латук татарський; 4 – бобові (люцерна посівна); 5 – сухостій; 6 – ґрунт, не вкритий рослинністю. На знімках були обрані найбільш характерні фрагменти для відповідних типів, за яким були встановлені їхні кольорові характеристики в RGB-форматі. Їх використали як навчальну вибірку для дискримінантного аналізу. Після було проведене дешифрування всіх знімків, що дозволило оцінити частку, що становить кожний з фізіономічних тип у покритті.

Екоморфічний аналіз рослинності виконаний за О. Л. Бельгардом [35]. Біолого-екологічна характеристика рослин наведена за роботою В. В. Тарасова [436, 437]. У рослинному угрупованні вивченого типу технозему гігморфії представлені переважно ксеромезофітами (KsMs) і мезоксерофітами (MsKs) (98,89 % від проективного покриття). Тому у якості кількісної міри гігморфічної структури була обрана частка ксеромезофітів у рослинному угрупованні. Трофоморфії представлені мезотрофами та мегатрофами. Трофоморфічна структура охарактеризована за допомогою частки мегатрофів. У ценоморфічній структурі представлені переважно степанти (82,37 %) і пратанти (17,53 %).

Кількісно ценоморфічна структура описана за допомогою частки степантів. Геліоморфи представлені геліофітами (59,88 %) і сціогеліофітами (40,12 %). Адаптація рослин до світлового режиму охарактеризована за допомогою частки геліофілів (Hel) [236]. У роботі застосовані фітоіндикаційні шкали Д. М. Циганова [469]) (База даних "Флора судинних рослин Центральної Росії", <http://www.jcbl.ru/eco1>).

Статистичні розрахунки проведені за допомогою програми Statistica 7.0 і проекту для статистичних обчислень R (www.r-project.org) з застосуванням бібліотек *adehabitat* [530] і *vegan* [675], двовимірне картографування, оцінка геостатистичних показників і створення asc-файлів з даними просторової мінливості показників середовища – з використанням програм Surfer 8.0 і ArcGis 10.0. Коефіцієнт просторової кореляції I-Морана був обчислений за допомогою програми Geoda 1.6. 6 [487]. Оцінка середньої чисельності популяцій молюсків здійснена із припущення про розподіл випадкової величини за законом Пуассона та отримана за формулою [477]:

$$D = -\ln \frac{n_0}{n},$$

де D – оцінка середнього, n_0 – число проб без присутності особин даного виду; n – загальне число проб. Помилка середнього:

$$SE_D = \sqrt{\frac{D}{n}}.$$

Сайти з молюсками розглядаються як еквіваленти окремих видів в угрупованні, що дозволило застосувати інструментарій, який описує криві домінування в екології угруповань. Для описання кривих домінування застосовано декілька моделей:

$$\hat{a}_r = \frac{N}{S} \sum_{k=r}^S \frac{1}{k} \text{ – модель зламаного стрижня;}$$

$$\hat{a}_r = N\alpha(1-\alpha)^{r-1} \text{ – модель Мотомури (гіпотеза перехоплення ніш Уиттекера);}$$

$$\hat{a}_r = \exp[\log(\eta) + \log(\sigma)\Phi] \text{ – лог-нормальна модель;}$$

$$\hat{a}_r = N\hat{p}_1 r^\gamma \text{ – модель Ципфа;}$$

$$\hat{a}_r = Nc(r + \beta)^\gamma - \text{модель Ципфа-Мандельброта},$$

де $\hat{a}_r$ – очікувана чисельність виду рангу r ; S – кількість видів; N – кількість особин; Φ – стандартна нормальна функція; $\hat{p}_1$ – оцінка частки найбільш чисельного виду; $\alpha, \mu, \sigma, \gamma, \beta$ і z – параметри відповідних моделей.

Оцінювання середнього значення й довірчих інтервалів за допомогою бутстреп-підходу виконано засобами пакета bootES [612].

2.2. Методи вивчення точкових об'єктів

Експериментальний полігон був закладений на ділянці степової цілини на схилі східної експозиції балки поблизу с. Любимівка (Дніпропетровська область, Україна, 48°21'30.26"С. Ш., 35°11'53.78"В. Д.). Полігон являє собою сукупність із 180 дотичних комірок розміром 1,5×1,5 м. Комірки становлять 9 трансект по 20 комірок у кожній. Таким чином, полігон має форму прямокутника зі сторонами 30 і 13,5 м, більший бік полігона орієнтований за напрямком схід-захід. По кутах комірок були зроблені виміри електричної провідності ґрунту й твердості ґрунту 15 вересня 2010 р.

Для описання розподілу точкових об'єктів застосовувалися гетерогенні моделі Пуассона (ураховується просторова мінливість інтенсивності процесу без взаємодії між точками), при якому інтенсивність є лінійною функцією коваріат [489]. Інтенсивність точкового процесу оцінена як щільність пориїв сліпаку на одиницю площі. Однорідний пуассоновський процес із одиничною інтенсивністю має щільність імовірності, яка дорівнює 1. Процес площа-взаємодія, або процес Відому-Роулінсону [738], характеризує взаємодію високого порядку між точками й має щільність імовірності:

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

де α – константа, що нормалізує, $\beta > 0$ – параметр інтенсивності, $\gamma > 0$ – параметр взаємодії, $A(x)$ позначає площу диска радіуса r із центром, розміщеному в кожній точці x_i .

Канонічна безмасштабна форма моделі має два параметри – радіус диску взаємодії r і параметр η . Параметр η може приймати будь-яке ненегативне

значення. Значення $\eta = 1$ відповідає Пуасоновському процесу з інтенсивністю β . Якщо $\eta < 1$, то процес є регулярним, а якщо $\eta > 1$ – процес є кластеризованим. Значення $\eta = 0$ відповідає твердоядерному процесу з радіусом r . При нестационарному процесі Відому-Роулінсона внесок кожної точки є функцією властивостей конкретного локалітету, а не постійної β .

У якості просторових коваріат розглядалися дані по електричній провідності та твердості ґрунту.

Статистичний аналіз був проведений за допомогою програми R 2.12.1 з використанням функцій з бібліотеки «Spatstat 1.4.3» [489]. Побудова карт поверхонь і геостатистичні розрахунки виконані за допомогою програми Surfer 8.0. Моделювання структурними рівняннями виконано за допомогою програми Lisrel 8.0 (<http://www.ssicentral.com/>).

2.3. Методи дослідження фодересфери сліпаків

Експериментальний полігон був закладений на ділянці степової цілини на схилі байраку Яцев Яр північної експозиції (48°19'31.60"С. Ш., 35°11'39.15"В. Д.). Полігон являє собою сукупність із 100 дотичних комірок розміром 1×1 м. Комірки становлять 10 трансект по 10 комірок у кожній. Таким чином, полігон має форму квадрата зі стороною 10 м, сторони квадрата орієнтовані по напрямках схід-захід і північ-південь. По кутах комірок були зроблені вимірювання ґрунтових властивостей і відібрані проби для агрохімічного аналізу. Вимірювання та відбір проб були виконані в 121 точці.

Оцінка целюлозолітичної активності ґрунту була проведена за допомогою аплікаційного методу [74, 75]. У ґрунт були закладені диски фільтрувального паперу відомої ваги. Через 10 діб їх екстрагували із ґрунту, очистили від часточок ґрунту, висушили та зважили. Відсоток втрати ваги фільтрувального паперу став мірою целюлозолітичної активності (%/10 діб експозиції). Трофічну активність ґрунтових тварин визначали за допомогою методу приманних пластинок (*bait-lamina test*), запропонованого Є. Терні [720]. Приманні пластинки із твердого пластику мають загальну довжину 13 см (10 см занурюється у ґрунт і «ручка» 3 см

залишається вище поверхні ґрунту). На відстані 5 мм від центрів у межах 10 см-ділянки на пластині зроблені отвори з діаметром 2 мм. У отвори міститься принада з рослинної клітковини. Клітковину попередньо просівали через сито розміром 0,25 мм, з отриманого порошку та води одержували густу масу, що вносили в отвори на пластинці. Після висушування принада, що перебувала в отворах пластинки, трохи зменшувалася в розмірі, утворюючи «мікротаблетки». Металевим стрижнем у ґрунті робилася ніша, у яку до рівня верхнього отвору із принадою містилася пластинка. Перфорування принад оцінювали через 10 доби. Результати представлені як відсоток перфорованих отворів. У межах досліджуваного полігону встановлене розташування пориїв сліпаків. У системі координат, що починається в лівому нижньому куті полігону (вісь абсцис збігається з напрямком захід-схід, вісь ординат – південь-північ), було визначене розташування центроїдів пориїв сліпаків, їхня висота й ширина основи з точністю 1 см.

2.4. Екогеографічні предиктори екологічної ніші, отримані на основі даних дистанційного зондування Землі

Розвиток багатоканальної космічної зйомки та технологій побудови тривимірних моделей рельєфу створюють нові можливості для дослідження зв'язків видів з умовами середовища та оцінки якості місцеперебувань [415]. У нашій роботі використані матеріали з набору інструментів *Operational Land Imager (OLI)*, установленого на супутнику Landsat 8 (Geological Survey (U.S.), and EROS Data Center. 1900. EarthExplorer. [Reston, Va.]: U.S. Dept. of the Interior, U.S. Geological Survey. <http://purl.access.gpo.gov/GPO/LPS82497>). Знімки земної поверхні проведені в рік обліку пориїв тварин – 27 квітня та 20 липня 2013 р.

Мультиспектральні сканери супутників Landsat 8 дозволяють оцінити величину відбитої радіації в смузі довжин хвиль 0,433 – 1,390 мкм із просторовим дозволом 30×30 м на місцевості (знімальні канали 1 – 7, 9) і панхроматичним каналом з дозволом 15×15 м (восьмий знімальний канал), охоплюючи у такий спосіб більшу частину спектра сонячної радіації. Зйомка здійснюється в дев'ятох спектральних діапазонах (каналах) (умовні позначки – **B1–B9**), які відповідають основним вікнам прозорості атмосфери, що забезпечує оптимальне відображення

енергетичних характеристик для хвиль, довжина яких відповідає максимальному сприйняттю діяльною поверхнею. Поряд із прямими значеннями каналів Landsat властивості середовища селективно відбиваються через їхні співвідношення (індекси) [665] (табл. 2.1).

Таблиця 2.1

Типологія індексів Landsat 8 OLI (Operational Land Imager) and TIRS
(Thermal Infrared Sensor)

	Band_2	Band_3	Band_4	Band_5	Band_6	Band_7
Band_1	AC-Index	–	–	–	–	–
Band_2	–	–	Hydrothermal Composite	–	M15	–
Band_3	–	–	Xantophil	GreenNDVI	MNDW	–
Band_4	–	–	–	NDVI	–	–
Band_5	–	Chlorophyll a		–	LSWI	NBR
Band_6	–		–	–	–	Clay Minerals, VI, Normalized Difference Tillage Index (NDTI)

Нижче наведений перелік індексів та їх характеристика [320]. Індекс аерозолів-узбереж (aerosol/coastal) (AC-Index):

$$(B1-B2)/(B1+B2).$$

Індекс названий по імені каналу B1 – канал узбережжя та аерозолів. Цей канал чутливий до концентрації аерозолів в атмосфері. Іншою важливою властивістю цього каналу є можливість інспекції мілководних прибережних і внутрішніх вод для оцінки опадів, органічної речовини, коралових рифів, планктонів, що містить хлорофіл. Поряд із зазначеними можливостями, цей індекс може використатися для оцінки щільності деяких типів рослинності, тому що багато рослин мають епікутикулярні воскові покриви, які відбивають шкідливі ультрафіолетові промені (http://surfaceheat.sites.yale.edu/sites/default/files/-Coastal%20Aerosol%20Band_1.pdf). У зв'язку з тим, що серед супутників Landsat такий канал з'явився вперше, те фактичних даних по застосуванню цього індексу ще дуже мало.

Гідротермальний композит (*Hydrothermal Composite*), індекс окислів заліза (*Iron Oxide*) (Hydr):

$$B4/B2.$$

Глинисті мінерали (*Clay Minerals*) (Clay), а також простий індекс ріллі (*Simple tillage index* – STI):

B6/B7.

Через наступне перетворення може бути отриманий нормалізований диференціальний індекс ріллі (*Normalized Difference Tillage Index* – NDTI) [723]:

$$NDTI = \frac{STI - 1}{STI + 1}.$$

Нормалізований різницевий індекс рослинності (NDVI):

$$(B5 - B4)/(B5 + B4).$$

Зелений **NDVI (GreenNDVI)** – дуже чутливий до концентрацій хлорофілу:

$$(B5-B3)/(B5+B3).$$

Індекс концентрації хлорофілу α :

$$B5/(B3+B4).$$

Індекс активності ксантофилла (NDB4B3):

$$(B3 - B4)/(B4 + B3).$$

Індекс рослинності ураховує розбіжності біомаси й особливості типів рослинності (VI):

$$(B6 - B7)/(B7 + B6).$$

Нормалізований різницевий водний індекс – чутливий до вмісту води в зеленій біомасі (MNDW):

$$(B3 - B6)/(B3 + B6).$$

Індекс вологості поверхні Землі (*Land Surface Water Index, Normalized Difference Infrared Index* – LSWI):

$$(B5-B6)/(B5+B6).$$

Нормалізоване відношення пожеж (*Normalized Burn Ratio* – NBR):

$$(B5-B7)/(B5+B7).$$

Індекс M15 чутливий до технології обробітку ґрунту та може розглядатися як один з варіантів індексів ріллі [723]:

$$(B2-B6)/(B2+B6).$$

2.5. Екогеографічні предиктори екологічної ніші, отримані на основі цифрової моделі рельєфу

Для побудови цифрової моделі рельєфу використана інформація з Радарної топографічної місії Шаттлів (*Shuttle Radar Topography Mission – SRTM*) з піксельною роздільною здатністю 30 м [281]. Роздільна здатність 30 м є придатною для аналізу на дрібно- і середньомасштабних рівнях, але для більш детальних цілей така роздільна здатність є дуже грубою. Була проведена інтерполяція цифрової моделі за допомогою кригінгу [576]. Після цієї операції не змінюється рівень деталізації вихідної моделі, але отримана поверхня, де має місце когеренція кутових властивостей (тобто ухилу й аспекту) між сусідніми пікселями [721], що дуже важливо для кількісного аналізу земної поверхні. На основі цифрової моделі рельєфу поряд з висотою над рівнем моря були оцінені такі показники, як ухил і кривизна поверхні землі, а також топографічний індекс вологості та деякі інші [281].

Топографічний індекс вологості

Концепція топографічного індексу вологості (*topographic wetness index – TWI*) уперше була запропонована К. Бівеном і Н. Кіркбі [502]. Топографічний індекс вологості обчислюється за формулою:

$$TWI = \ln(a/\tan\beta),$$

де a – дренажна площа (площа водозбору, розрахована на одиницю довжини замикаючого контуру), β – крутість схилу [663].

Індекс топографічного положення

Індекс топографічного положення (*Topographic position index – TPI*) являє собою різницю між абсолютною висотою даної точки (або комірки) і середньою висотою точок у певному буфері навколо вихідної точки. Позитивні значення TPI відповідають опуклостям земної поверхні; негативні – зниженням; значення, близькі до нуля, можуть указувати як на рівнинну поверхню, так і середню частину схилу [577].

Індекс балансу геомаси

Індекс балансу геомаси (*Mass Balance Index*) розкриває топографічні передумови до руйнування та відкладення ґрунтів. Даний показник дозволяє виявити ділянки з високим ступенем імовірності розвитку осипних схилових процесів [661]. Від’ємні значення індексу вказують на ділянки з нагромадженням геомаси, такі як депресії рельєфу або заплави рік. Позитивні значення вказують на ділянки з високим ступенем ризику ерозійних процесів. Значення індексу, близьке до нуля, указує на ділянки з рівновагою спаду та прибутку геомаси.

Фактор ерозії LS

Ерозійний потенціал рельєфу LS є одним з компонентів універсального рівняння ґрунтової ерозії (*Universal Soil Loss Equation* – USLE). LS є добутком *L*- і *S*-факторів. *L*-фактор визначає значення довжини схилу (*slope length*), а *S*-фактор – крутості (*slope steepness*). Універсальне рівняння ерозійних втрат ґрунту (USLE), або рівняння Уїшмейєра-Сміта, виведене в США як метод розрахунку середньорічних втрат ґрунту на основі узагальнення результатів спостережень на стандартних стокових площадках довжиною 22,13 м та з ухилом 9 %, проведених більш ніж на 8000 ділянках в 21 штаті [324, 344]. У першій редакції USLE для описання впливу крутості схилу використали тангенс, а для показника ступеня при довжині схилу – постійну величину, рівну 0,5. Пізніше тангенс кута нахилу поверхні замінили на синус, тому що було встановлено, що з допомогою цієї функції вдається більш точно відбити вплив ухилу на схилах крутістю більше 3° [739]. Ерозійні втрати ґрунту набагато більше чутливі до зміни крутості схилів, ніж до зміни довжини, тому вдосконалена модель USLE – RUSLE була спрямована на найбільш точну оцінку фактора крутості схилів [649].

Пряма й розсіяна інсоляції

Пряма та розсіяна інсоляції належать до категорії топокліматичних показників [506]. Найбільш відмітні варіації кліматичних паттернів виникають через топокліматичні процеси, що відбуваються в прикордонному шарі Землі та мають характеристичну розмірність не більш ніж 10^1 км (мезо β -масштаб) і до 10^{-3} км (мікро β -масштаб) (масштабні рівні наведені за Orlanski [680]). Топокліматологія є частиною кліматології, що займається вивченням впливу

земної поверхні на клімат. Земна поверхня переважно контролює просторову диференціацію приземних атмосферних процесів і пов'язаних із цим кліматичних варіацій [506]. Сонячна радіація, що попадає на земну поверхню, складається із двох складових – короткохвильової й довгохвильової. Для обчислення короткохвильової складової необхідно враховувати оцінку прямої та дифузійної компонент, які попадають на відкриту поверхню з оцінкою всіх ефектів, які викликані топографією поверхні й специфічних для кожного компонента [506].

Для описання первинної продуктивності екосистем особливе значення має розрахунок потенційних (максимальних) показників сумарної й фотосинтетично активної (ФАР) радіації, тобто частини сонячної енергії, що може бути використана рослинами для фотосинтезу. Моделювання ФАР ґрунтується на інформації про географічне положення території (широта й довгота) і певних модельних характеристиках атмосфери [88]. Цифрова модель рельєфу може бути застосована для оцінки впливу рельєфу на характер розподілу сонячної енергії. ФАР складається із двох компонентів загальної сонячної радіації – прямої й розсіяної й може бути розрахована за формулою:

$$\text{ФАР} = 0,6 \text{ РР} + 0,4 \text{ РП},$$

де РР – кількість розсіяної радіації, а РП – кількість прямої радіації [113].

Висота над русловою мережею

Висота над русловою мережею (*Altitude above channel network*), або вертикальна дистанція до руслової мережі (*Vertical Distance to Channel Network – VDTCN*), є різницею між висотою рельєфу й висотою руслової мережі [676] (рис. 2.1). Є надійним маркером рівня ґрунтових вод і може бути застосований для картографії ґрунтів [505].

Різномасштабний індекс гребенів височин і тальвегів

Алгоритм розрахунку різномасштабного індексу тальвегів (*Multiresolution valley bottom flatness – MRVBF*) ідентифікує тальвеги ґрунтуючись на наступних припущеннях: (1) тальвеги більш спухові та знаходяться нижче їхнього оточення; (2) тальвеги виникають у широкому діапазоні масштабів; (3) більші тальвеги є більш плоскими, ніж дрібні [570].

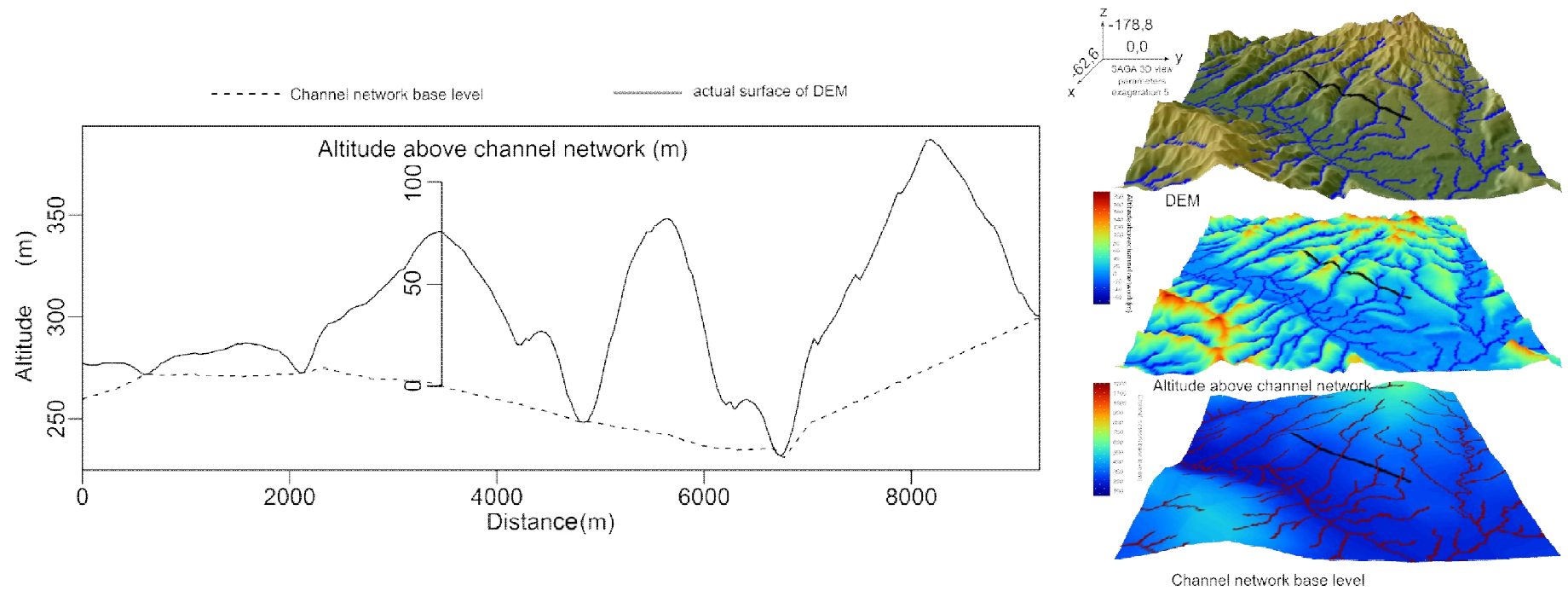


Рис. 2.1. Схема, що пояснює висоту над русловою мережею (<http://sourceforge.net/p/saga-gis/discussion/790705/thread/32283cc3/>).

Значення індексу менше 0,5 указують на те, що дана територія не є тальвегом. Значення 0,5–1,5 указують на самі круті та малі тальвеги. Більш плоскі та більші за розмірами тальвеги маркуються значеннями індексу більше 2,5.

Різномасштабний індекс гребенів височин (*Multiresolution ridge top flatness index* – MRRTF) є комплементарним показником попереднього індексу. У більшості клітин растра один з індексів (MRVBF або MRRTF) буде мати значення менше, ніж 0,5, що буде вказувати або на наявність височини, або тальвегу. Якщо обидва індекси мають значення менше 0,5, то в такому випадку ділянка буде віднесена до схилу.

Векторна міра пересіченості місцевості

Векторна міра пересіченості місцевості (*Vector Ruggedness Measure* – VRM) оцінює дисперсію ортогональних до поверхні рельєфу векторів. Значення VRM низьке як для плоскої місцевості, так і для крутої місцевості, але високе для крутої й пересіченої [695]. Пересіченість розуміється як негладкість поверхні.

2.6. Методи оцінки екоморф герпетобіонтних павуків

База даних, що лягла в основу процедури виділення екоморф павуків, представлена 510 описами угруповань павуків (включаючи різні дати відбору проб у межах даної точки відбору) і 324 видами переважно герпетобіонтних павуків. Відбір проб здійснено пастками Барбера. Дослідженнями охоплені Донецька, Дніпропетровська, Кіровоградська й Херсонська області України. описання фауністичних комплексів павуків і їх екологічних характеристик зроблено в ряді робіт, список яких наведений у зведеннях О. В. Прокопенко й співавт. [407] і Н. Ю. Полчанинова й О. В. Прокопенко [687]. Екоморфічний аналіз угруповань павуків у даній роботі виконаний для досліджених байрачних комплексів, детальна типологічна характеристика яких наведена в Додатку 1.

Екоморфічна структура угруповання павуків представлена як частка представників даної екоморфи від сумарної чисельності угруповання:

$$p_i = \frac{n_i}{\sum_{i=1}^E n_i},$$

де p_i – частка i -ї екоморфи, n_i – кількість особин в угрупованні, що належать i -ї екоморфі, E – кількість екоморф, представлених в угрупованні.

Таким чином, частка екоморфи варіює в інтервалі від 0 до 1. Графічне представлення екоморфічної структури виявляється не виразним, якщо частки окремих екоморф дуже малі й (або) дуже великі. Ми вважаємо за доцільне перейти від часток (ймовірностей) екоморф до їхніх невизначеностей $-1 \cdot p_i \log_2 p_i$. Невизначеність приймає максимальне значення при $p_i \approx 0,37$. Тоді верхня границя кумулятивного графіка невизначеностей екоморф буде представляти екоморфічне (екологічне) різноманіття угруповання, а точніше – його певний аспект (ценоморфічний, гігоморфічний, ценотрофоморфічний):

$$H = -1 \cdot \sum_{i=1}^E p_i \log_2 p_i.$$

Очевидно, що перед нами метрика (індекс) різноманіття за Шенноном. Його широко застосовують для оцінки видівого різноманіття. Ми його застосовуємо для описання екоморфічного різноманіття.

2.7. Методи вивчення просторової організації ґрунтової макрофауни урбанізованих біогеоценозів

У степовій зоні південного сходу України в 1931 р. за межами міста Дніпропетровська на пустирі північно-західного схилу відрога балки Довга був закладений ботанічний сад Дніпропетровського державного університету [251]. В історичній довідці «Рослинність Катеринослава в рік його 100-річчя» І. Я. Акінфієв [5] указує, що на території ярово-балкової системи нинішньої балки Довга знаходилась річка Мостина з її припливами, на схилах якої ділянки степової зональної рослинності чергувалися з ділянками природної деревинно-чагарникової рослинності. Надалі на цій території був розбитий ботанічний сад. У 1996 р. до складу дендрарію ботанічного саду ДНУ була включена територія, що в 1968 р. була перетворена в міський парк ім. Ю.А. Гагаріна (безпосередньо знаходиться біля центральної частини саду). Загальна площа саду склала 33 га [345].

У межах території ботанічного саду ДНУ, яка раніше належала до парку ім. Ю. Гагаріна, було закладено 20 полігонів (опис полігонів – см. Додаток 2). Кожний полігон представлений 105 точками, у яких проведений збір ґрунтових тварин і вимірювання екологічних характеристик едафотопу. Точки розташовані по регулярній сітці, що складається з 7 трасект по 15 проб у кожній (рис. 2.2). Інтервал між найближчими точками становить 2 м.

Кожна точка має свої локальні координати. За початок координат прийнята точка 1, що має координати (0, 0). Точка 2 має координати (2, 0), точка 3 – (4, 0), точка 105 – (28, 12). Облік координат точок відбору проб і однорідне покриття площі полігона сіткою проб дозволяє використати методи геостатистики для вивчення просторової мінливості тваринного населення ґрунту та едафічних властивостей.

Просторове розміщення самого полігону (розташування початку координат і напрямку найбільшої довжини полігона) визначалося виходячи з візуальної оцінки локальних умов. Насамперед, це умова відсутності різких, переважно антропогенних, границь у межах полігона. Цими границями могли бути асфальтні пішохідні доріжки, канави, огорожі.

У межах парку такі об'єкти присутні у великій кількості, тому полігони «уписувалися» в існуючу сітку штучних границь. Крім того, коли розміри ділянки дозволяли це зробити, розташування полігону вибиралося таким чином, щоб охопити найбільший градієнт умов. Так, на схилі балки полігон був розташований уздовж схилу (полігони № 3 і 14). Але полігон № 20 на схилі балки був розташований поперек, тому що поздовжній напрямок переривається асфальтованою пішохідною доріжкою. При характеристики кожного полігона просторовий напрямок розміщення полігона відзначено окремо. У кожній точці полігона були зроблені ґрунтово-зоологічні проби для збору ґрунтової макрофауни (результати представлені як *L-таблиця*), проведене вимірювання температури (на глибині 2–3 см), електропровідності (на глибині 2–3 см) й твердості ґрунту (на глибину 50 см з інтервалом 5 см), потужності підстилки й висоти травостою (*R-таблиця*).

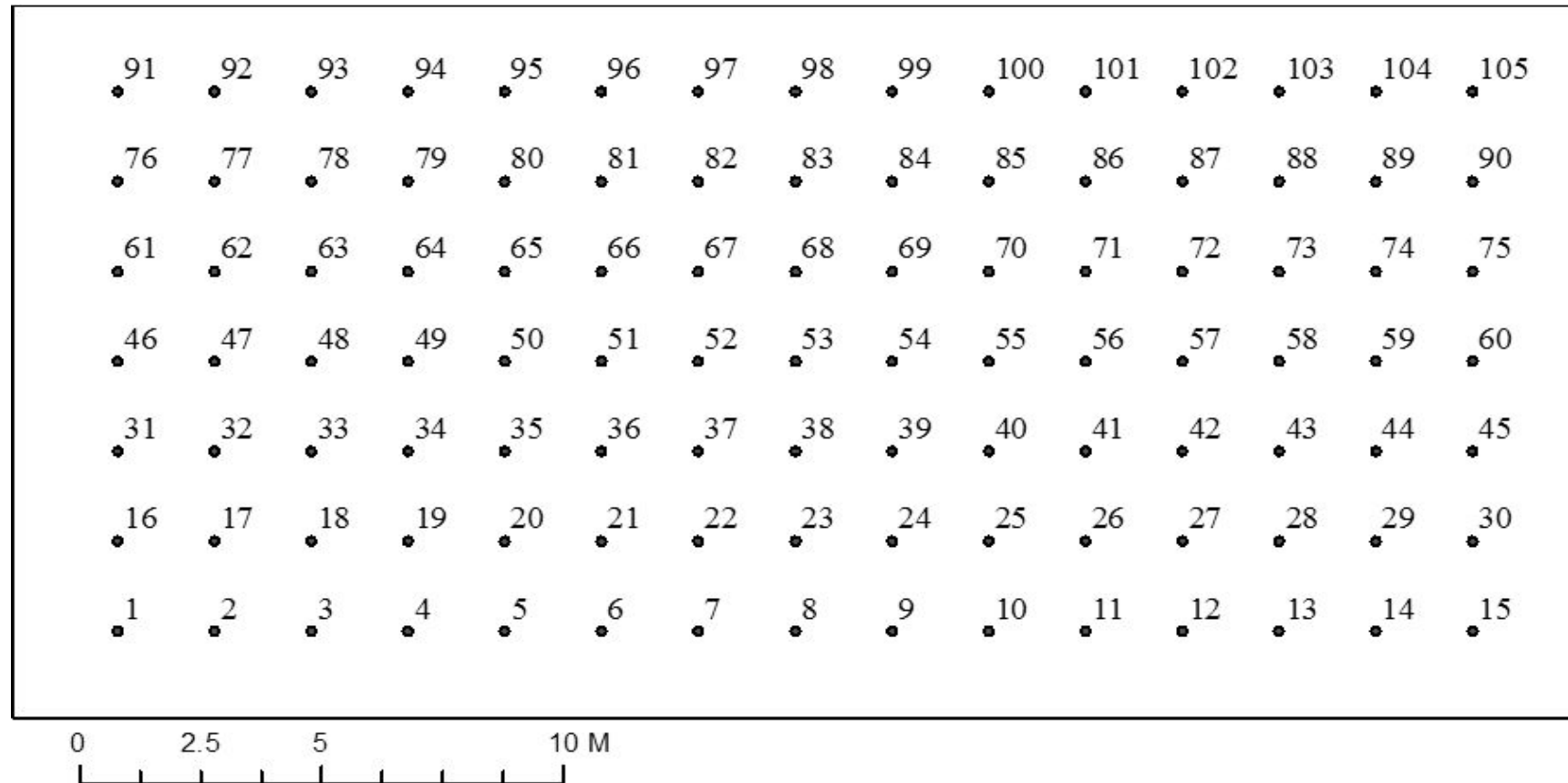


Рис. 2.2. Схема розміщення точок відбору проб у межах полігона. 1, 2, ..., 105 – нумерація точок

Таким чином, спільний кількісний облік за регулярною сіткою ґрунтових тварин і едафічних характеристик надав можливість виявити характер їхнього взаємозв'язку й просторового розміщення.

У роботі використані матеріали з розширеного тематичного картографічного сканера (Enhanced Thematic Mapper Plus – ETM+), встановленого на супутнику Landsat 7 (<http://glcf.umiacs.umd.edu/data>). Застосовувалися похідні індекси від прямих значень каналів Landsat. На основі цифрової моделі рельєфу (ЦМР) були розраховані наступні похідні геоморфологічні параметри досліджуваної території: топографічний індекс вологості (*TWI*); топографічний індекс вологості за алгоритмом SAGA (*TWI_Saga*); кут ухилу поверхні (*Slope*) і деякі інші [281].

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/>), геостатистичні розрахунки виконані за допомогою програми Surfer 11.0, ГІС-база даних підготовлена за допомогою ESRI ArcMap 10.0. (Додаток 3, 4). Характеристика екоморф рослин наведена за О. Л. Бельгардом [35] і В. В. Тарасовим [346, 347], фітоіндикаційна характеристика екоморф рослин – за Н. М. Матвєєвим [331–333].

Для виконання модель-основаного підходу для визначення місць розташування точок відбору проб у межах досліджуваної території при вивченні просторової мінливості ґрунтових властивостей використалося спеціалізоване програмне забезпечення ESAP (<http://www.ars.usda.gov/services/software/>) [630]. Координати місць відбору проб вимірювали за допомогою GPS-навігатора Magellan 315.

Усього було відібрано 2100 ґрунтово-зоологічних проб, у яких було виявлено 43079 екземплярів ґрунтових тварин, які належали 97 видам або формам видівого рівня.

Вимірювання твердості ґрунту зроблено в 2263 точках (у кожній точці із кроком 5 см на глибину 50 см, а для полігонів 14–20 – на глибину 1 м). Зроблено 6789 вимірювань електропровідності ґрунту (у кожній з 2263 точок в 3-х разовій

повторності). Зроблено 6300 вимірювань температури ґрунту, потужності підстилки й висоти травостою. *Q-таблиця* представлена екоморфами ґрунтових тварин [211] (Додаток 5).

2.8. Методи вивчення просторової організації угруповання панцирних кліщів

Для описання впливу екологічних факторів на структуру угруповання орибатид нами був застосований ОМІ-аналіз. Аналіз за допомогою індексу середньої віддаленості (*Outlying Mean Index* – ОМІ) [553] дозволяє обробляти дані, які відбивають як лінійну, так і унімодальну реакцію видів на градієнти навколишнього середовища. У концепції ОМІ-аналізу екологічна ніша виду може бути представлена як композиція маргінальності, толерантності й залишкової толерантності. Маргінальність є мірою відмінності умов перебування виду від типових умов для даної території й указує, таким чином, на спеціалізацію виду. Толерантність характеризує варіабельність ніші виду уздовж осі, що поєднує центр мас екологічних умов території й центр мас ділянок території, де зустрінутий даний вид. Цей показник указує на ширину екологічної ніші. Варіабельність ніші в площині, ортогональній напрямку, що пов'язує центри мас території й виду, є залишковою толерантністю [554].

Дослідження були проведені 22 жовтня 2012 р. на полі, яке розташоване на відстані 5 км до півночі від м. Синельникове Дніпропетровської області (48°21'43.69" N, 35°31'10.17" E). На цьому полі з 2008 р. у практиці сільськогосподарського виробництва відмовилися від застосування пестицидів і мінеральних добрив. Боротьбу з бур'янами на ньому вели за допомогою ручної прополки. Таку систему землеробства можна віднести до так названого природного землеробства [96]. У 2012 р. на полі вирощували насінний соняшник. 2 жовтня соняшник був прибраний, а після механічної обробки ґрунту висаджена озима пшениця. До моменту відбору проб висота сходів пшениці становила 7–8 см.

Досліджуваний полігон перебував на південній стороні поля й примикав до штучної лісосмуги, що складається переважно з дуба черешчатого, робінії псевдоакції та бузини чорної у підрості. Ширина лісосмуги становила 25 м.

Південна частина полігона була розташована в 10 м від лісосмуги. Полігон складався з 7 трансект, спрямованих з півдня на північ. Кожна трансекта була складена з 15 пробних точок. Відстань між рядами в полігоні становило 3 м. Ліва нижня точка була прийнята як така, що має координати (0;0).

У кожній точці були відібрані ґрунтові проби для екстракції ґрунтових орибатид, ґрунтові проби для визначення щільності складення, агрегатного складу, вологості, твердості, температури та електропровідності ґрунту. Для обліку орибатид проби відбирали з верхнього ґрунтового горизонту циліндричним пробовідбірником обсягом 250 см³. Збирання ґрунтових проб і екстракцію кліщів проводили за загальноприйнятою методикою Є. М. Буланової-Захваткіної [354]. Видіву приналежність панцирних кліщів установлювали при мікроскопуванні за допомогою мікроскопа Zeiss Primo Star (Німеччина), при цьому використали «Визначник кліщів, що живуть у ґрунті» [354], « Нижчі орибатиди» [422], «Визначник цератозетоїдних кліщів України» [356], а також статті з первоописами видів. Визначення кліщів виконав А. Д. Штірц. Градації домінування наведені за шкалою Г. Енгельманна [560]: Е – еудомінант (> 40 %), D – домінант (12,5–39,9 %), SD – субдомінант (4,0–12,4 %), R – рецедент (1,3–3,9 %), SR – субрецедент (< 1,3%). Життєві форми панцирних кліщів наведені за роботами Д. О. Криволуцького [247] і «Панцирні кліщі ...» [357].

Твердість ґрунту вимірювали у польових умовах за допомогою ручного пенетрометра Eijkelkamp на глибину до 50 см з інтервалом 5 см. Середня погрішність результатів вимірів приладу становила ± 8 %. Виміри робили конусом з розміром поперечного перерізу 2 см². У межах кожної точки вимірювання твердості ґрунту виконували в однократній повторності [133].

Ґрунтову температуру вимірювали в період з 13 до 14 годин цифровими термометрами WT- 1 (ПАО «Склоприбор» (<http://bit.steklopribor.com>), точність – 0,1°C) на глибині 5–7 см.

Вологість ґрунту визначали ваговим методом, агрегатну структуру – методом сухого просівання через систему сит. Коефіцієнт структури ґрунту (КС) визначений як:

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

де $Agr_{0,25-10}$ – агрегати розміром від 0,25 до 10 мм (мезоагрегати); $Agr_{<0,25}$ – агрегати розміром менш 0,25 мм (мікроагрегати); $Agr_{>10}$ – агрегати розміром більше 10 мм (макроагрегати) [479].

Статистичну обробку даних проводили за допомогою програми Statistica 7.0, обробку просторових даних – ArcMap 10.0, процедури екологічної ординації виконані в середовищі R 2.15. 3 з використанням пакетів *adehabitat*, *maptools*, *lattice*. Побудова карт здійснювали за допомогою системи картографування поверхонь Surfer 11.4.958.

2.9. Оцінка просторової варіабельності електропровідності ґрунтів на ландшафтному рівні

Дослідний полігон займає північно-східну частину природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» (рис. 2.3). Лівий нижній кут полігону має координати 48°30'34" п.ш. та 34°48'7" сх.д. Ширина полігону складає 3260 м, висота – 2850 м, таким чином загальна площа складає 930 га [236].

Вимірювання електричної провідності ґрунту (*apparent soil electrical conductivity* – EC_a) за допомогою сенсора HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, RI) показали свою значну результативність у проведенні ґрунтово-екологічних досліджень. Порівняння результатів вимірювань приладом HI 76305 із даними лабораторних досліджень дали змогу оцінити коефіцієнт переведення одиниць: 1 дСм/м=155 мг/л [358].

Вимірювання електричної провідності ґрунту проведене в 241 точці (рис. 2.4). Відстань між найближчими точками становить у середньому $30,9 \pm 1,5$ м (мінімум – 6,3, максимум – 136,5 м, у 95 % випадках цей показник знаходиться в діапазоні 8,0–101,7 м). За допомогою інструменту «Щільність ядер» (ArcGis 10.0) встановлено, що середня щільність точок вимірювань становить 0,58 точок/га (мінімум – 0, максимум – 7,8 точок/га). У кожній точці вимірювання проводили у триразовій повторності у двох варіантах. Перший варіант – вимірювання у ґрунті у стані природної (польової) вологості. Другий варіант – перед вимірюванням

грунт попередньо зволожувався дистильованою водою до стану повної вологоємності [423].

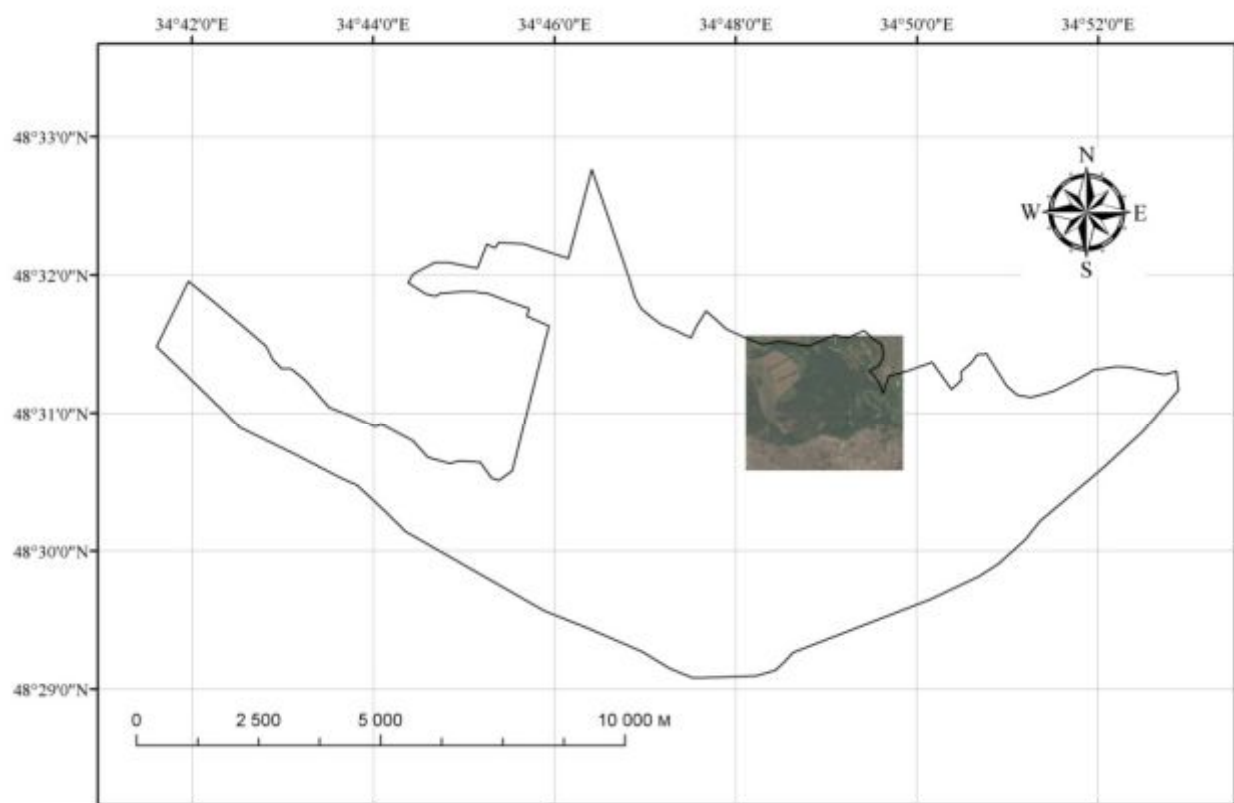


Рис. 2.3. Розміщення полігону в межах природного заповіднику «Дніпровсько-Оріельський»

Були зроблені оцінки відповідності спостережуваних розподілів електричної провідності нормальному, експоненціальному, лог-нормальному законам, а також законам гамма, Вейбулла та Парето. Розрахунки проведені за допомогою функції *gofstat* бібліотеки *fitdistrplus* [550] мови та середовища для статистичних розрахунків R (R Core Team, 2015). Бутстреп-процедура оцінювання параметрів розподілу Вейбулла та гамма-розподілу здійснена за допомогою функції *bootdist*.

Для приведення експериментальних даних по електропровідності ґрунту до нормального закону розподілу для подальшого застосування трансформованих даних у регресійному аналізі було застосоване перетворення Бокса-Кокса [521]:

$$y_i^{(\lambda)} = \begin{cases} \frac{y_i^{(\lambda)} - 1}{\lambda} & \text{якщо } \lambda \neq 0 \\ \ln(y_i) & \text{якщо } \lambda = 0 \end{cases}$$

Результати трансформації суттєво залежать від обраного значення параметру λ . Для його обрання були застосовані методи Шапіро-Уїлка, Андерсона-Дарлінга, Крамера фон Мізеса, Пірсона χ^2 , Шапіро-Франція, Ліллієфорса, Жака-Бера, та метод штучної коваріати. Відповідні розрахунки проведені за допомогою функції `boxcox` бібліотеки `AID` (<https://cran.r-project.org/web/packages/AID/index.html>).

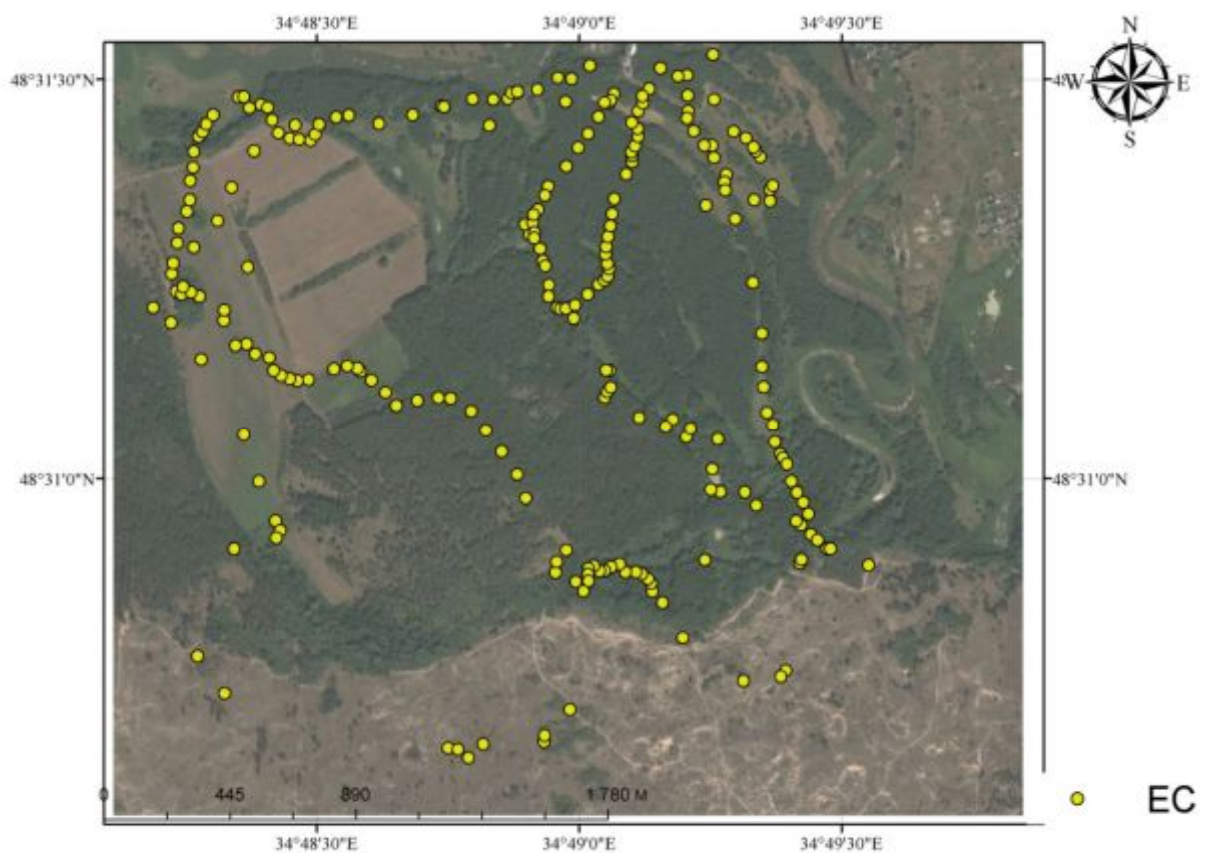


Рис. 2.4. Розташування точок вимірювань електропровідності в межах дослідженого полігону

Екстраполяція інформації про електропровідність ґрунту на весь досліджений полігон була здійснена за допомогою регресійного аналізу, у якому у якості предикторів виступають екогеографічні змінні, одержані за допомогою даних дистанційного зондування Землі. Ці змінні належать до двох категорій:

висота рельєфу та похідні інформаційні шари на основі цифрової моделі рельєфу та вегетаційні та інші індекси на основі знімків з супутника Landsat.

Геоморфологічне різноманіття та різноманіття рослинного покриву

Цифрова модель рельєфу була класифікована на елементи форми рельєфу за алгоритмом Івахаші та Пайка [603]. Випуклість обчислено як відношення (у %) кількості пікселів з позитивною криватурою (випуклі пікселі) до загальної кількості пікселів у межах радіусу з 10 пікселів. Текстуру обчислено як відношення (у %) кількості пікселів, які представляють «піки» або «западини» до загальної кількості пікселів у межах радіусу з 10 пікселів. Класифікацію рослинного покриву по вегетаційним індексам проведено за алгоритмом ітеративної мінімальної дистанції. Процедури проведені в програмі SAGA [676].

Інформацію елементи форми рельєфу та типи рослинного покриву було використано для обчислення відповідного рельєфного та рослинного різноманіття за Шенноном:

$$H = -1 \cdot \sum_{i=1}^N p_i \cdot \log_2 p_i,$$

де i – елемент форми рельєфу (тип рослинності) у межах квадрату з стороною 3 пікселя відносно фокального пікселя, p_i – частка елементу рельєфу (типу рослинності) у межах відповідного квадрату, N – кількість форм рельєфу (типів рослинності) у межах відповідного квадрату. Обчислення проведені за допомогою програми Fragstats 3.3. Змішаний аналіз відповідностей (*Mixed correspondence analysis*), який є розширенням аналізу головних компонент для континуальних та категоріальних змінних [587], виконано за допомогою функції `dudi.mix` бібліотеки `ade4` [558].

2.10. Методи вивчення просторової організації угруповання ґрунтової макрофауни на ландшафтному рівні

Досліджуваний полігон закладений у північно-східній частині природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» (рис. 2.5). Лівий нижній кут полігону має координати 48°30'34" п. ш. та 34°48'7" с. д. Ширина полігона становить 3260 м, висота – 2850 м, таким чином, його загальна площа становить 930 га.

У межах полігону закладені п'ять пробних площ: на схилі піщаної дюни на границі піщаного степу та чорнокленового чагарнику; на схилі північної експозиції в балці Орлова у чорнокленовій діброві з грястицею; у притерасній заплаві р. Проточ на границі з нижньою частиною схилу арени у в'язо-осокірнику з розхідником звичайним; у заболоченому притоку р. Проточ на границі болотного та лісового біогеоценозів; у заплаві р. Проточ у луговому угрупованні в градієнті від болотного угруповання до луку. Кожна пробна площа представлена 105 квадратами розміром 3×3 м. Квадрати розташовані в 7 суміжних рядів по 15 квадратів у кожному. Пробна площа має розміри 21×45 м. Більша сторона пробної площі розташовувалася уздовж візуально помітного на місцевості градієнта топографічних умов і рослинного покриву. У кожному квадраті зроблений описання рослинності з оцінкою проективного покриття з лагом 10 % [76]. У центрі кожного квадрата закладена ґрунтова-зоологічна проба 0,25×0,25 м. Фітоіндикаційні шкали наведені за Я. П. Дідухом [551]. До едафічних фітоіндикаційним шкалам належать показники гігморф (Hd), змінності зволоження (fH), аерації (Ae), режиму кислотності (Rc), сольового режиму (Sl), вмісту карбонатних солей (Ca), вмісту засвоюваних форм азоту (Nt). До кліматичних шкал відносять показники терморезиму (Tm), омброрезиму (Om), кріорезима (Cr) і континентальності клімату (Kn). Крім зазначених, виділяється ще шкала освітлення (Lc), яка характеризується як мікрокліматична шкала. Екоморфи рослин наведені за О. Л. Бельгардом [35] і В. В. Тарасовим [436, 437].

Ценоморфи представлені степантами, пратантами, псаммофітами (псамантами), сільванттами та рудерантами. Гігморфи представлені ксерофітами (рівень вологості 1), мезоксерофітами (рівень вологості 2), ксеромезофітами (рівень вологості 3), мезофітами (рівень вологості 4), гігромезофітами (рівень вологості 5). Рівень вологості едафотопу за гігморфічним спектром (*Hygr*) оцінений як [193, 743]:

$$Hygr = \frac{\sum_{i=1}^{i=N} (i \times P_i)}{100},$$

де i – рівень вологості; P_i – проективне покриття рослин відповідної гігморфи.

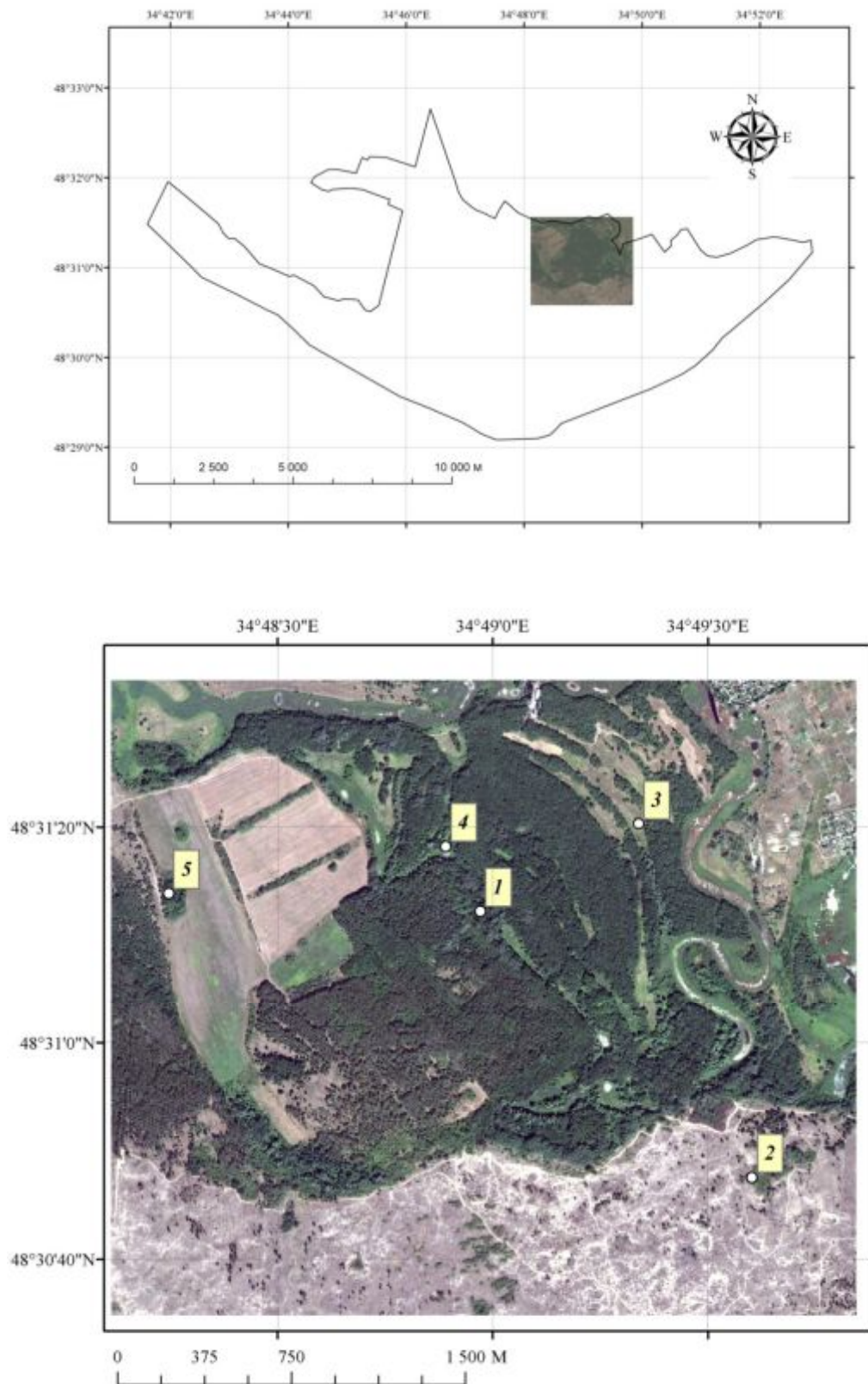


Рис. 2.5. Просторове розміщення пробних полігонів у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Оріельський»

Умовні позначки: 1 – в’язо-осокірник з розхідником звичайним; 2 – піщаний степ; 3 – луг; 4 – болото; 5 – чорнокленовий дубняк (б. Орлова)

Трофоморфи представлені оліготрофами (рівень трофності 1), мезотрофами (рівень трофності 2) і мегатрофами (рівень трофності 3). Рівень трофності за трофоморфічним спектром (*Troph_B*) оцінений як [193, 743]:

$$Troph\_B = \frac{\sum_{j=1}^{j=N} (j \times P_j)}{100},$$

де j – рівень трофності; P_j – проективне покриття рослин відповідної трофоморфи.

Геліоморфи представлені геліосціофітами (рівень освітлення 2), сціогеліофітами (рівень освітлення 3), геліофітами (рівень освітлення 4). Рівень освітлення за геоліоморфічним спектром (*Hel*) оцінений як: [193, 743]

$$Hel = \frac{\sum_{z=1}^{z=N} (z \times P_z)}{100}$$

де z – рівень освітлення; P_z – проективне покриття рослин відповідної геліоморфи.

Грунтово-зоологічні проби мали розмір 25×25 см. Характеристика екоморф ґрунтових тварин наведено за роботою О. В. Жукова [211], герпетобіонтних жуків – за О. М. Сумароковим [434].

Таксономія та номенклатура ґрунтових безхребетних наведена за базою даних Fauna Europea (de Jong, Y.S.D.M. (ed.) (2013) Fauna Europaea version 2.6. Web Service available online at <http://www.faunaeur.org>), рослин – за В. В. Тарасовим [436].

Видове визначення дощових черв'яків виконане за Т. С. Перель [370], Т. С. Всеволодовою-Перель [77], О. М. Кунах і співавт. [284]. Енхитреїди та павуки визначені до рівня родини. Косарики визначені О. В. Прокопенко (Донецький національний університет) за Б. П. Чеврізовим [472]. Літобіоморфні багатоніжки визначені за Н. Т. Залесьською [244], сколопендроморфні – за Н. Т. Залесьською та А. А. Шилейко [245], геофіломорфні – за Л. Бонато та співавт. [509, 510], двопарноногі багатоніжки – за Н. Г. Чорним та С. І. Головачем [476]. Герпетобіонтні жуки визначені О. М. Сумароковим. Личинки комах визначені за С. І. Медведєвим [336], «Определителем ...» [87, 432, 470], В. Г. Доліним [112], Р. В. Андрєєвою [7], О. Н. Кабаковим (2006), за М. Г. Кривошеїною [277]. Мокриці визначені за К. Шмольцером [698], наземні молюски – за І. М. Ліхаревим та Є. С. Раммельмейером [325] і Н. В. Гураль-Сверловою і Р. І. Гуралем [95].

АНАЛІЗ ПРОСТОРОВОГО РОЗМІЩЕННЯ ТОЧКОВИХ ОБ'ЄКТІВ НА РІЗНИХ МАСШТАБНИХ РІВНЯХ

3.1. Особливості просторової організації екологічної ніші *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) у техноземах

Метою цього розділу роботи є описати екологічну нішу мікромолюска *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) у термінах едафічних властивостей і властивостей рослинного покриву та показати просторові особливості варіювання індексу преференції місцеперебувань у межах штучного ґрунтоподібного тіла – дерново-літогенних ґрунтів на червоно-бурих глинах.

У рамках дослідження був обстежений зразки повітряно-сухого ґрунту вагою 10 г по 10 зразків з кожної з 105 точок, що разом склало 10,5 кг, у яких виявлено 193 екземпляри *Vallonia pulchella* (Muller, 1774). Таким чином, середня щільність цього виду в дерново-літогенних ґрунтах на червоно-бурих глинах у період дослідження склала 1,84 екз./м². Необхідно відзначити, що спостережуваний розподіл числа мікромолюсків в одній пробі не може бути точно описаний розподілом Пуассона ($\chi^2 = 15,98$, $p = 0,00$) (рис. 3.1). Такий тип дискретного розподілу описує випадковий потік [412]. Відхилення розподілу від повністю випадкового дозволяє припустити наявність факторів, які здійснюють структуруючий вплив на популяцію молюсків.

Бутстреп-підхід [612] і оцінювання на основі розподілу Пуассона [477] дали можливість обчислити довірчі інтервали щільності населення мікромолюсків (табл. 3.1).

Асиметричний характер розподілу робить середнє арифметичне неспроможною оцінкою середнього генеральної сукупності. Застосування лог-нормального розподілу дає закономірно більш низьку оцінку середньої щільності – 1,28 екз./м². Це значення найбільше близько до медіанного значення та моди, які дорівнюють 1 екз./м².

Щільність популяцій молюсків *Vallonia pulchella* (Muller, 1774)
(в екз./100 г)

Спосіб оцінки	D	Довірчий інтервал	
		–95 %	+ 95 %
Бутстреп-оцінювання	1,84	1,48	2,37
Розподіл Пуассона	1,84	1,59	2,12
Лог-нормальний розподіл	1,28	1,02	1,58

Формою описання розподілу чисельності особин у популяції можуть бути графіки ранг-чисельність (Whittaker, 1965), у яких чисельність молюсків у сайті представляється в порядку убутання значимості сайту (рис. 3.1).

Застосування кривих ранг-чисельність показує, що модель Ципфа-Мандельброта є найбільш адекватною для описання чисельності популяції молюска *Vallonia pulchella* у межах досліджуваної території, тому що інформаційний критерій Акаїке для цієї моделі із всіх досліджених є найменшим (табл. 3.2).

Необхідно відзначити, що модель Ципфа-Мандельброта належить до родини так званих негауссових розподілів [467]. Це значить, що вибіркові статистики не володіють асимптотичними властивостями та при збільшенні обсягу вибірки вони прагнуть до нескінченності, а не наближаються до значень генеральної сукупності. Тому середнє значення випадкової величини, що описується негауссовим розподілом, не має статистичного змісту. З екологічної точки зору це значить, що у межах досліджуваної території ємність місцеперебування велика, а при деякому сполученні умов середовища можливе стрімке зростання чисельності представників даного виду. У просторовому розміщенні особин це проявляється в утворенні «гарячих точок» (*hotspots*) – локалітетів з високим скупченням молюсків (рис. 3.2).

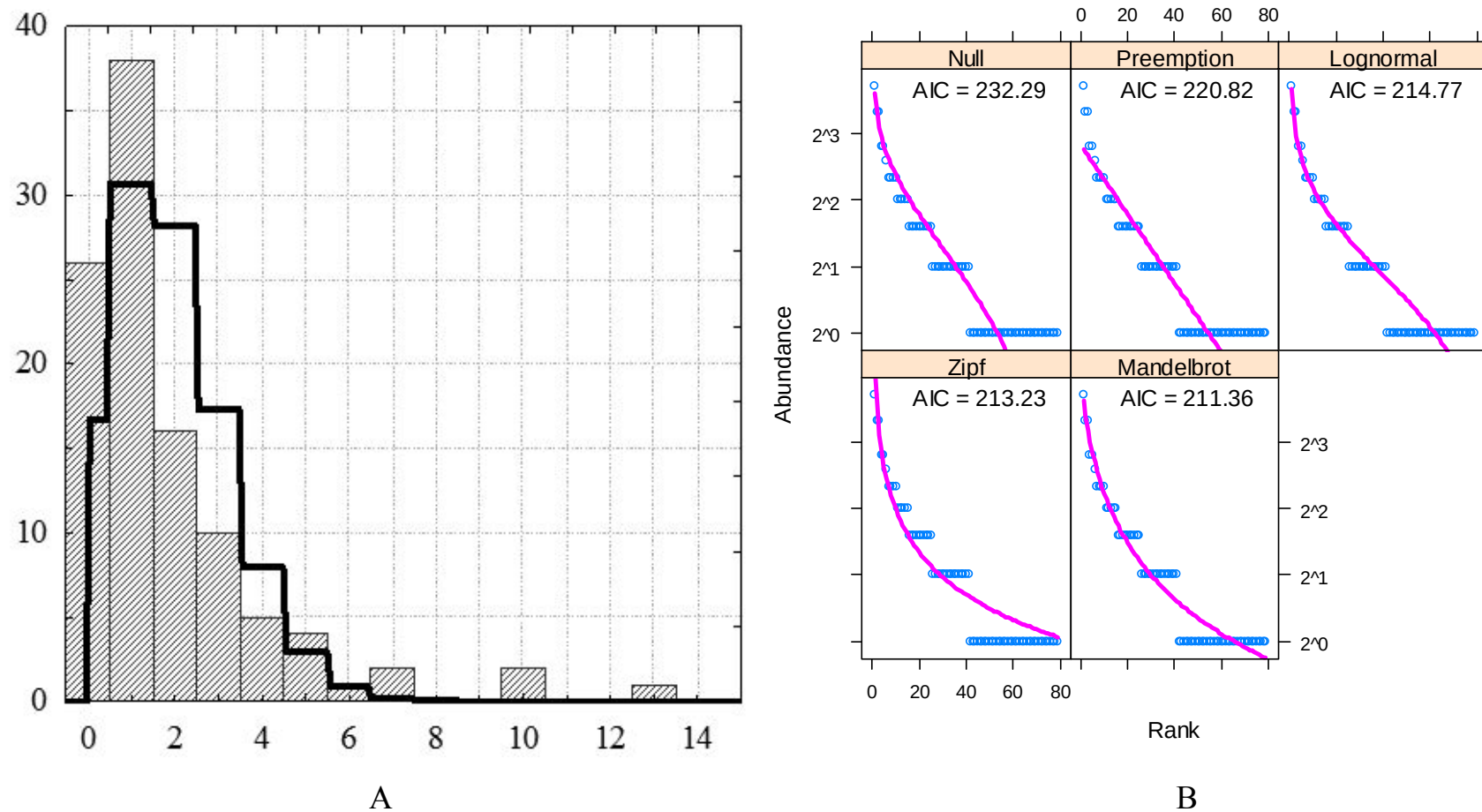


Рис. 3.1. Моделі розподілу чисельності *Vallonia pulchella*

А – гістограма, лінією зазначений гіпотетичний розподіл Пуассона. В – графіки ранг-чисельність: Null – зламаний стрижень; Preemption – Мотомури (модель перехоплення ніш); Lognormal – логнормальне Престона; Zipf – Ципфа, Mandelbrot – Ципфа-Мандельброта; AIC – інформаційний критерій Акаїке.

Статистики відповідності моделей розподілу ранг-чисельність
експериментальним даним

Модель	Параметри моделі			Відхилення	AIC	BIC
	1	2	3			
Зламаний стрижень	–	–	–	30,30	232,29	232,29
Мотомури	0,04	–	–	16,83	220,82	223,19
Логнормальная	0,60	0,78	–	8,78	214,77	219,51
Ципфа	0,09	–0,64	–	7,23	213,23	217,96
Ципфа-Мандельброта	0,32	–0,97	4,24	3,37	211,36	218,47

Примітка: AIC – інформаційний критерій Акаїке; BIC – інформаційний критерій Байеса-Шварца; курсивом позначені найкращі моделі; для моделі Мотомури параметр 1 – k (показник складності видівової композиції угруповання); для логнормальної моделі параметр 1 – μ (оцінка середнього значення логарифмованого чисельності); параметр 2 – σ (оцінка стандартного відхилення середнього значення логарифмованого чисельності); для моделі Ципфа параметр 1 – γ (оцінка чисельності максимальної градації), параметр 2 – β (імовірність появи особини в популяції); для моделі Ципфа-Мандельброта параметр 3 – α (потенційне різноманіття навколишнього середовища, або різноманіття екологічної ніші).

Для описання залежності чисельності молюсків *Vallonia pulchella* від екологічних факторів були поряд з коефіцієнтами кореляції Пірсона (не враховує просторовий контекст) була розрахована статистика I -Морана (табл. 3.3).

Аналіз даних, представлених у таблиці 3.3, свідчить про те, що коефіцієнт кореляції Пірсона та I -Морана відбивають різні аспекти зв'язку популяції молюска та факторів середовища. Так, коефіцієнт кореляції Пірсона не вказує на кореляцію між щільністю населення молюска та вмістом у ґрунті гумусу. Цей коефіцієнт кореляції відбиває наявність лінійного зв'язку. Коефіцієнт I -Морана враховує просторовий контекст, тому що вказує на кореляцію просторово усереднених показників порівнюваних ознак. Нами встановлена позитивна та достовірна кореляція між чисельністю молюска та вмістом гумусу за коефіцієнтом I -Морана.

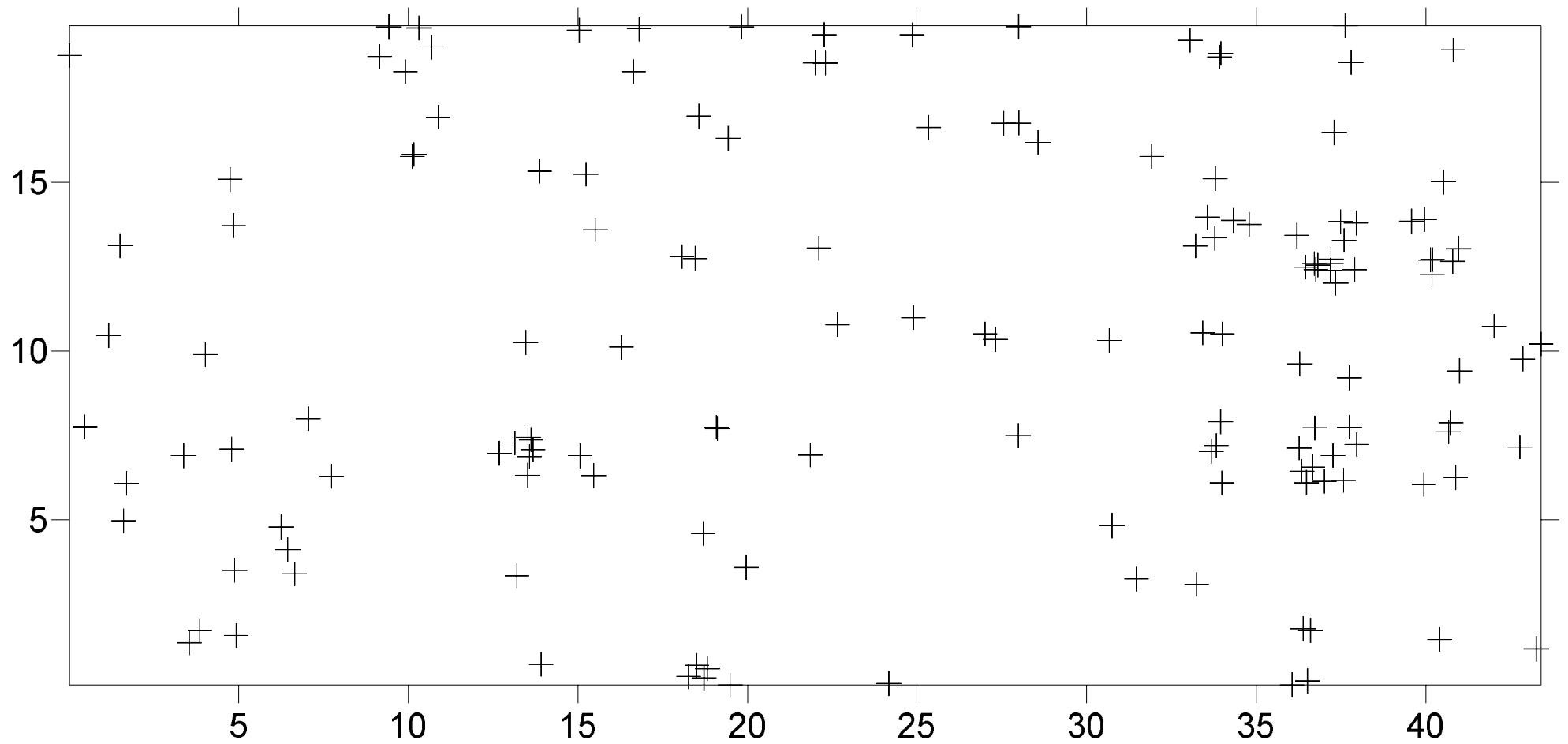


Рис. 3.2. Просторове розміщення молюсків *Vallonia pulchella* по ділянці на дерново-літогенних ґрунтах на червоно-бурих глинах. Координати наведені в метрах

Для показників твердості ґрунту встановлені статистично достовірні коефіцієнти кореляції Пірсона з чисельністю молюсків при практичній відсутності достовірних коефіцієнтів І-Морана (за винятком шару 0–5 см). Очевидно, що показники твердості на дослідженій глибині до 50 см відбивають стан складення ґрунту. Діапазон вимірів виходить за область, у рамках якої були відібрані тварини. Імовірно, що варіабельність складення техноземів має локальний характер і не характеризується просторовими паттернами на обраному масштабному рівні. Варіації складання глинистого ґрунту обумовлені процесами набухання та усадки, у результаті яких виникає тріщинуватість ґрунтів. Ці процеси багато у чому спричиняють мінливість твердості ґрунту. Вказані процеси будучи за своєю природою фізико-механічними не формують значних по довжині просторових паттернів. Агрегатна структура техноземів в основі своєї природи також є наслідком дії фізико-механічних процесів набрякання та усадки, але крім них на агрегатоутворення впливають і біологічні процеси. Кореневі системи рослин формують структуру ґрунту, також як і трофічна та педотурбаційна діяльність ґрунтових тварин.

Просторова варіабельність рослинного покриву, його наступність у часі й просторі приводять до формування просторово регулярних структур. Як наслідок ми спостерігаємо кореляцію чисельності популяцій молюсків *Vallonia pulchella* з показниками агрегатної структури по двох коефіцієнтах кореляції. Також слід зазначити кореляцію з характеристиками рослинності (фізіономічними типами та фітоіндикаційними показниками).

Таким чином, нами встановлено, що молюски *Vallonia pulchella* є чутливими до агрегатної структури. Чисельність *Vallonia pulchella* зростає зі збільшенням частки агрегатів розміром 3–5, 5–7 і 7–10 мм і зменшується при росту компоненти дрібних агрегатів – <0,25, 0,25–0,5, 0,5–1 мм. Очевидно, що міжагрегатна шпаруватість, що формується в ґрунті при наявності агрегатів відповідних розмірів, є необхідною умовою життєдіяльності молюсків для їхнього дихання та переміщення. Дрібні агрегати формують систему пор малих розмірів, які несприятливі для життя мікромоллюсків.

Кореляція чисельності *Vallonia pulchella* із ґрунтовими характеристиками та властивостями рослинності

(показані тільки міри кореляції, достовірні для $p < 0,05$)

Характеристики	Серед.. $\pm$ ст. помилка	CV, %	Коефіцієнти кореляції	
			r- Пірсона	I-Морана
Вміст гумусу та фізичні властивості ґрунту				
Гумус, % (Hum)	0,78 $\pm$ 0,01	15,36	–	0,18
Електропровідність, дСм/м (EC)	0,55 $\pm$ 0,01	18,43	–	–
Максимальна гігроскопічна вологість, %	8,51 $\pm$ 0,16	18,78	0,21	0,18
Усадка, % (Comp)	20,73 $\pm$ 0,35	17,51	0,44	0,16
Температура ґрунту 0–5 см 03.05.12, °C	22,61 $\pm$ 0,10	4,65	–0,26	–0,16
Температура ґрунту 0–5 см 20.06.12, °C	33,07 $\pm$ 0,25	7,63	–	–0,10
Агрегатна структура, розмір фракцій, мм				
>10	23,15 $\pm$ 0,99	43,98	–	–
7–10	7,81 $\pm$ 0,24	31,05	0,37	0,23
5–7	8,33 $\pm$ 0,32	39,04	0,37	0,25
3–5	14,39 $\pm$ 0,46	32,53	0,32	0,22
2–3	13,33 $\pm$ 0,46	35,68	–	–
1–2	18,54 $\pm$ 0,60	33,43	–	–0,13
0,5–1	4,19 $\pm$ 0,20	48,16	–0,31	–
0,25–0,5	6,07 $\pm$ 0,30	50,89	–0,33	–0,16
<0,25	3,33 $\pm$ 0,18	56,90	–0,35	–0,16
Твердість ґрунту в МПа на глибині, см				
0–5	3,26 $\pm$ 0,08	25,01	–0,29	–0,14
5–10	4,49 $\pm$ 0,16	35,37	–0,37	–
10–15	5,47 $\pm$ 0,18	34,13	–0,39	–
15–20	6,18 $\pm$ 0,21	35,35	–0,38	–
20–25	6,80 $\pm$ 0,23	34,86	–0,33	–
25–30	7,17 $\pm$ 0,25	36,10	–0,29	–
30–35	7,59 $\pm$ 0,26	35,14	–0,32	–

Характеристики	Серед.. $\pm$ ст. помилка	CV, %	Коефіцієнти кореляції	
			<i>r</i> - Пірсона	I-Морана
35–40	7,80 $\pm$ 0,28	36,47	–0,31	–
40–45	8,01 $\pm$ 0,30	37,78	–0,31	–
45–50	8,16 $\pm$ 0,31	39,31	–0,32	–
<i>Фізіономічні типи рослинності</i>				
Type_1	0,07 $\pm$ 0,00	51,17	0,26	–
Type_2	0,28 $\pm$ 0,00	15,69	–	–
Type_3	0,19 $\pm$ 0,01	35,77	–	0,16
Type_4	0,03 $\pm$ 0,00	78,47	–	–0,09
Type_5	0,09 $\pm$ 0,00	41,68	0,28	–
Type_6	0,35 $\pm$ 0,01	26,89	–	–0,10
<i>Фітоіндикаційні шкали Циганова</i>				
Tm	9,73 $\pm$ 0,01	0,72	–	–
Kn	10,54 $\pm$ 0,01	0,80	–	–
Om	6,94 $\pm$ 0,01	0,85	0,20	–
Cr	9,12 $\pm$ 0,01	0,71	–	–
Hd	7,83 $\pm$ 0,01	0,68	–	–0,18
Tr	6,38 $\pm$ 0,01	0,93	–	–
Nt	5,31 $\pm$ 0,02	3,07	–	–
Rc	9,92 $\pm$ 0,01	0,97	–	–
Lc	1,00 $\pm$ 0,00	0,98	–	–0,13
<i>Екоморфи Бельгарда</i>				
Гігроморфи (частка KsMs)	2,48 $\pm$ 0,01	4,50	–0,32	–0,26
Трофоморфи (частка MgTr)	2,46 $\pm$ 0,02	6,47	0,21	0,18
Ценоморфи (частка St)	0,70 $\pm$ 0,00	6,08	–	–
Ценоморфи (частка Pr)	0,12 $\pm$ 0,01	43,99	–	–0,12
Геліоморфи (частка Hel)	3,61 $\pm$ 0,01	2,69	–0,41	–

Слід зазначити, що молюски надають перевагу більш ксерофільним мікростаціям у межах полігону з підвищеною мінералізацією (трофністю) ґрунтового розчину. При загальній степовій обстановці, що сформована в межах

полігона, молюски *Vallonia pulchella* уникають мікростації з елементами олуговіння. Тест Мантеля дозволяє порівнювати кореляційні матриці між собою (табл. 3.4). Тест Мантеля для матриць мір відстані, побудованих на основі чисельності молюсків (евклидова відстань) і обмірюваних екологічних характеристик (евклидова відстань) указує на достовірну кореляцію цих матриць ($r_m = 0,15$, $p = 0,02$). Тести Мантеля вказують на те, що у комплексі екологічних показників, які впливають на молюсків, ключову роль відіграють едафічні фактори (позитивна кореляція) і фітоіндикаційні показники (негативна кореляція). Простір (матриця географічних відстаней) не відіграє істотної ролі у варіабельності щільності молюска. Увагу привертає те, що інформаційною цінністю для описання варіювання чисельності молюска має комплекс фітоіндикаційних показників, а не окремо матриці кліматичних і едафічних індикаторних значень.

Застосування едафічних показників у якості керуючої змінної в частковому тесті Мантеля приводить до зміни коефіцієнта кореляції матриць відстаней за чисельністю молюска та матриці екологічних показників ($r_m = -0,12$, $p = 0,997$). Це підтверджує той результат, що едафічні фактори та фітоіндикаційні показники маркують протилежні тенденції впливу факторів середовища на популяцію молюсків, при тому, що тест Мантеля між матрицями едафічних і фітоіндикаційних відстаней є позитивним ($r_m = 0,11$, $p = 0,013$). Фітоіндикаційні шкали як керуючі у частковому тесті Мантеля не впливають на кореляцію молюсків як екологічних показників у цілому, так і едафічних показників. Таким чином, аналіз результатів тестів Мантеля вказує на специфічний характер впливу едафічних факторів і рослинності на популяцію молюсків *Vallonia pulchella* і на відсутність у обраному масштабному рівні впливу просторових факторів. Імовірно, що обраний для розгляду комплекс показників здатний повністю описати просторове варіювання чисельності молюска *Vallonia pulchella* у межах досліджуваного полігона. Інформація про просторове розміщення тварин дозволяє порівняти розподіл ресурсів у межах ділянки, а також їхній частковий розподіл у точках, де були виявлені молюски (рис. 3.3).

Таблиця 3.4

Кореляції матриць відстаней (тест Мантеля)

	Усі екологічні показники	Едафічні показники	Фітоіндикаційні шкали			Просторові координати
			Всі	Кліматичні	Едафічні	
Тест Мантеля						
	$r = 0,15,$ $p = 0,014$	$r = 0,15,$ $p = 0,016$	$r = -0,11,$ $p = 0,99$	$r = -0,05,$ $p = 0,79$	$r = -0,08,$ $p = 0,93$	$r = 0,04,$ $p = 0,120$
Частковий тест Мантеля з керуючими змінними						
Едафічні показники	$r = -0,12,$ $p = 0,997$	–	$r = -0,13,$ $p = 0,994$	$r = -0,06,$ $p = 0,859$	$r = -0,09,$ $p = 0,96$	$r = 0,02,$ $p = 0,329$
Фітоіндикаційні шкали	$r = 0,16,$ $p = 0,009$	$r = 0,16,$ $p = 0,009$	–	–	–	$r = 0,07,$ $p = 0,077$
Кліматичні	$r = 0,15,$ $p = 0,016$	$r = 0,15,$ $p = 0,015$	$r = -0,10,$ $p = 0,978$	–	$r = -0,08,$ $p = 0,937$	$r = 0,04,$ $p = 0,153$
Едафічні	$r = 0,15,$ $p = 0,015$	$r = 0,15,$ $p = 0,009$	$r = -0,08,$ $p = 0,954$	$r = -0,05,$ $p = 0,784$	–	$r = 0,05,$ $p = 0,123$
Просторові координати	$r = 0,14,$ $p = 0,023$	$r = 0,14,$ $p = 0,028$	$r = -0,12,$ $p = 0,987$	$r = -0,05,$ $p = 0,806$	$r = -0,09,$ $p = 0,961$	–

Очевидно, що розбіжність загального та часткового розподілів свідчить про структуруючу роль відповідної змінної у визначенні форми екологічної ніші.

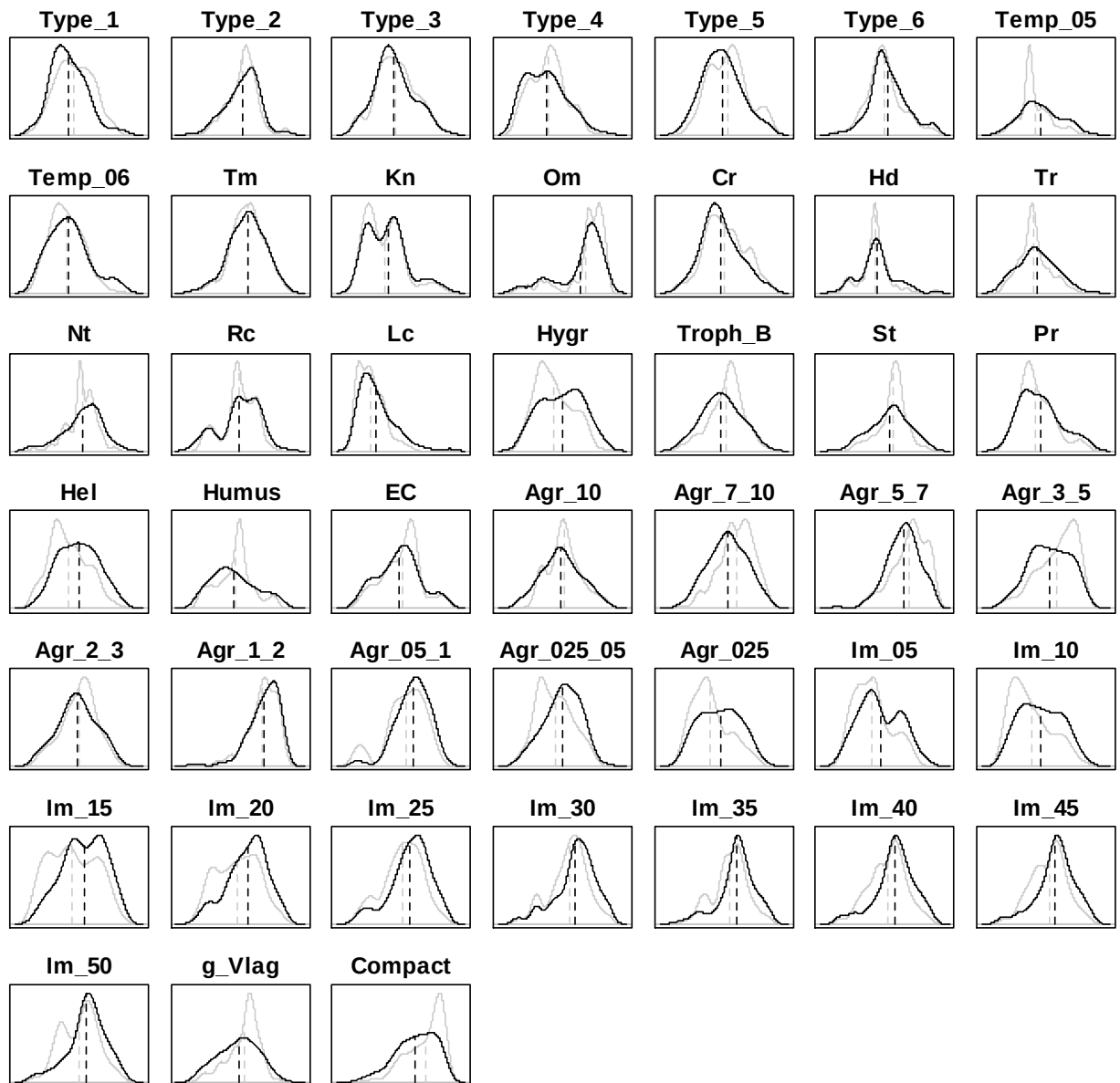


Рис. 3.3. Розподіл ресурсів (чорні стовпці) і розподіл використання ресурсів (сірі стовпці) *Vallonia pulchella*

Умовні позначки: type_1 – type_6 – частка фізіономічних типів рослинного покриву; temp_05 – температура верхнього шару ґрунту (3–5 см) 3 травня 2012 р.; temp_06 – температура верхнього шару ґрунту (3–5 см) 20 червня 2012 р.; Tm – термоклімат; Kn – континентальність; Om – омброклімат; Kг – кріоклімат; Hd – вологість; Tr – загальний сольовий режим; Nt – азотне живлення; Rc – кислотність; Lc – освітлення; St – степанти; Pr – пратанти; Humus – гумус; EC – електрична провідність ґрунту, imр_05, ..., imр_50 – твердість ґрунту на глибині 0–5, ..., 45–50 см, Agr_10 – Agr_025 – агрегатні фракції розміром >10, ..., <0,25 мм, g_Vlag – гігроскопічна вологість, %; Compact – усадка, в %.

Оцінка форми екологічної ніші, якщо розподіл доступності ресурсів заданий як референтний, може бути отримана за допомогою аналізу FANTER (рис. 3.4).

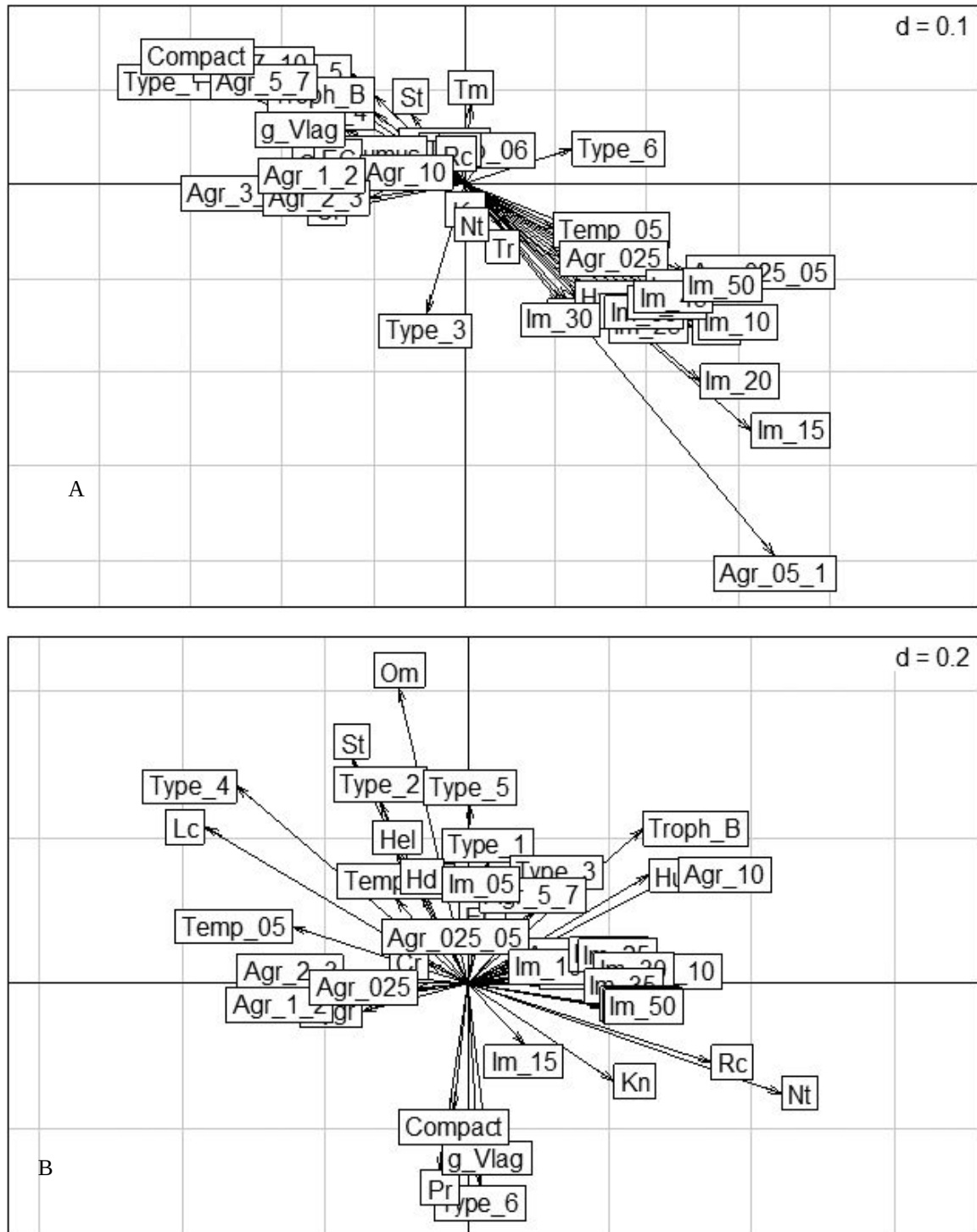


Рис. 3.4. Кореляція між змінними середовища та осями, виділеними у результаті FANTER-аналізу. А – осі маргінальності 1 і 2; В – осі спеціалізації 44 і 45.

Найбільше значення власних чисел осей, виділених у результаті цього аналізу, указує на те, що описувана віссю маргінальність є найбільшою, а

спеціалізація – найменшою. Найменше значення власного числа вказує на сильну спеціалізацію та/або низьку маргінальність. Таким чином, як перші, так і останні за значенням власних чисел осей, відіграють важливу роль у рамках аналізу FANTER. Статистична значимість осей, виділених при аналізі FANTER, була перевірена за допомогою рандомізованого тесту (були сгенеровані 999 випадкових вибірок, для яких розраховані відповідні показники). Тест показав, що перша вісь статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи ($\gamma_1 = 4,64$, $p < 0,046$; альтернативна гіпотеза – менше), а друга та останні дві осі екологічної ніші *Vallonia pulchella* істотно відрізняються від випадкового розподілу ($\gamma_2 = 3,36$, $p < 0,19$; альтернативна гіпотеза – менше; $\gamma_{44} = 0,12$, $p = 0,93$; $\gamma_{45} = 0,09$, $p = 0,86$; альтернативна гіпотеза – більше). Такий результат дозволяє припустити, що в межах досліджуваної ділянки розподіл молюсків характеризується як маргінальністю, так і спеціалізацією.

Маргінальність і спеціалізація визначаються як едафічними факторами, так і екологічними особливостями рослинності (табл. 3.5). Екологічна ніша *Vallonia pulchella* характеризується маргінальністю, що визначається усадкою ґрунту, показниками агрегатної структури, твердості ґрунту. Із всіх показників властивостей рослинності у визначенні маргінальності відіграють роль тільки частка гелофітів і частка у фізіономічній структурі злаків (тип 1). Спеціалізація визначається за вмісту гумусу, максимальною гігроскопічною вологістю, температурою верхнього шару ґрунту, агрегатною структурою, твердістю ґрунту на глибині більше 25 см, широким спектром фізіономічних типів, вмістом азоту в ґрунті за фітоіндикаційними оцінками. Таким чином, FANTER-підхід дозволив установити маргінальність і спеціалізацію екологічної ніші молюсків *Vallonia* у межах досліджуваної території. ENFA-підхід дозволяє виділити вісь маргінальності та осі спеціалізації (рис. 3.5).

Результати аналізу екологічної ніші *Vallonia pulchella* методами GNSFA

Фактори середовища	FANTER				ENFA			MADIFA	
	Маргінальність		Спеціалізація		M	Sp1	Sp2	C1	C2
	C1	C2	C44	C45					
Фізичні властивості техноземів									
Hum	–	–	0,26	–	0,22	–	0,24	0,25	–
EC	–	–	–	–	–	–	–	–	–
MGM	–	–	–	–0,21	0,47	0,22	–	–	–
Comp	–0,24	–	–	–	0,57	–	–	–	–
Temp1	–	–	–0,25	–	–0,47	–	–	–	–0,33
Temp2	–	–	–	–	–0,22	–	–	–	–0,24
Агрегатна структура, розміри агрегатів, мм									
>10	–	–	0,23	–	–	–	0,20	0,27	–
7–10	–	–	–	–	0,59	–	–	0,20	0,23
5–7	–	–	–	–	0,60	–	–	–	–
3–5	–0,21	–	–	–	0,46	–	–	–	–
2–3	–	–	–0,21	–	0,08	–	–0,24	–	–
1–2	–	–	–0,26	–	–0,37	–	–	–0,23	–0,27
0,5–1	0,27	–0,29	–	–	–0,39	–	–	–	–
0,25–0,5	0,23	–	–	–	–0,54	–	–	–	–
<0,25	–	–	–	–	–0,51	–	–	–	–
Твердість ґрунту на глибині, см									
0–5	–	–	–	–	–0,58	–	0,21	–	–
5–10	–	–	–	–	–0,71	–	–	–	–
10–15	0,28	–0,23	–	–	–0,76	–	–	–	–
15–20	0,24	–0,20	–	–	–0,72	–	–	–	–
20–25	–	–	–	–	–0,71	–	–	–	–
25–30	–	–	0,20	–	–0,66	–	–	–	–
30–35	–	–	–	–	–0,65	–	–	–	–
35–40	–	–	0,20	–	–0,64	–	–	–	–
40–45	0,20	–	0,20	–	–0,62	–	–	–	–
45–50	0,24	–	0,20	–	–0,61	–	–	–	–

Закінчення таблиці 2.5

Фактори середовища	FANTER				ENFA			MADIFA	
	Маргінальність		Спеціалізація		M	Sp1	Sp2	C1	C2
	C1	C2	C44	C45					
Фізіономічний тип рослинного покриву									
Type_1	−0,28	−	−	−	−	−	−	−	−
Type_2	−	−	−	0,25	−	−0,26	−	−	−0,27
Type_3	−	−	−	−	0,32	−	−	−	−
Type_4	−	−	−0,33	0,27	−	−0,28	−0,41	−	−0,33
Type_5	−	−	−	0,24	0,35	−0,23	−	0,27	−
Type_6	−	−	−	−0,28	−0,35	0,28	−	−0,25	−
Фітоіндикаційна оцінка екологічних факторів									
Tm	−	−	−	−	−	−	−	−	−
Kn	−	−	0,21	−	−0,22	−	−	−	0,23
Om	−	−	−	−	0,40	−0,40	−	0,32	−0,27
Kr	−	−	−	−	−	−	−	−	−
Hd	−	−	−	−	−0,22	−	−	−	−
Tr	−	−	−	−	−0,23	−	−	−	−
Nt	−	−	0,44	0,19	−	−	0,52	−	0,30
Rc	−	−	0,34	−	−	−	0,41	−	0,25
Lc	−	−	−	−	−	−	−	−	−0,52
Екоморфи Бельгарда									
KsMs	−	−	−		−0,53	−	−	−0,21	−0,19
MgTr	−	−	0,25		0,54	−	−	0,32	−
St	−	−	−		−	−0,31	−	0,20	−0,27
Pr	−	−	−	−	−0,22	0,24	−	−0,25	−
Hel	0,24	−	−	−	−0,48	−0,20	−	−	−0,27

Умовні позначки: см. рис. 3.3

Тест на статистичну значимість показав, що як вісь маргінальності екологічної ніші *Vallonia pulchella* ($\gamma_{\text{marg}} = 4,30$, $p = 0,001$), так і дві осі спеціалізації ($\gamma_{\text{spec1}} = 10,85$, $p < 0,003$; $\gamma_{\text{spec2}} = 6,71$, $p < 0,006$) значимо відрізняються від випадкового розподілу.

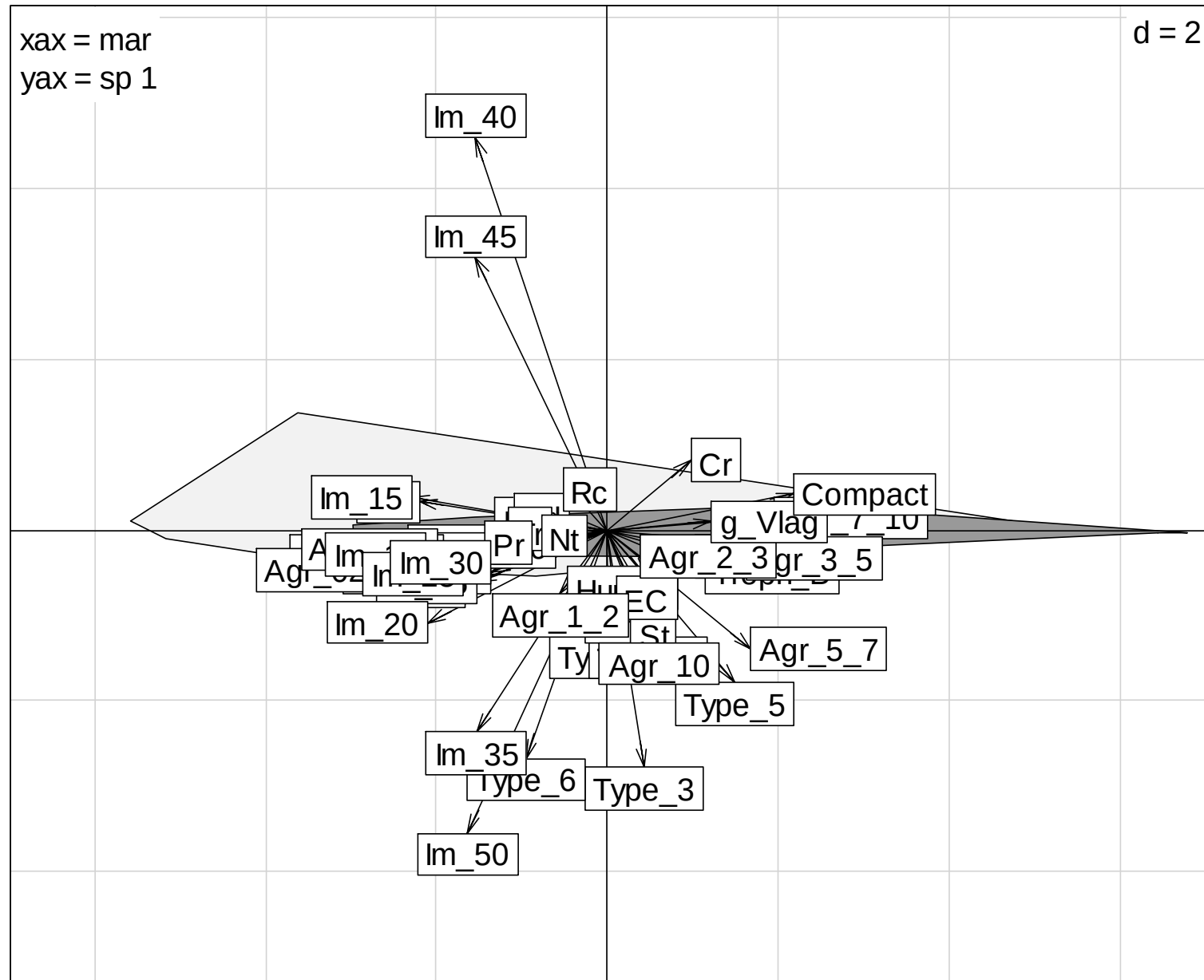


Рис. 3.5. Результати ENFA-відображення екологічної ніші *Vallonia pulchella*

За результатами ENFA-підходу можна стверджувати, що молюски віддають перевагу ділянкам з високим вмістом у ґрунті гумусу, з більшою максимальною гігроскопічною вологістю та усадкою, але меншою температурою верхнього шару ґрунту. Маргінальність екологічної ніші *Vallonia pulchella* тісно пов'язана з мінливістю агрегатної структури: молюски віддають перевагу ділянкам з більшою часткою в структурі агрегатів з розмірами в діапазоні від 2–3 до 10 мм і уникають ділянок, де частка більше дрібних агрегатів зростає. Також показники маргінальності вказують на той факт, що молюски уникають ділянок з підвищеною твердістю по всьому профілю. У характеристиці маргінальності важливу роль відіграють показники властивостей рослинного покриву.

Аналіз MADIFA відбиває ступінь відмінності спостережуваних екологічних умов від екологічного оптимуму виду (рис. 3.6). Тест на статистичну значимість показав, що осі 1 і 2, виділені при аналізі MADIFA, істотно відрізняються від випадкового розподілу ($\gamma_1 = 11,60$, $p = 0,16$; $\gamma_2 = 6,71$, $p < 0,006$), але звичайно, установлений рівень значимості не розглядається як статистично достовірний. Основними аспектами відмінності екологічної обстановки в межах досліджуваного полігона від екологічного оптимуму *Vallonia pulchella* є вміст гумусу та температура ґрунту, вміст деяких агрегатних фракцій, особливості рослинного покриву, вираженого за допомогою показників фізіономічної структури та фітоіндикаційних шкал.

Варіанти проведення GNESFA розкривають різні аспекти зв'язку екологічної ніші тварини з екологічною обстановкою. Аналіз коефіцієнтів кореляції між осями ENFA і FANTER показує, що маргінальність, представлена в рамках ENFA-підходу однією віссю, розбита на дві осі в рамках FANTER-підходу (табл. 3.6). Необхідно відзначити, що ENFA-маргінальність статистично достовірна, тоді як FANTER-маргінальності тільки лише істотно відрізняються від випадкової альтернативи при обліку деякої довільності граничного критерію $p = 0,05$.

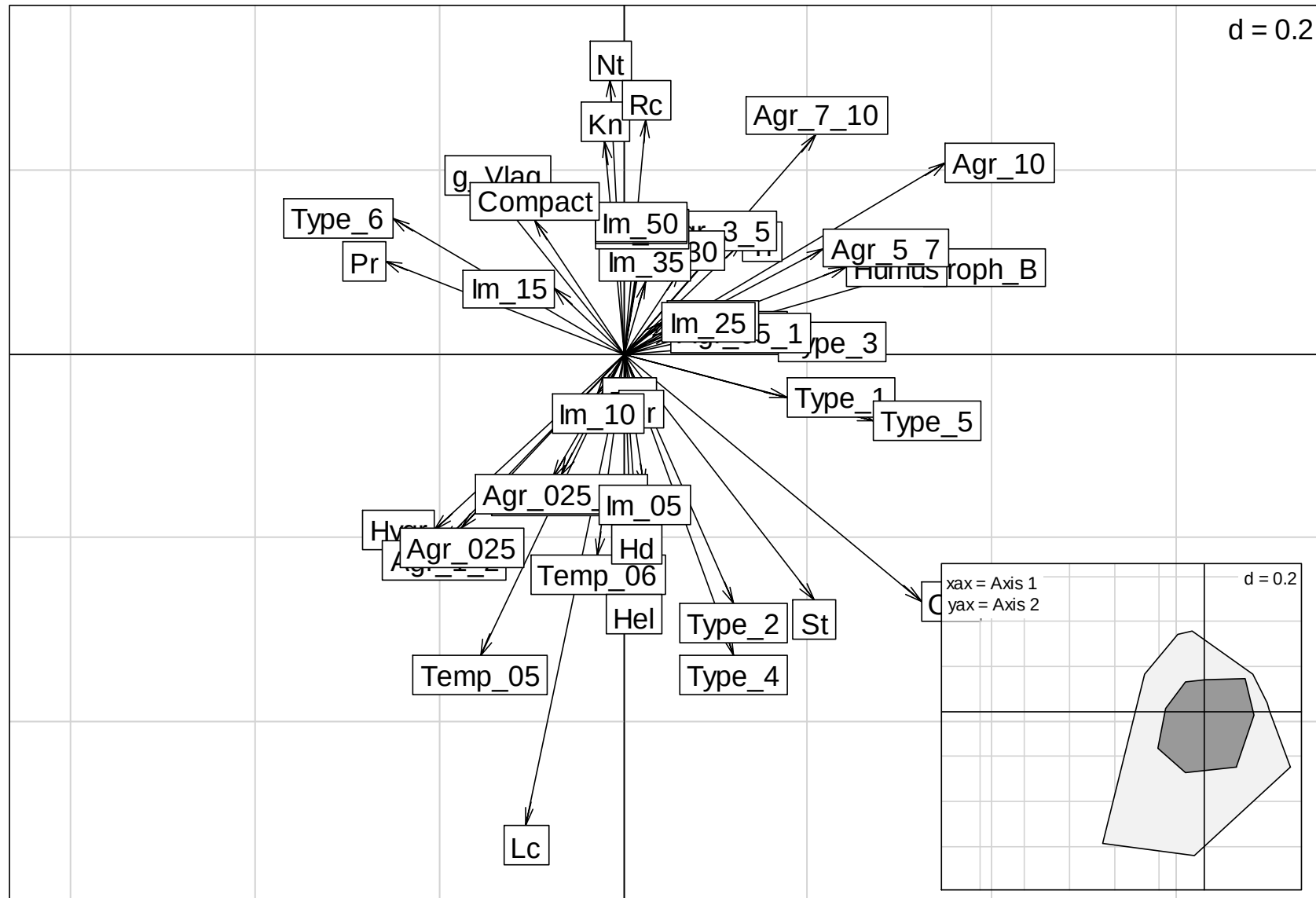


Рис. 3.6. Результати MADIFA-відображення екологічної ніші *Vallonia pulchella*

Таким чином, розбивка маргінальності у рамках FANTER-підходу призводить до зниження статистичної обґрунтованості виділення відповідних осей. Осі спеціалізації, виділені при обох підходах, у високому ступені корелюють між собою.

Таблиця 3.6

Порівняння результатів аналізів ENFA, FANTER та MADIFA просторового розміщення моллюсків *Valonia pulchella* у межах полігону
(наведені тільки значимі коефіцієнти кореляції $p < 0,05$)

Аналіз		ENFA		
		Маргінальність	Спеціалізація 1	Спеціалізація 2
FANTER	Компонента 1	-0,35	–	–
	Компонента 2	0,23	–	–
	Компонента 44	–	–	0,86
	Компонента 45	–	-1,00	–
MADIFA	Компонента 1	0,15	-0,78	0,35
	Компонента 2	–	0,65	0,48

Кореляція осей ENFA та MADIFA указують на те, що відмінності екологічної обстановки в межах досліджуваного полігону від екологічного оптимуму *Vallonia pulchella* (осі MADIFA) найбільшою мірою відбивають аспект спеціалізації екологічної ніші цього виду. Підходи MADIFA і ENFA дозволяють зробити оцінку індексу преференції місцеперебувань (HSI). Як відзначалося творцями FANTER, за результатами MADIFA може бути побудована найбільш коректна карта преференції місцеперебувань даним видом [528]. Карта преференції місцеперебувань *Vallonia pulchella* представлена на рисунку 3.7. Коефіцієнт кореляції HSI, отриманого за допомогою двох підходів, становить $r = 0,60$, $p = 0,00$. Це свідчить про високу відповідність результатів, які можна одержати за допомогою MADIFA та ENFA процедур. Про це ж свідчить розгляди просторової варіабельності показника HSI. Особливості карт обумовлені різними акцентами, які здійснюють підходи для оцінки преференції місцеперебувань. У рамках ENFA-підходу враховуються маргінальність і спеціалізація, а в рамках MADIFA-підходу – більшою мірою враховується спеціалізація екологічної ніші.

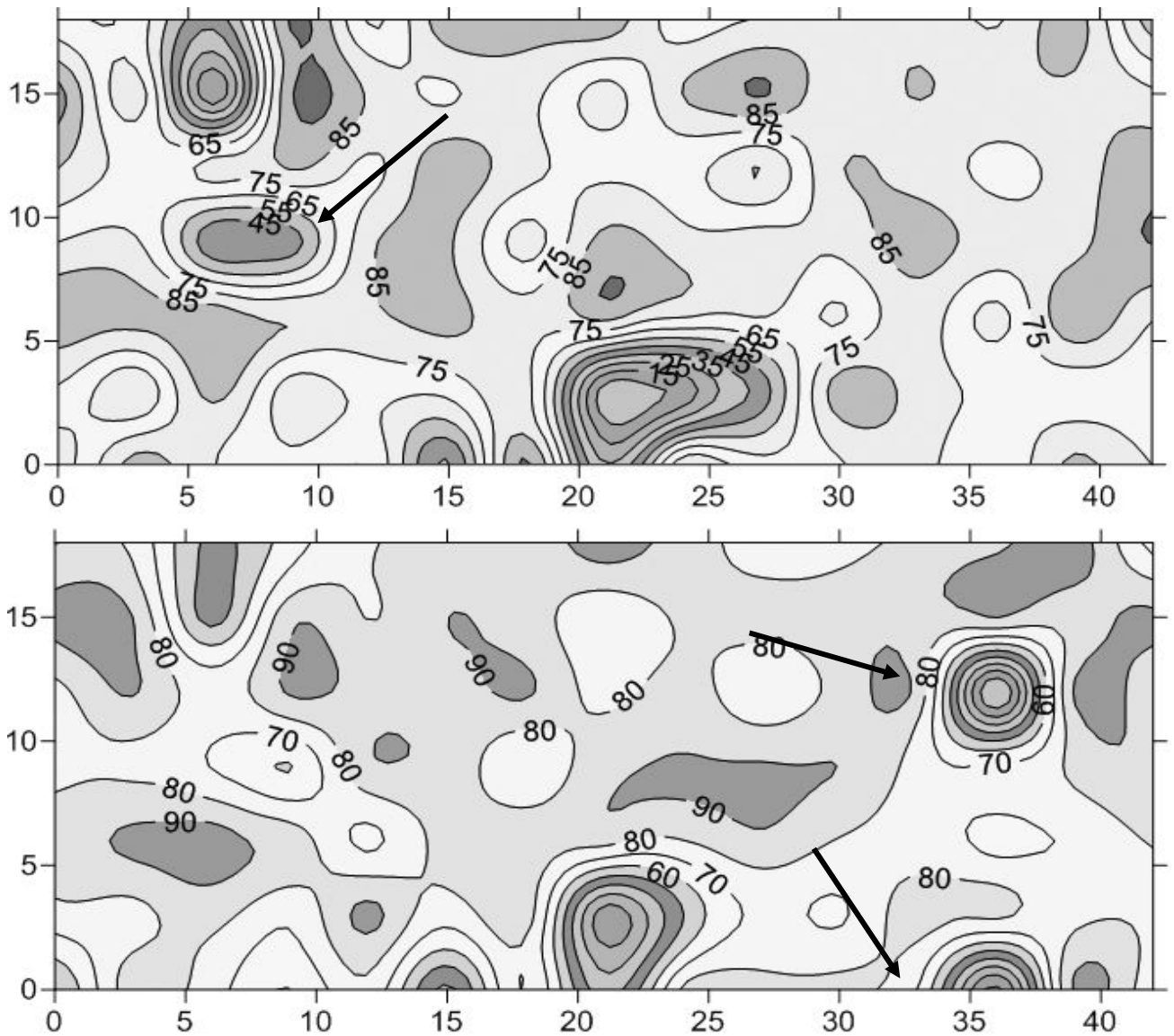


Рис. 3.7. Просторовий розподіл індексу преференції місцеперебування (HSI) для *Vallonia pulchella* у межах експериментальної ділянки на червоно-бурих глинах на основі ENFA (угорі) і MADIFA (унизу) процедур. Стрілкою зазначені зони найбільшої розбіжності.

Розподіл чисельності виду в локусах може бути описаний рядом моделей. Криві чисельності широко застосовуються для описання структури домінування в угрупованнях живих організмів. Цей інструмент також можна застосувати для описання статистичного розподілу особин у популяції. Розбіжності будуть полягати в тому, що по осі абсцис будуть відкладатися не види за рангом чисельності, а рівні чисельності особин у локусах даної популяції. У ідеалі, ступінь відповідності реального розподілу тієї або іншої моделі дозволяє зробити

вибір на користь однієї з теорій, які пояснюють структурування популяції (або угруповання) [684]. Геометричні серії [666] були запропоновані для описання угруповань озерного бентосу. Параметр k у розподілі є показником складності видової композиції угруповання. Як уважає М. Токеші [718], І. Мотомура застосовував геометричні серії як найпростішу математичну форму для описання екологічного угруповання, хоча пізніше ця модель була інтерпретована як відбиття розподілу ресурсів між видами [562]. Із цього погляду розподіл повинен бути описаний ситуацією, за якої домінантний вид використовує частку k початково доступного ресурсу, залишаючи доступною частку $1-k$. Наступний вид у порядку домінування використовує ту саму частку k доступного ресурсу, що залишилася. Так триває для усіх видів угруповання. Р. Мей [646] уважає, що геометрична серія представляє ситуацію, коли усі види угруповання енергетично еквівалентні та величина екологічних взаємодій пропорційна чисельності видів – більш численний вид вимагає більше енергії від системи. Геометричні серії враховують тільки чисельність видів і зневажають впливом розмірів тварин на енергетичні потреби видів [562].

Розподіл логарифмічних серій, запропонований Фішером і соавт. [564], трохи нагадує гіперболу, зменшується в міру збільшення чисельності видів і може бути оцінений за виразом:

$$\alpha x, \alpha x^{2/2}, \alpha x^{3/3}, \dots, \alpha x^n/n, \text{ де}$$

$\alpha x^n/n$ представляє кількість видів із чисельністю n особин. Число x може бути отримане з рівняння $S/N = [(1-x)/x] * [-\ln(1-x)]$ і на практиці знаходиться у межах 0,9–1 [639, 640]. Константа α є незалежною від розміру вибірки та може розглядатися як індекс різноманіття, залишаючись робастною оцінкою навіть у тому випадку, коли дані не дуже добре відповідають логарифмічній серії [562].

Усічений логнормальний розподіл був запропонований Ф. Престоном [688]. Розташовуючи чисельність видів у гістограмі у логарифмічному масштабі, автор одержав криву, що добре описувала велику кількість даних по угрупованнях живих організмів. R класів, отриманих у результаті логарифмування, названі октавами, у яких кожний клас являв собою подвоєну кількість видів попереднього

класу (1, 2, 4, 8, 16, ...). Логнормальна модель має два параметри: μ – оцінка середнього значення логарифмованої чисельності та σ – оцінка стандартного відхилення середнього значення логарифмованої чисельності.

Для реальних вибірок розподіл усічений ліворуч. Площа за цією точкою представляє види, які не враховані у вибірці та вона зменшується в міру росту обсягу вибірки. МакАртур [634, 635] запропонував, що екологічну нішу угруповання можна зрівняти зі стрижнем одиничної довжини, на якому $n-1$ випадково сгенерованих точок утворюють n сегментів з довжиною, яка пропорційна чисельності кожного виду в угрупованні. Модель розламаного стрижня Макарута не містить параметрів для оцінювання.

Модель Ципфа [753] має два параметри – оцінка чисельності домінантного виду γ і параметр β , що вказує на ймовірність появи виду в угрупованні. Модель Ципфа-Мандельброта [643] має третій параметр α , що екологічно може розглядатися як потенційне різноманіття навколишнього середовища або різноманіття екологічної ніші.

Геометрична модель розподілу чисельності видів відповідає гіпотезі перехоплення ніш Р. Уїттекера [732–737]. Вона припускає, що на ділянках угруповань кожний вид у порядку зниження чисельності (збільшення рангу) використовує постійну (K -у) частину ресурсів угруповання, що залишилися. Наприклад, якщо найсильніший конкурент (домінант) займає 70 % простору ніші, використовуючи відповідну частку ресурсів угруповання, то другий за значимістю вид у змозі зайняти аналогічну частку, що залишився від першого простору ніші, третій вид – таку ж частину від простору, що залишився від першого й другого виду, і т.д. Відповідно до цієї моделі частка ресурсів угруповання, використовувана найбільш чисельним видом (домінантом), не є частковим випадком (результатом їх біоекологічних особливостей або випадкових обставин), а відбиває загальний характер розподілу простору ніші між видами в тих або інших умовах. Звідси угруповання з більш високим рівнем домінування найбільш конкурентоздатного виду повинні характеризуватися не тільки меншою кількістю ресурсів, доступних для супутніх видів, але й більш “твердим”

способом розподілу цих ресурсів між ними (тобто більш високими значеннями K), що за інших рівних умов може позначитися на їхньому видівому багатстві.

Відомі також інші типи (моделі) структури чисельності видів, огляд яких є в багатьох публікаціях [322, 323, 351]. Вони припускають як більш, так і менш рівномірний, ніж у геометричній моделі, розподіл ресурсів і відповідно більш-менш виражене домінування одного з видів. До першого належать, наприклад, логнормальна модель і модель “розламаного стрижня” Макарута; до других – гіперболічна модель.

Відповідно до логнормальної моделі (для аналізу біологічних угруповань уперше була використана Престоном [688]), значення K у видів першого рангу вищі, ніж у видів декількох наступних рангів, а відповідно до гіпотези випадкових границь між нішами Макарута – навпаки. При цьому як логнормальна модель, так і модель Макарута, характерні для угруповань із відносно низьким рівнем домінування. Тому характер розподілу ресурсів між супутніми видами в цих трьох моделях (гіперболічній, логнормальній і Макарута) менш пов'язаний з рівнем домінування першого за рангом виду, ніж у геометричній.

Особливу увагу до типів розподілу як в екології угруповань так і популяційній екології обумовлені необхідністю розкрити або скласти уявлення про механізми взаємозв'язку угруповання або популяції з ресурсами, які пропонує середовище існування. Передбачається, що угруповання або популяція підкоряються тим теоретичним уявленням, на основі яких виведені відповідні типи розподілів. Той факт, що розподіл чисельності популяції *Vallonia pulchella* не підкоряється повністю випадковим процесам (розподіл Пуассона, модель зламаного стрижня) свідчить про те, що обрана ділянка не є повністю однорідною для досліджуваного виду. Слід зазначити, що статистичні альтернативи моделі розламаного стрижня певною мірою більш реалістичні, що може бути тільки підставою для припущення про наявність яких-небудь процесів, які можуть лежати в основі альтернативних моделей. Найкращою з вивчених моделей для описання чисельності молюска є модель Ципфа-Мандельброта. Цей тип розподілів часто зустрічається при описанні складно організованих систем [467].

Негауссовий характер цього розподілу робить проблематичним використання традиційних статистик для описання відповідних процесів. У відношенні популяційних систем, розподіли типу Ципфа-Мандельброта можуть виникати як результат значного збільшення чисельності популяції при формуванні оптимальних екологічних умов. Інакше кажучи, у цій ситуації чисельність не є маркером екологічних умов у тому розумінні, що залежність не є пропорційною. Тоді більшу інформаційну цінність має просто факт присутності (або відсутності) виду.

Для описання екологічної ніші як гіперобсягу в рамках GNESFA існує кілька точок зору: з боку ніші (FANTER, виділяє кілька осей маргінальності й спеціалізації, поділ останніх не є чітким), з боку середовища (MADIFA, дозволяє провести математично коректну оцінку індексу переваги місцеперебувань), а також їхню комбінацію (ENFA, виділяє одну вісь маргінальності й кілька осей спеціалізації). Також важливою проблемою є вибір вимірюваних параметрів середовища, у термінах яких проводиться описання екологічної ніші. Тут поряд з екологічною релевантністю параметрів важливе значення має також масштабна домірність і інструментальна реалізація можливості збору необхідного обсягу інформації. Як правило, відображення екологічного простору сполучено з відображенням його й у географічному просторі [319].

Масштабна домірність виступає у якості ієрархії факторів які визначають або які регулюють динаміку популяції [45]. Стосовно молюсків *Vallonia pulchella* характеристики середовища існування можна розділити на дві категорії: співрозмірні середовищу існування молюсків і такі, що його переважають. До першої групи можна віднести характеристики, які обмірювані безпосередньо в тих же зразках ґрунту, з яких обрані самі молюски. Це вміст гумусу, електропровідність, температура та усадка ґрунту, його агрегатна структура й твердість ґрунту в шарі 0–5 см. До другої групи можна віднести твердість ґрунту на глибині більш, ніж 5 см, а також характеристики рослинного покриву. Виміри твердості ґрунту виходять за межі шару ґрунту, з якого відібрані молюски у вертикальному напрямку, а характеристики рослинного покриву мають довжину в

горизонтальному напрямку 3×3 м, що також значно перевершує розміри простору, у межах якого відбувається життєдіяльність одного індивідууму *Vallonia pulchella*. Прі значній географічній довжині зони дослідження на перший план виходять показники, які визначають рівень чисельності молюсків – градієнти вологості, вмісту кальцію та кислотність ґрунту безпосередньо, а також їх фітоіндикаційні оцінки [645, 655, 697, 670, 731]. На великомасштабному рівні звичайно також привертають увагу здебільшого хімічні показники як маркери доступності елементів живлення або особливості листової підстилки. Як показує наше дослідження, для геобіонтних мікромоллюсків *Vallonia pulchella* важливу роль відіграють показники фізичного стану ґрунту – агрегатна структура, усадка, температура. Важливою роллю гумусу в ґрунті є його значення для утворення структури ґрунту [334]. Ці показники переважно визначають маргінальність екологічної ніші *Vallonia pulchella*.

Локальні тренди, а також мозаїчність організації ґрунтового тіла, визначає структура рослинного покриву. Цим пояснюється роль в організації екологічної ніші молюска *Vallonia pulchella* показників, розмірність яких перевищує розміри екологічного простору окремого індивідуума даного виду мікромоллюсків. Твердість ґрунту, також фітоіндикаційні показники рослинності визначають особливості маргінальності й спеціалізації екологічної ніші *Vallonia pulchella*. Саме вимірювання цих показників уможливило складання карти переваги місцеперебувань *Vallonia pulchella*.

3.2. Просторове розміщення пориїв сліпаків (*Spalax microphthalmus*) як точкових об'єктів у межах біогеоценозу

Метою роботи є встановити закономірності просторового розміщення пориїв сліпаків, виявити співвідношення ефектів першого та другого порядків, які впливають на інтенсивність педотурбаційної активності цих почвориїв і визначити характер взаємного впливу твердості ґрунтів і риючої діяльності сліпаків. Просторове розміщення пориїв по досліджуваному полігоні представлено на рисунку 3.8. Базовим статистичним процесом для описання

розподілу точкових об'єктів є однорідний точковий процес Пуассона з інтенсивністю λ , що іноді називається повністю просторово випадковим (*Complete Spatial Randomness* – CSR). Інтенсивність точкового процесу в нашому випадку становить $0,27/\text{м}^2$. Однорідний процес Пуассона в аналізі часто виступає в ролі «нуль-моделі». При повній просторовій випадковості розподілу точки незалежні друг від друга й можуть бути виявлені в будь-якій частині досліджуваної території. Тест Колмогорова-Смірнова може бути застосований для перевірки гіпотези повної просторової випадковості процесу. Вздовж осі абсцис процес не є однорідним («монуль-модель» може бути відхилена з імовірністю 0,00012), тоді як уздовж осі ординат нульова гіпотеза не може бути відкинута ($p = 0,19$) (табл. 3.7). Таким чином, досліджуваний випадковий точковий процес є негомогенним у просторі з вираженим трендом інтенсивності уздовж осі абсцис. Також за допомогою тесту Колмогорова-Смірнова можна перевірити гіпотезу про вплив коваріат на інтенсивність точкового процесу. Інтенсивність порийв сліпаків не залежить від електропровідності ґрунту, твердості ґрунту на глибині 10–15, 30–35, 35–40, 40–45 і 45–50 см. Інтенсивність точкового процесу взаємозалежна з такими коваріатами, як твердість ґрунту на глибині 0–5, 5–10, 15–20, 20–25, 25–30 см. Аналіз L -функції Ріплі свідчить про те, що модель Пуассона не є прийнятною для описання процесу при масштабах більш, ніж 1,1 м (рис. 3.9, А). Вище зазначеного масштабного рівня спостерігається агрегація точкових об'єктів більшою мірою, чим це можна припустити для повністю випадкового процесу. Модель, доповнена трендом третього порядку, досить добре описує розподіл точкових об'єктів (рис. 3.9, Б). Прогностична здатність моделі із трендом вірогідно відрізняється від моделі з постійною інтенсивністю випадкового процесу (табл. 3.7). Послідовне додавання в регресійну модель предикторів поліпшують її властивості. Статистика АІС як критерій якості регресійної моделі характеризується двома локальними мінімумами – значення твердості ґрунту на глибині 5–10 і 35–40 см.

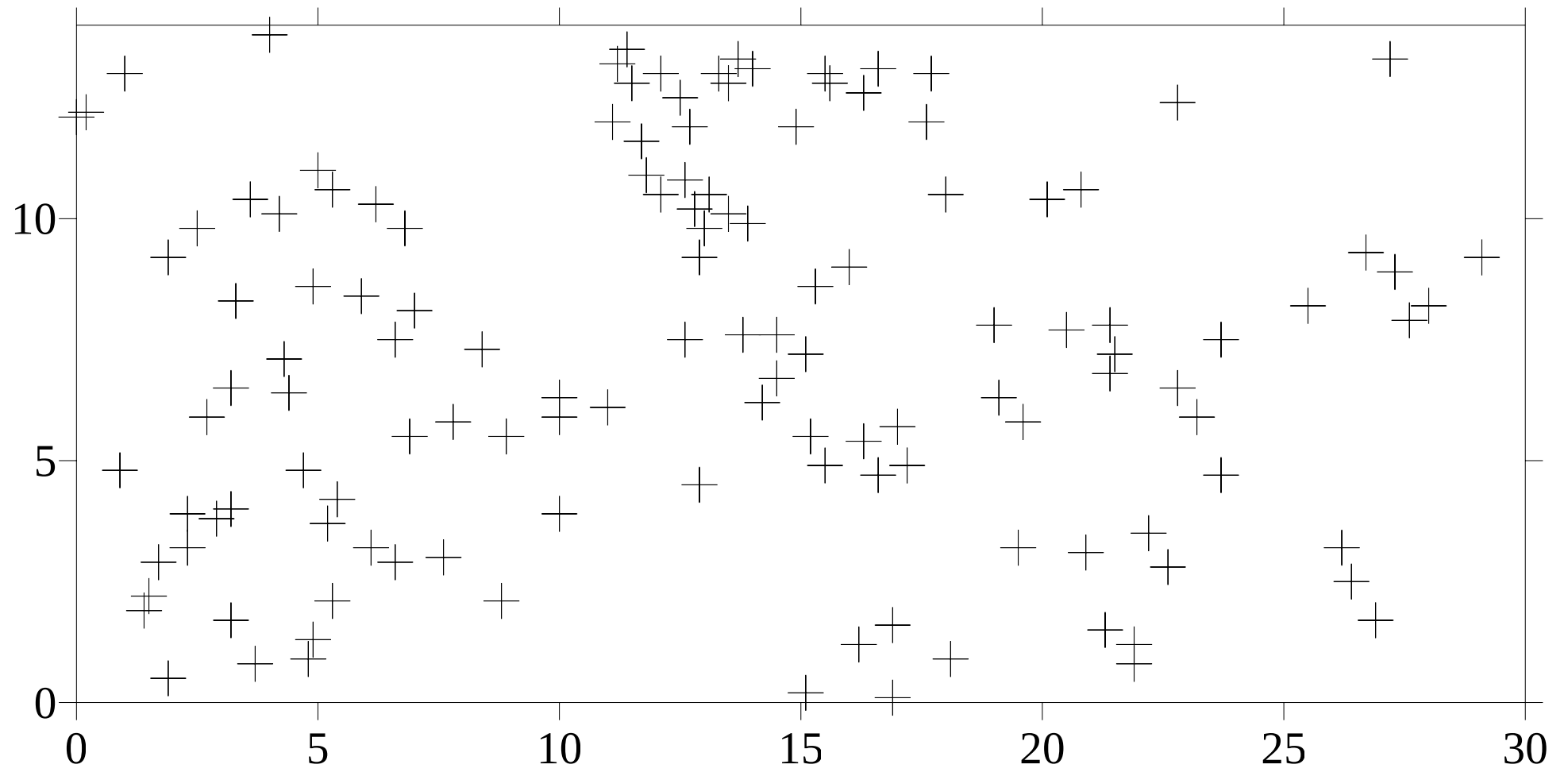


Рис. 3.8. Просторове розміщення порів на експериментальному полігоні

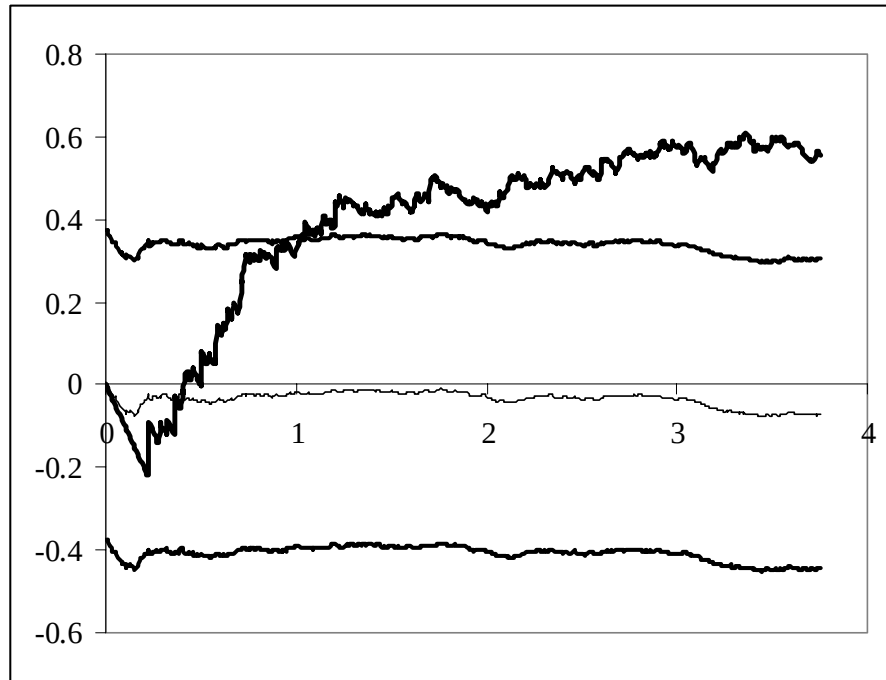
Значення твердості ґрунту в діапазоні глибин від 10 до 30 см не приносять істотної інформації для пояснення інтенсивності пориїв на ділянці, що видно за плавним збільшенням статистики AIC і відсутності достовірних розбіжностей між моделями за χ -тестом.

Таблиця 3.7

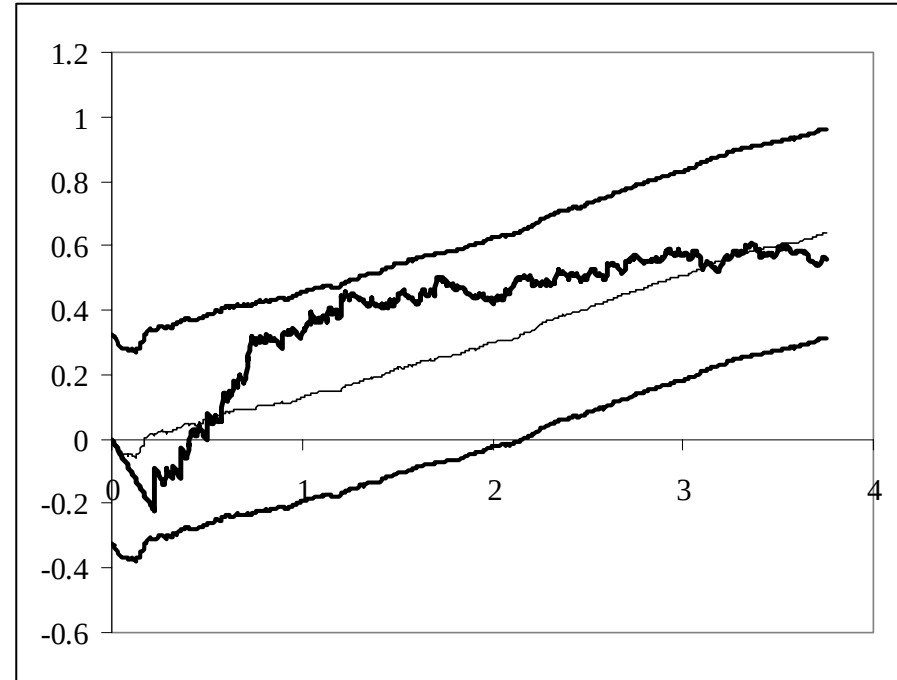
Тест Колмогорова-Смірнова для перевірки гіпотези незалежності інтенсивності точкового процесу від коваріат

Коваріати	<i>d</i> -статистика Колмогорова-Смірнова	<i>p</i> -критерій
Просторові координати		
х	0,19	0,00
у	0,09	0,19
Електрична провідність ґрунту на глибині 5–7 см		
ЕС	0,08	0,41
Твердість ґрунту на глибині, 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

Якісна зміна в характері впливу твердості на інтенсивність пориїв спостерігається на глибині 30-35 см, тому що модель за участю цієї змінної вірогідно відрізняється від попередніх моделей. Твердість ґрунту на більших глибинах аж до 50 см не несе важливої додаткової інформації. Регресійна модель може врахувати неоднорідність зміни інтенсивності точкового процесу, тобто описати ефект першого порядку. Важливо також врахувати вплив ефектів другого порядку або взаємодію між точковими об'єктами. Однією з можливих моделей взаємодії є модель площа-взаємодія, або модель проникних сфер Відома-Роулінсона.



А



Б

Рис. 3.9. L -функція для моделі з постійною інтенсивністю процесу та довірчий інтервал. По осі абсцис – масштабний діапазон, м. Горизонтальні лінії вказують 95 %-й критичний інтервал для нульової гіпотези. А – модель Пуассона; Б – модель тренда третього порядку

Для визначення оптимального значення радіуса диска взаємодії r може бути побудований профіль логарифму псевоподоби (рис. 3.10).

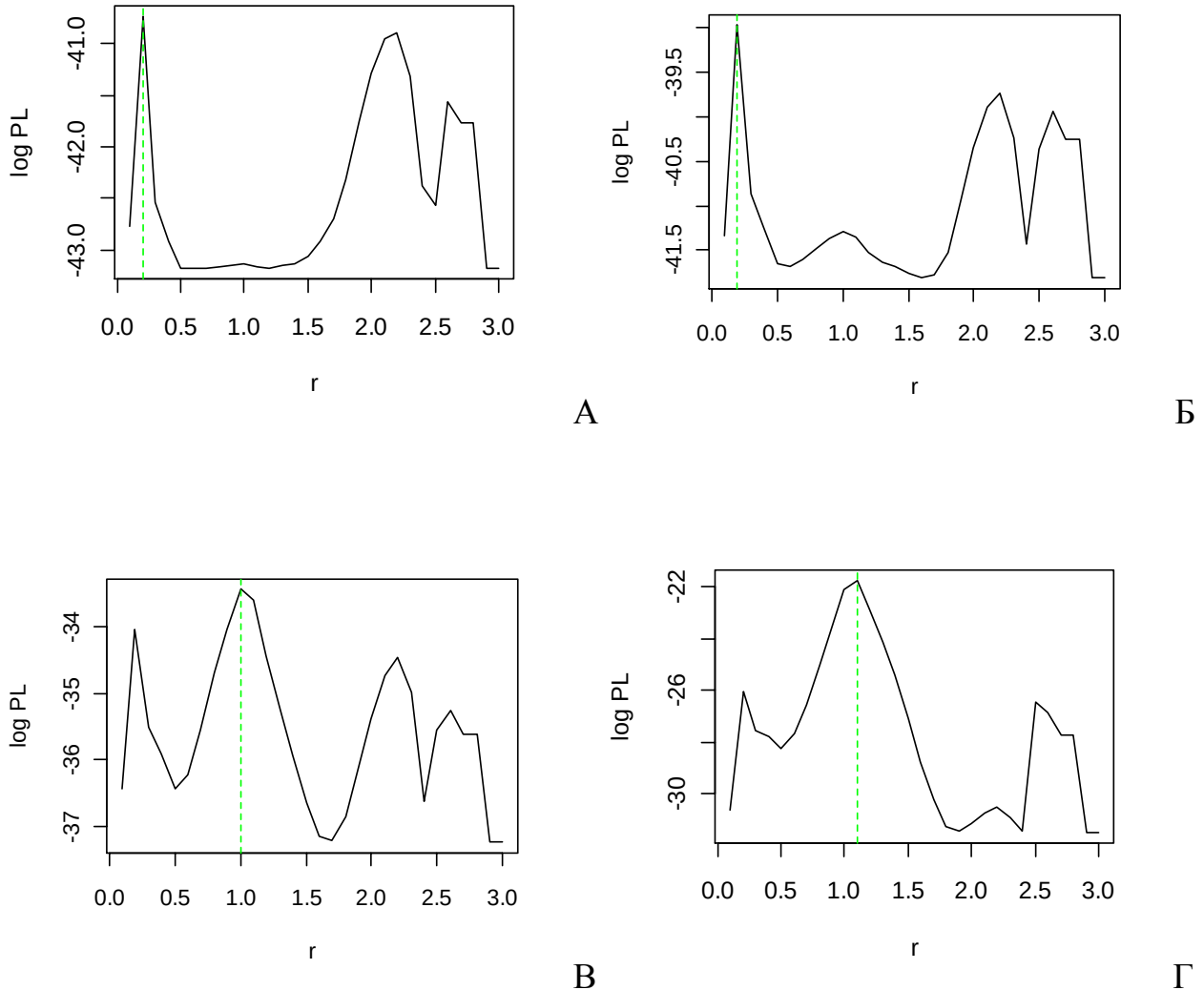


Рис. 3.10. Профіль логарифма псевдоподібності

Умовні позначки: А – константна модель; Б – модель тренда; В – модель із урахуванням тренда, електропровідності та твердості ґрунту до глибини 30–35 см; Г – модель із урахуванням усіх коваріат.

Радіус диска може бути розглянутий як «параметр, що заважає» – параметр, який не представляє безпосереднього інтересу, але повинен бути визначений для аналізу тих параметрів, які становлять інтерес. Радіус r формально з погляду обчислювальної процедури є «заважаючим», тому що для обраного значення r за експериментальним даними обчислюється значення параметра η . Для різних r будуть знайдені різні η . З погляду змістовної інтерпретації моделі параметр r має

важливе значення як характеристика простору, у межах якого відбувається взаємодія між об'єктами. Профіль логарифму подібності (у нашому випадку – псевдоподібності) слугує для вирішення завдання знаходження «параметра, що заважає», r як значення аргументу, що відповідає максимуму цього профілю.

Профіль логарифма псевдоподібності має кілька локальних максимумів для різних моделей ефектів першого порядку. Максимуми відповідають радіусам 0,2, 1,1, 2,2 і 2,6 м. Значення радіусів, що відповідають абсолютним максимумам, наведено в таблиці 1. У моделі Відома-Роулінсона передбачається, що взаємодія між точковими об'єктами відбувається на відстані не більше, ніж $2r$. Множинність локальних максимумів логарифмів псевдоподібності свідчить про складний ієрархічний характер взаємодії між пориями в просторі. Просторові рівні взаємодії відповідають установленим локальним максимумам логарифма псевдоподібності. Значимість локальних максимумів статистики r у моделі Відома-Роулінсона змінюється залежно від обраної моделі, що пояснює неоднорідність інтенсивності рийної активності сліпаків. У константній моделі домінує взаємодія при $r = 0,2$ м і важливе значення має взаємодія при $r = 2,2$ м.

Застосування даних по твердості ґрунту як предикторів, що пояснюють мінливість інтенсивності точкового процесу, збільшує значення взаємодії на рівні $r = 1,1$ м. Найбільш імовірно, що мова йде про взаємодію на рівні $r = 0,2$ м і періодичному процесі взаємодії з лагом 1,1 м, внаслідок чого виникають ефекти при $r = 1,1$ і 2,2 м. Тому для розуміння природи взаємодій на різних масштабних рівнях будуть розглянуті неоднорідні моделі точкових процесів Відома-Роулінсона для $r = 0,2$ і 1,1 м. Як і можна припустити, однорідна модель Відома-Роулінсона для $r = 0,2$ м добре описує процес на малих відстанях (рис. 3.11). При перевищенні дистанції 2,2 м реальні дані демонструють відхилення від моделі убік агрегації. Однорідна Модель для $r = 1,1$ м добре описує точковий процес на різних масштабних рівнях. За критерієм AIC модель Відома-Роулінсона краще описує досліджуваний точковий процес, ніж модель Пуассона, при цьому модель Відома-Роулінсона з радіусом впливу 1,1 м є більш адекватною, ніж з радіусом впливу 0,2 м. Точковий процес не можна визнати стаціонарним, тому

застосування неоднорідних моделей значно збільшують якість описання процесу. Як у випадку моделі Пуассона, так і у випадку моделі Відома-Роулінсона з радіусом впливу 0,2 м, найменшим значенням критерію АІС характеризується модель, що враховує тренд третього порядку та твердість ґрунту аж до глибини 5–10 см. Однорідна модель Відома-Роулінсона з радіусом впливу 1,1 м характеризується найкращими прогнозними здатностями. Локальні мінімуми статистики АІС для родини моделей з радіусом впливу 1,1 м відповідає включенню даних по твердості ґрунту на горизонтах 0–15 і 30–35 см.

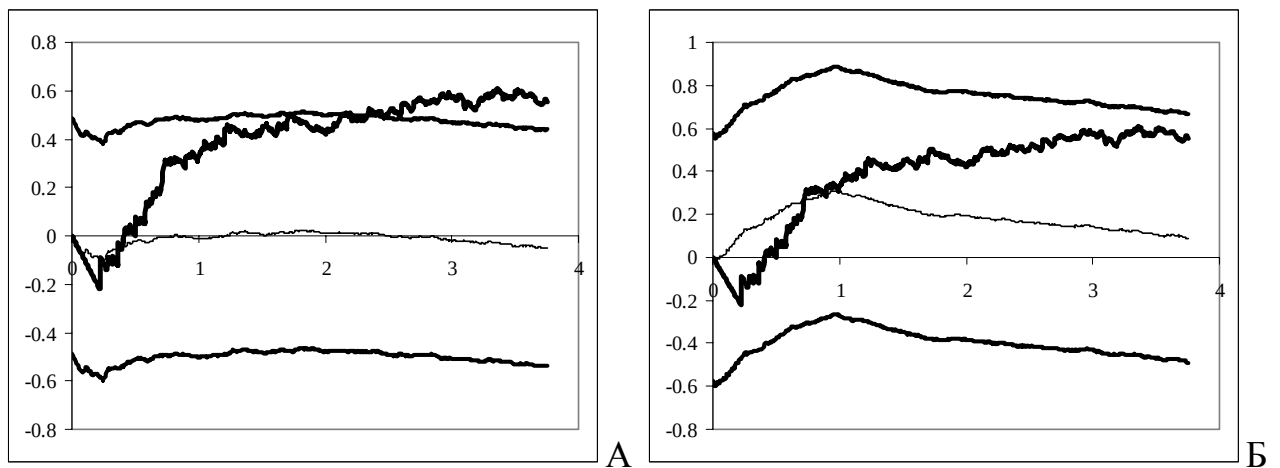


Рис. 2.11. L-функція для моделі площа-взаємодія. А – радіус впливу 0,2 м; Б – радіус впливу 1,1 м

У випадку моделі Відома-Роулінсона важливу інформацію про просторове розміщення точкових об'єктів дає статистика η . Для радіуса впливу 0,2 м цей показник свідчить про наявність взаємодії відштовхування між поріями, внаслідок чого формується регулярна структура (що характеризується значеннями $\eta < 1$). Зі збільшенням кількості змінних-предикторів у регресійних моделях показник η зменшується до асимптотического рівня 0,09. Значення $\eta = 0$ спостерігається у випадку твердоядерного процесу (відстань між точковими об'єктами може бути не менше радіуса впливу). Такі властивості точкового процесу мають очевидну екологічну інтерпретацію: на малих відстанях порії формують регулярну структуру, при цьому вичленовування дії зовнішніх факторів (ефектів першого порядку) дозволяє одержати практично ідеально

регулярне розташування пориїв. На рівні взаємодії в межах 1,1 м спостерігається чітка тенденція до агрегації пориїв ($\eta > 1$). Облік ефектів першого порядку дозволяє знизити оцінку значимості ефектів другого порядку: при додаванні нових змінних-предикторів значення статистики η асимптотически прагне до рівня 2,26–2,29, що значно менше цього показника для однорідної моделі ($\eta = 5,82$). Таким чином, сукупність ґрунтових пориїв сліпаків являє собою агреговані структури з регулярним розташуванням пориїв у межах агрегацій. Співвідношення значимості між ефектами першого та другого порядків може бути оцінене за статистикою η для однорідного процесу та асимптотичною оцінкою цієї статистики при збільшенні кількості змінних-предикторів, що пояснюють екзогенну неоднорідність інтенсивності випадкового точкового процесу. Твердість ґрунту в області активності сліпаків має складну природу. На природну мозаїчність властивостей ґрунтового покриття накладається мінливість твердості, викликана педотурбаційною діяльністю землеріїв. Дуже важливо диференціювати в динаміці показників твердості ґрунту компоненту, що існувала до зоогенного впливу і являє собою екзогенні фактори першого порядку та зоогену компоненту варіювання твердості ґрунту, що є наслідком рийної активності сліпаків, а не причиною, яка на рийну активність впливає.

Перевірити гіпотезу про причинно-наслідкові зв'язки між досліджуваними змінними можна за допомогою SEPATN-аналізу. Процедура SEPATN-аналізу дозволяє також кількісно оцінити істотні фактори (латентні змінні), які не спостерігаються безпосередньо, але проявляють себе через поведінку вимірюваних (маніфестних) змінних. Попередньо проведений багатовимірний факторний аналіз (результати не наведені) дозволив установити існування чотирьох факторів (латентних змінних). Латентна змінна v_1 відбиває мінливість твердості ґрунту в шарі 0–15 см; змінна v_2 відбиває мінливість твердості в шарі 10–25 см, а змінна v_4 – в шарі 25–50 см. Змінна v_3 описує педотурбаційну активність сліпаків (рис. 3.12). Змінна v_4 відбиває тренд твердості ґрунту на глибині 25–50 см у межах досліджуваного полігону, що існує без впливу педотурбаційної активності сліпаків і позитивно впливає на твердість у верхніх

горизонтах ґрунтової товщі (горизонті 10–25 см, змінна v_2) і негативно – на педотурбаційну активність сліпаків.

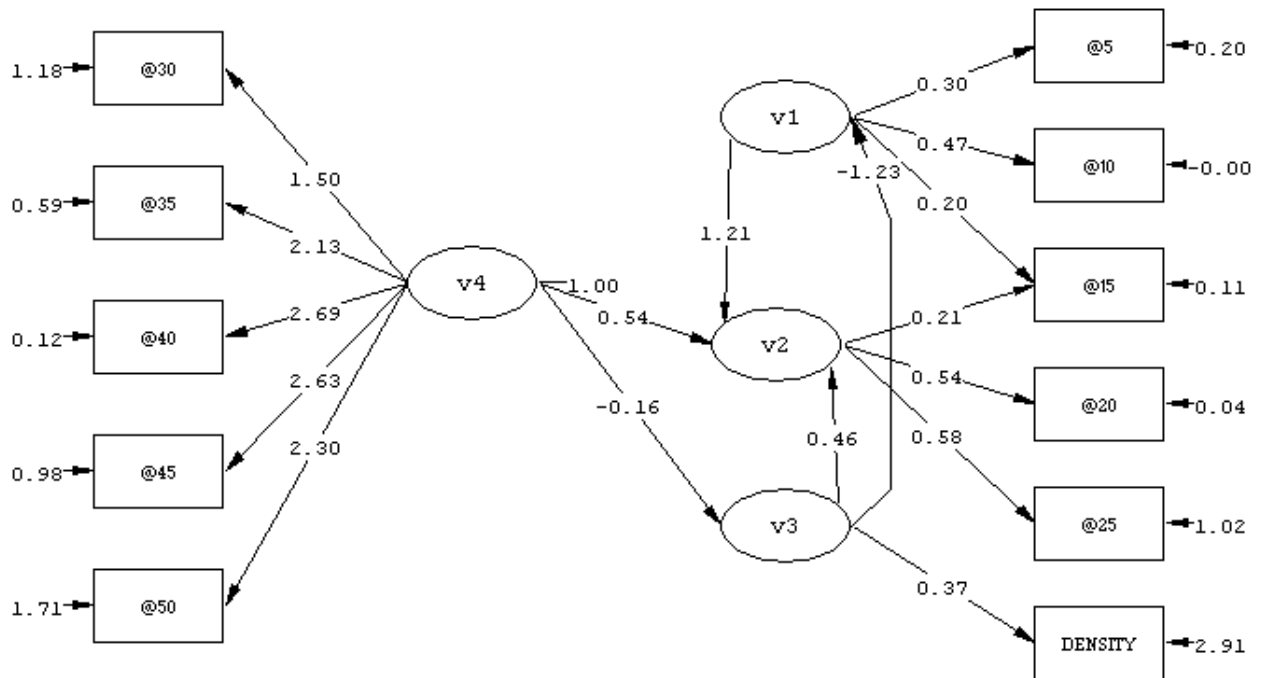


Рис. 3.12. Структурна діаграма взаємозв'язку твердості ґрунту й педотурбаційної активності сліпаків

Умовні позначки: @5–50 – твердість ґрунту у шарах 0–5, ..., 45–50 см відповідно; Density – ґрунтові викиди сліпаків, г/м²; v_1 –5 – латентні змінні.

Таким чином, можна прийти до висновку, що в процесі рийної активності сліпаки вибирають ті ділянки ґрунтової товщі, де твердість менше. Необхідно відзначити таку особливість, що отримані дані не суперечать гіпотезі про позитивний вплив риття ґрунту сліпаками на її твердість в шарах 10–30 см (регресійний коефіцієнт 0,46). Цей ефект може виникати як результат ущільнення стінок ходу сліпаків, а також у результаті дренажу ґрунту ґрунтовими ходами, у результаті чого вологість ґрунту, що оточує хід, зменшується, а її твердість – збільшується. У верхніх ґрунтових шарах (0–15 см, змінна v_1) твердість зменшується внаслідок рийної діяльності сліпаків (регресійний коефіцієнт –1,23). У свою чергу, твердість ґрунту у верхньому ґрунтовому горизонті позитивно впливає на твердість ґрунту в горизонтах 10–25 см. Динаміка твердості ґрунту в верхньому ґрунтовому горизонті визначається не тільки зоогенним фактором, але

й фітогенним фактором, а також режимом вологості та температури поверхні ґрунту. Таким чином, причиною неоднорідності інтенсивності точкового процесу, який описує розподіл пориїв у межах досліджуваної ділянки, є твердість ґрунту на глибині 25–50 см (вплив властивостей ґрунту на більших глибинах також можливий, але він не був досліджений у цій роботі). Моделі точкових процесів мають дві компоненти: перша описує просторову гетерогенність або вплив коваріат (ефекти першого порядку), друга – описує міжточкові взаємодії (ефекти другого порядку). Якісно характер впливу просторової гетерогенності мало залежить від обраної моделі взаємодії між точками. Між електричною провідністю ґрунту та щільністю пориїв існує негативний зв'язок. Очевидно, що риюча активність приводить до зменшення електричної провідності ґрунту. Твердість ґрунту в шарах 0–5 і 5–10 см зменшується зі збільшенням педотурбаційної активності сліпаків. Твердість ґрунту на глибині 10–25 см не має однозначного зв'язку з активністю риття ґрунту сліпаками. Для горизонтів 25–30, 30–35 і 35–40 см характерні протилежні залежності між інтенсивністю точкового процесу й твердістю ґрунту. Для горизонту 25–30 см зв'язок негативний, а для 30–35 – позитивний, для 35–40 см – знову негативний. Як показано в результаті SEPATН-аналізу, твердість ґрунту на розглянутій глибині є чинником, який найбільш ймовірно впливає на активність сліпаків, а інтенсивність пориїв є результатом цього впливу.

3.3. Педотурбаційне структурування екологічної ніші ґрунтової макрофауни

Важливою науковою проблемою є інтеграція концепції екосистемних інженерів, просторової екології ґрунтових тварин, теорії екологічної ніші для аналізу впливу рийної діяльності ґрунтових ссавців (сліпаків) на екологічний простір ґрунтових безхребетних (макрофауна).

Чисельність ґрунтової макрофауни досліджуваного полігона становить 99,36 екз./м². Домінуючою групою ґрунтових тварин у степовій ділянці є мурахи. Чисельність їх личинок становить 52,00 екз./м². Необхідно відзначити, що тільки ручний розбір ґрунтових проб не є повністю адекватним способом кількісного

обліку цієї групи тварин [109]. Крім того, існують певні труднощі таксономічного визначення личинок мурашок. Безумовно, при спеціалізованому кількісному обліку мурах показник їх чисельності був би набагато вище, тому що в межах комірки ґрунтова проба зіставлялася поблизу центра, але так, щоб уникнути прямого влучення в гніздо мурах. Тому отриманий показник чисельності личинок мурах належить до ґрунту поза їхньою максимальною концентрацією в гніздах. З іншого боку, дані, отримані за допомогою ручної розкопки проб можна розглядати як індикатор чисельності мурах, що корелює з їх загальною чисельністю.

Важливу роль в угрупованні відіграють герпетобіонтні павуки (9,44 екз./м²) і дощові черв'яки *A. rosea* (9,12 екз./м²) (Додаток 6). Характерною рисою комплексу є висока чисельність личинок жуків-довгоносиків *E. ovulum* (8,64 екз./м²). Ці тварини є ендегейними фітофагами. Поряд з личинками довгоносиків важливим компонентом тваринного населення степової ділянки є інші фітофаги, такі як личинки жуків-дроворубів *Dorcadion carinatum*, личинки пілюльників *Byrrhus pilula*, личинки жуків-чорнишів *Tentyria nomas* і *Opatrum sabulosum*, личинки пластинчастовусих жуків *Melolontha melolontha*. З місцями скупчення рослинних залишків пов'язані личинки бронзівок *Tropinota hirta*, яких можна розглядати як фітосапрофагів.

Різноманітною є група зоофагів. У їх склад входять ендегейні геофіломорфні багатоніжки *Arctogeophilus macrocephalus*, личинки коваликів *Agrypnus murinus*, личинки жужелиць *Amara* sp., личинки жуків-скакунів *Calomera lunulata*, личинки ктирів Asilidae. Часто у степу можна зустріти некрозоофагів – *Dermestes lanarius*. Тваринне населення ґрунту досліджуваної ділянки належить до ценоморфи степових видів, тому може розглядатися як степовий моноценоз. Серед трофічних груп переважна роль у комплексі належить зоофагам (74 % від сумарної чисельності), наступне місце в трофічній структурі займають фітофаги (20 %) і тільки 6 % зустрінутих особин належить до групи сапрофагів. Домінування групи тварин-зоофагів (хижаків і некрозоофагів) у степовій ділянці добре погодиться з результатами, наведеними в роботі Б. Р. Стриганової [431] для лугового степу. Однак на відміну від лугового степу, у різнотравно-полиново-ковиловому степу

більше значення мають фітофаги порівняно із сапрофагами. Очевидною причиною цього є більш посушливі умови, однією з адаптацій до яких є перехід від сапрофагії до фітофагії як на рівні популяцій окремих видів тварин (фітосапрофаги починають харчуватися переважно живими рослинними тканинами при погіршенні умов вологості) так і на рівні угруповання ґрунтових тварин у цілому [84]. Так, 96,8 % від сумарної чисельності ґрунтових тварин належить до ксерофілів і тільки 3,2 % – до мезофілів. У структурі топічних угруповань переважають власно ґрунтові (ендогейні) форми – 95,4 % від сумарної чисельності макрофауни. Герпетобіонтні форми становлять тільки 4,6 %.

Педотурбаційна активність сліпаків може розглядатися подвійно. З одного боку, порії є проявом життєдіяльності та маркірують займану тваринами територію, а значить позначають область, екологічно сприятливу для їх життя. Тому ми можемо розглянути порії в екологічному просторі та визначити їхню екологічну нішу. З іншого боку, рийна діяльність сліпаків виступає в якості значного екологічного фактора, що впливає на екологічні умови існування макрофауни. У цьому випадку активність педотурбаційної активності є однією з осей екологічного гіперпростору, в межах якого відбувається розподіл екологічних ніш ґрунтових тварин. Характеристики екологічної ніші педотурбаційної активності сліпаків представлені в таблиці 3.8. Маргінальність розподілу пориїв сліпаків по досліджуваній території становить 9,66. Цей показник свідчить про істотні розбіжності екологічних властивостей едафотопу в зоні дії пориїв від їхнього середнього рівня у цілому по полігону. Маргінальність відносно пориїв набуває сенсу значення міри педотурбаційної активності.

Педотурбаційна активність приводить до зменшення проективного покриття рослинного покриву (коефіцієнт маргінальності m за цією ознакою $-0,12$), збільшенню целюлозолітичної активності ($m = 0,21$), також спостерігаються зміни агрегатного складу та твердості ґрунту. Найбільш характерною особливістю рийної діяльності сліпаків є збільшення частки агрономічно цінних агрегатних фракцій розміром 1–7 мм. Як показали додаткові дослідження на масштабному рівні однієї комірки (1 м), зміни електричної провідності ґрунту під дією рийної активності

сліпаків мають чітко виражений нелінійний характер (у центральній частині порія спостерігається достовірне збільшення електропровідності, а в зоні бруствера – зменшення).

Таблиця 3.8

Характеристики екологічної ніші педотурбаційної активності сліпаків

Маргінальність (M) – 9,66; спеціалізація (S) – 1,18, толерантність (1/S) – 0,85

Екологічні властивості	Маргінальність	Спец. 1	Спец. 2	Спец. 3	Спец. 4
Активність, %/10 доби	0,21	–0,14	0,06	0,00	–0,13
Проективне покриття, %	–0,12	0,17	0,04	–0,01	–0,02
ЕС	–0,08	–0,09	0,00	0,15	–0,04
<i>Агрегатний склад ґрунту на глибині 0–10 см</i>					
>10 мм	0,10	0,13	–0,03	0,01	0,10
7–10 мм	0,25	0,09	0,06	0,03	–0,15
5–7 мм	0,29	–0,09	–0,03	0,11	0,06
3–5 мм	0,41	0,02	–0,01	0,13	0,01
2–3 мм	0,33	0,13	0,03	–0,16	0,05
1–2 мм	0,28	0,02	–0,08	0,01	0,06
0,5–1 мм	0,15	0,01	0,08	0,17	–0,09
0,25–0,5 мм	0,26	0,12	0,00	0,09	–0,07
<0,25 мм	0,24	–0,14	–0,05	–0,13	0,03
<i>Твердість ґрунту на глибині, см</i>					
0–5	0,13	–0,14	0,03	–0,09	0,07
5–10	0,11	–0,14	–0,06	0,10	–0,09
10–15	0,13	0,04	0,03	0,06	0,01
15–20	0,20	0,42	0,01	–0,56	–0,02
20–25	0,14	–0,08	0,09	0,33	0,07
25–30	0,15	–0,40	–0,03	0,11	0,50
30–35	0,14	0,43	–0,67	0,09	–0,72
35–40	0,20	–0,37	0,61	0,09	0,14
40–45	0,21	–0,27	0,20	–0,53	0,27
45–50	0,22	0,28	–0,32	0,34	–0,21
<i>Статистики</i>					
Власне значення	2,08	5,08	3,42	2,36	2,01
Пояснена спеціалізація	0,07	0,17	0,11	0,08	0,07
Куммулятивная частка	0,07	0,24	0,35	0,43	0,49

Тому лінійна факторна модель не може відбити зазначені тенденції, внаслідок чого коефіцієнти маргіальності та спеціалізації по осі електричної провідності ґрунту для пориїв сліпаків невеликі. Основними аспектами спеціалізації нішового простору пориїв сліпаків є показники твердості ґрунту на різних глибинах. Інші екологічні характеристики, які вимірювалися для верхнього ґрунтового шару (0–10 см), не відіграють особливої ролі в спеціалізації. Особливістю, яку варто підкреслити, є те, що фактори спеціалізації характеризуються різноспрямованими показниками для сусідніх шарів. Так, фактор спеціалізації 1 характеризується коефіцієнтом $-0,40$ для горизонту 25–30 см і коефіцієнтом $-0,37$ для горизонту 35–40 см, а проміжний між ними горизонт 30–35 см має коефіцієнт $0,43$. Для фактора 2 «різнонаправлені пари» становлять горизонти 30–35 і 35–40 см, для фактора 3 – горизонти 15–20 і 20–25 см, для фактора 4 – горизонти 25–30 і 30–35 см. Очевидно, що глибина залягання ходів сліпаків не постійна та змінюється залежно від твердості навколишнього ґрунту. Формування ходу істотно зменшує твердість ґрунту. Якби при ритті нір сліпаки не уникали більш твердих ділянок, то у факторній структурі не було би пари горизонтальних рівнів із протилежними за знаком коефіцієнтами. Якщо сліпак, зустрічаючись із більш твердою ділянкою ґрунту, його уникає та переходить на трохи іншу глибину риття (вище або нижче), то при цьому відбувається сполучення початково твердої ділянки ґрунту з простором нір, що є порожниною, або простір нір із часом заповнюється більш пухким ґрунтом і після цього твердість цього простору ще довго залишається низкою.

З огляду на характеристики простору екологічної ніші можна відобразити ділянку, найбільш оптимальну для життєдіяльності сліпаків (рис. 3.13). Порівняння зони оптимуму зі спостережуваним розподілом рийної активності показує, що ці структури збігаються тільки загальною. Оптимальну зону (рис. 3.13, праворуч) можна розглядати як потенційну нішу за Г. Хатчинсоном, а спостережуваний розподіл рийної активності – як реалізовану нішу. Очевидно, що не вся потенційна ніша сліпака в її просторовому вираженні реалізована (наприклад, зона полігона праворуч угорі).

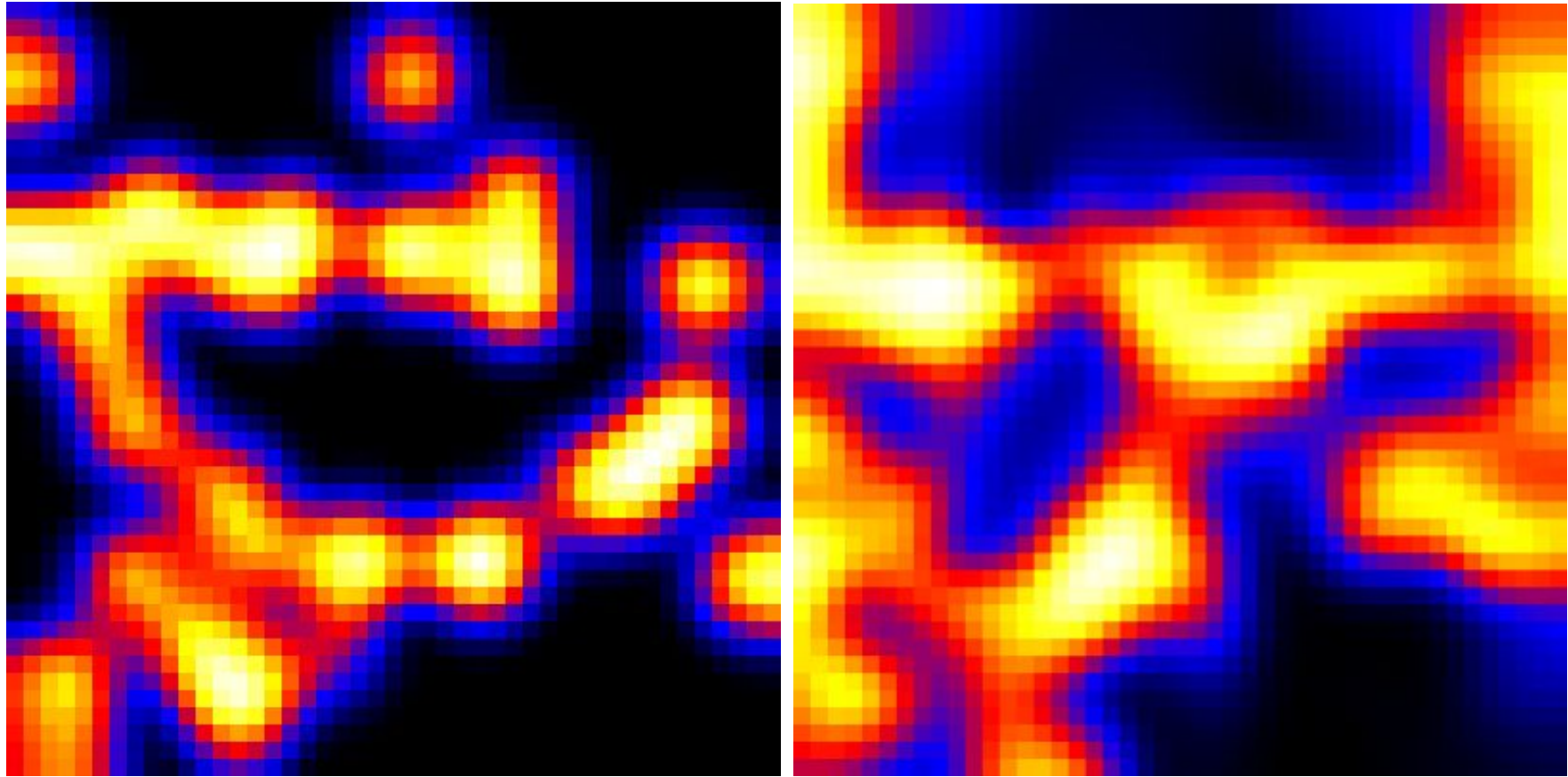


Рис. 3.13. Зона педотурбаційної активності сліпаків (ліворуч) і зона екологічного преферендума (праворуч). Яскравість пропорційна ознаці - більше яскраві ділянки маркірують більший ступінь прояву ознаки

З іншого боку, тварини постійно намагаються розширити свою присутність і в тих ділянках, які несприятливі для їхнього існування (локалітети округлої форми на схемі ліворуч). Необхідно врахувати, що мова йде про середоперетворюючу активність, коли екологічний інженер (сліпак) активно змінює середовище, розширюючи просторове розташування потенційної та реалізованої ніші.

Для характеристики екологічного простору угруповання ґрунтових безхребетних більш прийнятним є дискримінантний аналіз екологічної ніші [696]. З його допомогою можна одержати характеристику розбивки екологічного простору між видами, які становлять угруповання, а не тільки персональних екологічних ніш, як у випадку з факторним аналізом. Для аналізу були відібрані види, які на досліджуваній ділянці зустрічалися із чисельністю, яка не менша 0,07 екз./пробу. Для перших трьох дискримінантних факторів істотне значення має змінна, яка характеризує ріючу активність сліпаків (табл. 3.9). Це свідчить про те, що педотурбаційна активність сліпаків виконує важливу роль у формуванні екологічного простору ґрунтової макрофауни. Крім того, слід зазначити складний характер впливу, так як мова йде про три незалежні величини, за якими відбувається диференціація тваринного населення ґрунту. Дискримінантний фактор 1 визначається за зменшенням проективного покриття рослинності та зменшенням твердості ґрунту у горизонтах 0–35 см. Очевидно, що у цьому випадку фактор 1 описує трансформуючий вплив на екологічний простір макрофауни рійної діяльності сліпаків, який відбувається в ґрунтовій товщі (рис. 2.14). Фактор 2 також негативно корелює із проективним покриттям рослинності та позитивно – із вмістом агрегатних фракцій малого розміру (0,25–2 мм). Цей фактор відбиває вплив ґрунту, викинутого на поверхню у вигляді горбків. Ці утворення засипають рослинність, що природно тягне зменшення її проективного покриття. У складі ґрунтової маси горбків переважає здрібнена агрегатна фракція. Щільність ґрунту, з якої складаються горбки сліпаків менша, ніж щільність непорушеного ґрунту. Крім того, сліпушини піддаються більшому висиханню та аерації. Тому індикатором фактора 2 є знижена електрична провідність ґрунту (маркер зниженої вологості і щільності) і підвищена целлюлозолітична активність (як наслідок підвищеної

аерації та температури поверхні ґрунту). Дискримінантні фактори 2 і 3 відбивають неоднозначний характер впливу пориїв сліпаків на екологічний простір ґрунтової макрофауни.

Таблиця 3.9

Коефіцієнти дискримінантних факторів між характеристиками
місцеперебування ґрунтових безхребетних

Екологічні властивості	Дискримінантні фактори			
	1	2	3	4
Пориї	0,63	0,25	0,43	–0,06
Активність, %/10 доби	0,03	0,19	–0,52	0,22
Покриття, %	–0,26	–0,47	0,27	–0,07
ЕС	–0,07	–0,45	0,28	0,02
<i>Агрегатний склад ґрунту на глибині 0–10 см</i>				
>10 мм	–0,19	0,04	0,41	0,56
7–10 мм	–0,12	0,09	0,08	–0,56
5–7 мм	–0,12	0,07	0,10	–0,41
3–5 мм	–0,11	0,08	0,19	–0,04
2–3 мм	–0,06	0,13	0,14	–0,09
1–2 мм	–0,01	0,19	0,07	–0,14
0,5–1 мм	0,05	0,27	0,18	0,07
0,25–0,5 мм	0,04	0,26	0,17	0,04
<0,25 мм	0,02	0,24	0,20	0,07
<i>Твердість ґрунту на глибині, см</i>				
0–5	–0,25	0,20	0,03	–0,03
5–10	–0,30	0,22	0,04	–0,11
10–15	–0,26	0,16	0,07	–0,18
15–20	–0,17	0,07	0,01	0,17
20–25	–0,21	0,12	0,09	0,11
25–30	–0,20	0,12	0,09	0,09
30–35	–0,20	0,13	0,09	0,11
35–40	–0,15	0,11	–0,06	0,04
40–45	–0,15	0,12	–0,07	0,02
45–50	–0,16	0,13	–0,10	0,03

Якщо фактор 2 указує на зниження проективного покриття й електропровідності та збільшення целюлозолітичної активності при високому рівні рийної діяльності сліпаків, то фактор 3 описує повністю зворотний ефект – зменшення целюлозолітичної активності та збільшення проективного покриття та електричної провідності ґрунтів. Природу зазначених ефектів можна зрозуміти після вивчення просторового розподілу факторів (рис. 3.14). Максимуми значень фактора 2 збігаються із центроїдами пориїв, у той же час найбільші значення фактора 3 пов'язані з околицями пориїв, а їхні мінімальні значення збігаються із центроїдами пориїв. Таким чином, фактор 2 відбиває зміну середовища існування тварин, які ініційовані самим порием, а фактор 3 відбиває компенсаторні ефекти, які виникають у безпосереднім оточенні порию. Крім зазначених змін, для фактора 3 характерне збільшення агрегатів розміром більше 10 мм. Очевидно, що при формуванні пория з його поверхні у першу чергу скачуються великі ґрунтові фрагменти, які накопичуються у безпосередній близькості від підшови порию.

Великі агрегатні фрагменти формують структуру, у межах якої накопичуються дрібні ґрунтові частки (0,25–1 мм). Ці частки можуть переміщатися з маси пория під дією вітрової ерозії, або виникати в результаті руйнування великих агрегатів. Необхідно відзначити, що «ореол» навколо пория (фактор 3) не пов'язаний зі змінами твердості ґрунту.

Фактор 4 не пов'язаний з мінливістю властивостей ґрунтового покриву, ініційованою діяльністю сліпаків у сучасний момент часу. Цей фактор пов'язаний зі зворотним співвідношенням в агрегатній структурі великих агрегатів (більше 10 мм) з однієї сторони та середніх (5–10 мм) – з іншої. Цей фактор можна розцінювати або як результат незалежної від діяльності сліпаків строкатості ґрунтового покриву, або як накопичувальний результат риття сліпаками ґрунту за тривалий період часу. Дискримінантні фактори задають осі екологічного простору, у межах якого відбувається диференціація екологічних ніш ґрунтових тварин (рис. 3.15). Найбільш сприйнятливим до фактора занепокоєння, ініційованого педотурбаційною активністю сліпака, є дощовий черв'як *A. rosea*. Цей вид займає область із мінімальними значеннями за трьома першими дискримінантними

факторами, що свідчить про перевагу цим дощовим черв'яком не порушених ділянок ґрунту.

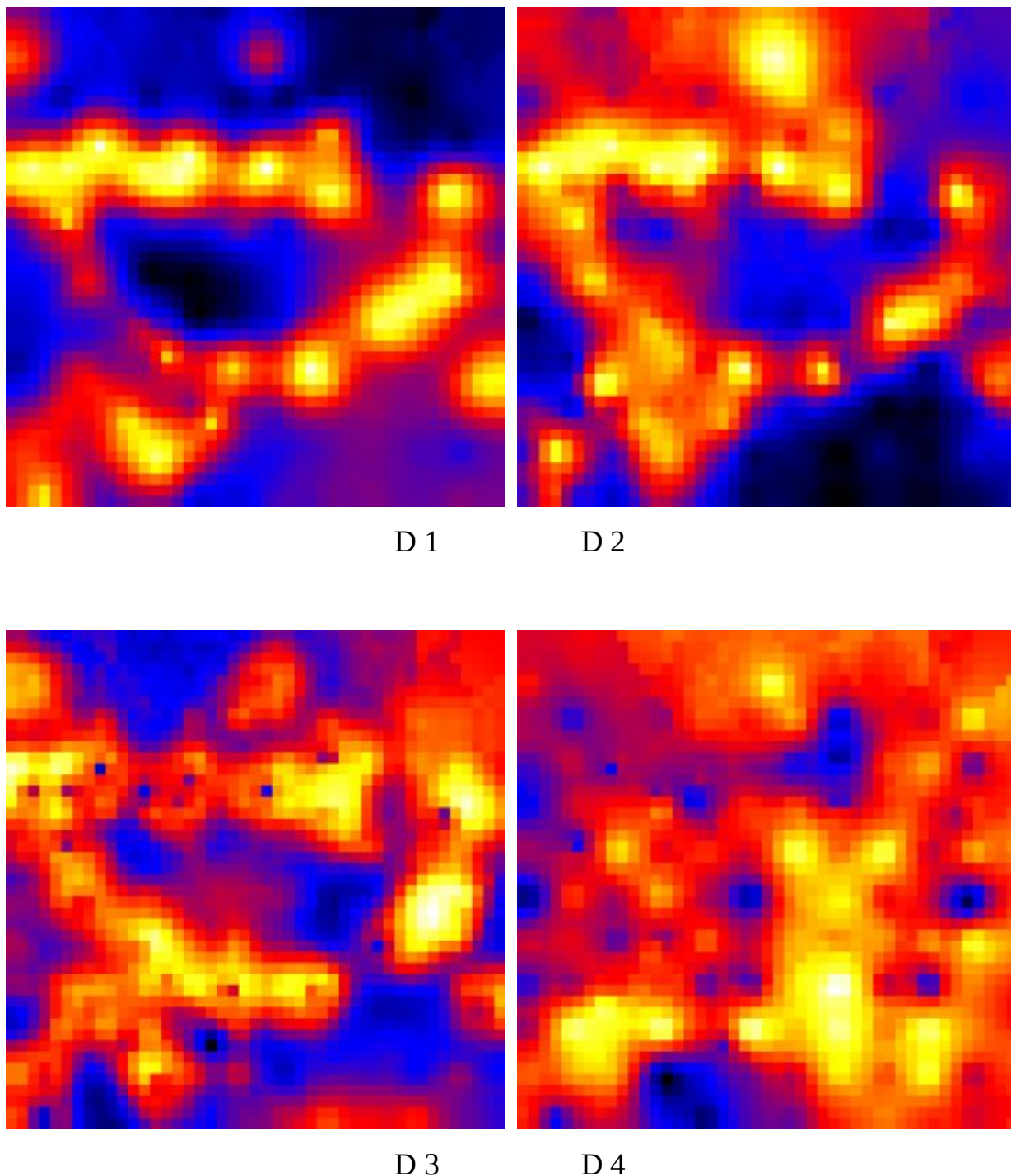


Рис. 3.14. Просторове розміщення дискримінантних функцій (D 1–4)

За показниками маргінальності (0,60) і спеціалізації (1,28) цей вид займає проміжне положення серед вивчених видів. Це свідчить про те, що зона педотурбаційної активності сліпаків для *A. rosea* є несприятливою, але в зоні не порушеного ґрунтового покриву для дощового черв'яка формуються одноманітно сприятливі умови.

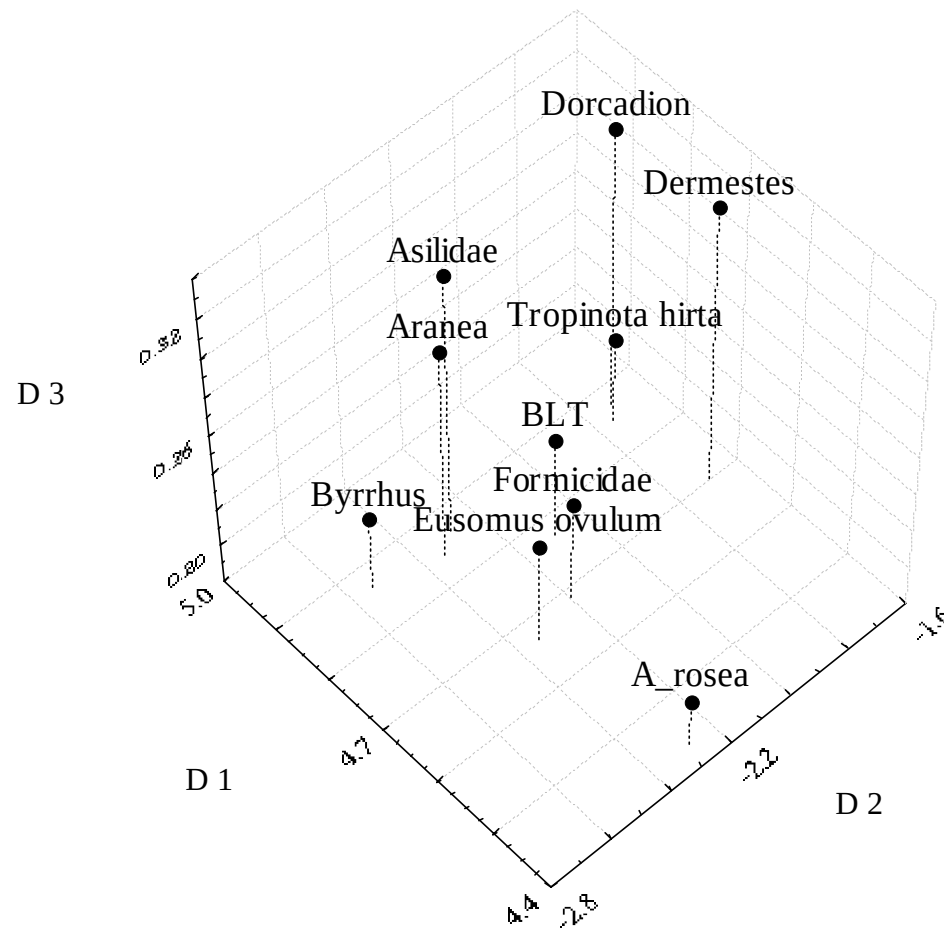


Рис. 3.15. Розміщення ґрунтових тварин в екологічному просторі

Умовні позначки: D 1–3 – дискримінантні функції; BLT – бейт-ламіна тест

Крім того, ділянки, сприятливі й несприятливі для дощового черв'яка, приблизно співрозмірні в межах досліджуваної території. Личинки жуків-довгоносиків *E. ovulum* і личинки мурах займають центральну частину екологічного простору. Необхідно відзначити, що ці дві групи є домінуючими на досліджуваній ділянці. Крім того, показники маргінальності (0,3 і 0,24 відповідно) і спеціалізації (1,01 і 1,09) найменші серед всіх вивчених видів. Таким чином, для личинок довгоносиків і мурах досліджувана територія є одноманітно сприятливою відносно екологічних факторів, які були враховані в даному дослідженні. Спостережуваний оптимум цих видів не залежить від трансформаційного ефекту педотурбаційної активності сліпаків на вивчені параметри ґрунтового покриву. Дуже близько до положення *E. ovulum* і личинок мурах в екологічному просторі знаходиться точка, що відповідає трофічній активності ґрунтових тварин, яка оцінена за допомогою бейт-ламіна тесту. Свій внесок у цей показник здійснюють як представники макрофауни, так і мезофауни.

Трофічна активність комплексу педобіонтів природно залежить від чисельності домінуючих груп, але повністю ототожнювати цей показник з чисельністю цих тварин не вірно. Екологічна характеристика трофічної активності ґрунтових тварин, яка оцінена за допомогою бейт-ламіна тесту, відрізняється від характерних рис екологічної ніші личинок мурах і довгоносиків (табл. 3.10). Трофічна активність ґрунтових тварин найбільшою мірою проявляється в ділянках з підвищеною рийною активністю сліпаків. Як наслідок, екологічний оптимум для трофічної активності макрофауни зміщений в область із меншим проективним покриттям степової рослинності. Також необхідно враховувати позитивний функціональний взаємний вплив мікробоценозу та зооценозу (Козловская, 1984; Стриганова, 2005), що проявляється у збільшенні показника бейт-ламіна тесту в ділянках з підвищеної целюлозолітичної активністю. На трофічну активність тварин впливає агрегатний склад ґрунту. Збільшення частки дрібних і середніх агрегатних фракцій (0,25–3 мм) у порівнянні з великими фракціями (5–10 мм) супроводжується зростанням трофічної активності педобіонтів.

Характеристики екологічної ніші трофічної активності
педобіонтів (по даним бейт-ламіна тесту)

Маргінальність (M) - 0,12; спеціалізація (S) - 0,99, толерантність (1/S) - 1,003

Екологічна властивість	Маргінальність	Спец. 1	Спец. 2	Спец. 3	Спец. 4
Рийна активність	0,38	-0,04	0,05	0,05	0,05
Целюлоз. активність, %/10 доби	0,21	0,02	-0,10	-0,04	0,00
Проективне покриття, %	-0,23	-0,13	-0,02	0,10	-0,01
ЕС	-0,43	0,01	-0,04	-0,04	0,12
<i>Агрегатний склад ґрунту на глибині 0–10 см</i>					
>10 мм	-0,33	0,34	-0,59	0,65	0,26
7–10 мм	-0,13	0,15	-0,36	0,21	0,33
5–7 мм	-0,07	-0,02	-0,14	0,18	0,04
3–5 мм	0,19	0,08	-0,22	0,19	0,22
2–3 мм	0,28	0,15	-0,24	0,19	0,08
1–2 мм	0,16	0,18	-0,29	0,41	0,18
0,5–1 мм	0,17	0,07	-0,18	0,11	0,25
0,25–0,5 мм	0,25	-0,01	-0,21	0,18	-0,06
<0,25 мм	0,26	0,10	-0,13	0,17	0,12
<i>Твердість ґрунту на глибині, см</i>					
0–5	-0,15	0,02	0,09	-0,03	-0,24
5–10	-0,17	0,00	-0,08	-0,04	0,34
10–15	-0,09	-0,10	-0,09	0,14	0,01
15–20	0,10	0,08	0,09	-0,04	-0,12
20–25	0,09	0,30	0,00	0,15	-0,45
25–30	0,12	-0,76	0,29	-0,15	0,04
30–35	0,14	0,21	-0,29	-0,10	0,31
35–40	0,14	0,05	-0,01	0,24	-0,08
40–45	0,12	0,08	-0,02	-0,20	0,36
45–50	-0,01	0,20	0,11	0,02	-0,13
Власне значення	1,03	1,21	1,19	1,16	1,03
Пояснена спеціалізація	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05
Куммулятивная частка	0,05	0,10	0,15	0,20	0,05

Знижена твердість ґрунту в горизонті 0–15 см також сприяє росту трофічної активності ґрунтових тварин. Важливими аспектами спеціалізації трофічної активності є показники агрегатного складу та твердості ґрунту. Власне кажучи, розглянуті екологічні осі, у межах яких відбувається формування екологічного простору трофічної активності ґрунтових тварин, тісно між собою взаємозалежні й визначаються середоперетворюючим впливом рийної діяльності сліпаків на вивченій степовій ділянці. Розподіл трофічної активності педобіонтів по досліджуваній ділянці характеризується низкою маргінальності (0,12) і низьким рівнем спеціалізації (0,99). Функціональне різноманіття угруповання ґрунтових тварин степової цілини дозволяє зберігати на високому рівні трофічну активність при зміні умов існування комплексу.

Комплекс видів, що здобуває найбільші екологічні переваги в результаті рийної діяльності сліпаків, представлений личинками жуків-дроворубів *D. carinatum*, личинками *D. lanarius* і *T. hirta* (рис.3.15). Необхідно відзначити, що ці види є ксерофільними, що дуже важливо для існування в умовах пориїв ґрунтових ссавців, тому що для цих мікромісцеперебувань характерні значні добові коливання вологості й температури, які за амплітудою перевершують аналогічні показники в навколишньому ґрунті [163].

Перехідну групу ґрунтових тварин, які надають перевагу менш контрастним умовам старих пориїв або зоні контакту свіжих пориїв з непорушеними ділянками, становлять хижі форми – павуки та личинки ктирів (*Asilidae*), а також рослиноядні личинки пілюльників *B. pilula*.

Теорія екологічної ніші в розумінні Хатчинсона задає екологічний простір, у межах якого здійснюються екологічні процеси. Цей простір є теоретичною генералізацією, а в реальності екологічні процеси відбуваються в географічному просторі. Ключем до розуміння й описання закономірностей структури й функціонування екологічних систем є зіставлення просторів екологічного й географічного.

Педотурбаційна активність ґрунтових ссавців як екологічних інженерів істотно впливає на ґрунт як середовище перебування тварин, мікроорганізмів і

рослин. Середовищеперетворення, що позначається на структурі функціонально важливого компонента біогеоценозу – тваринному населенні, дозволяє говорити про формування консортивних зв'язків [33, 419], які визначають функціональні особливості екосистеми. Як на рівні ґрунтового покриву [254], так і на рівні тваринного населення ґрунту [393] спостерігається структурна та функціональна строкатість. Для описання цього явища необхідне застосування інструментів просторового аналізу даних і геостатистики. Ці технології, у сполученні з методами класичного статистичного аналізу екологічних даних, відкривають значні перспективи для відображення екологічних явищ і процесів в екологічному й географічному просторах. Однак ціною можливості застосування такого роду підходу є необхідність збору великої кількості просторово координованих даних. Швидкість відбору й відносна дешевина як умова можливості одержання більших обсягів даних виступають як критерії для вибору типу даних, які можуть бути задіяні у вивченні просторової екології ґрунтових тварин.

Адаптацією до технології збору даних для просторової екології стало зменшення стандартного розміру одиничної ґрунтово-зоологічної проби. Було показано, що зниження розмірів (обсягу) проби при збільшенні їхньої кількості, значно поліпшують статистичні властивості плану дослідження [393]. У нашому дослідженні замість традиційних проб розміром 50×50 см в 6-12-кратній рандомізованій повторності кількісний облік ґрунтової макрофауни проводився за допомогою проб 25×25 см в 121-разовій повторності. Проби розташовані у вигляді регулярної сітки по вершинах квадратів зі стороною 1 м (площа ділянки 10×10 м).

Важливою умовою вивчення екологічного простору є збір даних про його властивості. Переважна більшість традиційних аналітичних ґрунтознавчих показників, які описують ґрунт як середовище перебування тварин, досить трудомісткі, вимагають значного часу для проведення лабораторних досліджень і засобів. Для характеристики екологічних умов ґрунтових животних нами обрані показники, які здатні відбити властивості ґрунту як середовища існування тварин, а також порівняно легко можуть бути отримані в польових умовах, або швидко – у лабораторії. Так, 300 промірів електричної провідності ґрунту (100 квадратів в 3-

кратній повторності) у польових умовах можуть бути зроблені за 30–40 хвилин. Вимірювання твердості ґрунту в полі, у кількості 1210 промірів (121 точка на 10 рівнях глибини ґрунту), може бути проведене за 2,5–3 години. Метод оцінки агрегатної структури шляхом сухого просівання дуже простий, єдиною складністю є перевезення в лабораторію порівняльного великого обсягу ґрунту. Застосовані методи оцінки біологічної активності ґрунтів – аплікаційний метод і бейт-ламіна тест, дуже прості й дані по них можуть бути отримані у великому обсязі. Експрес методом, але досить точним, є бальне оцінювання проективного покриття рослинності. Як показано в нашому дослідженні, всі вивчені екологічні характеристики дозволяють змістовно інтерпретувати процеси педотурбаційної трансформації екологічного простору ґрунтових тварин.

Отримані результати свідчать про те, що сліпаки в процесі риття вибирають оптимальний маршрут з погляду мінімізації енергетичних витрат. Таким чином, не можна розглядати риття ходу як процес прямолінійного переміщення в ґрунтовій товщі. Ґрунтові ссавці із всієї ґрунтової товщі освоюють зону, що є цілком сприятливою для риття, у межах якої у свою чергу прокладають нори в ділянках більше м'яких, ніж навколишня ґрунтова маса. Більш тверді ділянки ґрунтової маси можуть розглядатися як основа конструктивної стійкості ґрунтового покриття, що протидіє ерозійному переміщенню. Таким чином, можна припускати, що енергетична оптимізація рийної активності ґрунтових ссавців приводить до створення такрі фодересфери (від латин. *fodere* – рити) [140], за аналогією дрілосферою дощових черв'яків Буше [518], що гармонійно інтегрується в систему механічної стійкості ґрунтового покриття при мінімальному його порушенні. Фодересфера ґрунтової мегафауни перетворює ґрунт як середовище перебування інших ґрунтових тварин (мезо-, мікро- і наннофауни), мікроорганізмів і рослин. Викликані активністю, що рие, ефекти мають різний масштаб і період загасання, тому головною особливістю фодересфери є створення й підтримка різноманіття екологічних умов у ґрунтовому покритті.

Рийна діяльність сліпака також впливає на просторову картину мінливості целюлозолітичної активності ґрунту. Як встановлено в результаті нашого

дослідження, целлюлозолітична активність збільшується в пориях у порівнянні з навколишнім ґрунтом. Порії ссавців формують ділянки поверхні ґрунту з контрастним температурним режимом, більш сухим мікрокліматом і більшою кількістю сонячної енергії, що досягає поверхні ґрунту [648]. Було встановлено, що органічна речовина й органічний азот мають тенденцію до зменшення в нових пориях, на противагу цьому неорганічний азот (переважно, нітрати), що легко засвоюється рослинами, має більш високий вміст у ґрунті пориїв у порівнянні з навколишньою непорушеною територією [534]. Збільшення кількості азоту в пориях зв'язують із підвищеним влученням у них урини й фекалій [610], акумуляцією кістяків тварин, підняттям у верхні горизонти збагаченої азотом підґрунтя [609] і підвищеною доступністю азоту внаслідок зменшення рослинного покриву [724]. Найбільш імовірною причиною значного збільшення неорганічного азоту в пориях варто вважати збільшення мінералізації органіки [534]. У ряді досліджень описане зменшення кількості органіки й збільшення кисневого статусу в ґрунті пориїв ссавців [614, 631]. Таким чином, підвищена аерація пориїв і більш висока температура ґрунтової маси в цих утвореннях приводять до росту активізації процесів мінералізації, одним з індикаторів якої є целлюлозолітична активність. Фодересфера створює передумови для збільшення ролі в угрупованні тваринних *r*-стратегів. Це знаходить своє відбиття в збільшенні трофічної активності ґрунтових тварин за даними бейт-ламіна тесту (переважно мезофауни, які стосовно макрофауни є *r*-стратегами). Типові *K*-стратегі (наприклад, властиво ґрунтові дощові черв'яки *A. rosea*) відтискуються на периферію екологічного простору фодересфери. Діапазон екологічних умов від непорушеного ґрунту (перевагу мають *K*-стратегі) до свіжих пориїв (перевагу мають *r*-стратегі) являє собою досить велику екологічну зону, що зайнята перехідними екологічними групами ґрунтових тварин. Таким чином, фодересфера має набагато більший екологічний обсяг, ніж непорушений цілинний ґрунт.

Ґрунтові тварини, що риють, значно впливають на ґрунт як середовище перебування. Комплексний характер впливу дощових черв'яків знайшов своє вираження у такому уявленні, як дрилосфера [439]. Під дрилосферою розуміють

систему ходів, копроліти й стінку ґрунтового ходу товщиною кілька міліметрів. Застосування аналогічного поняття правомірно стосовно рийної діяльності ґрунтових ссавців. Частина ґрунтового покриву, що випробовує на собі вплив ґрунтових ходів і надґрунтових викидів ссавців, що риють, можна позначити як фодересферу. Очевидно, що екологічний простір фодересфери не обмежується границями системи ходів і пориїв землерийв. Масштаб фодересфери визначається тривалим періодом загасання наслідків активного впливу, яким є педотурбаційна діяльність ґрунтових ссавців. Повернення екологічної системи до початкового стану може протікати не по гладкій асимптотичній траєкторії, а у вигляді загасаючих коливань із чітко вираженим нелінійною поведінкою. Як вираження цього процесу на рівні екологічних властивостей, відбувається збільшення різноманіття системи і її екологічного обсягу. Фодересфера відрізняється динамічністю ґрунтових властивостей, мікробіологічних процесів, структури та різноманіття тваринного населення й рослинного покриву. У географічному просторі спостерігається збільшення мозаїчності ґрунтового покриву, що за масштабами значно перевершує довжину тільки системи ходів і пориїв ссавців.

3.4. Оцінка параметрів екологічної ніші сліпаків на ландшафтному рівні

Полігон для вивчення особливостей екологічної ніші сліпаків на ландшафтному рівні був закладений у межах привододільно-балкового ландшафту. Полігон знаходиться на правому березі р. Дніпро на околицях с. Любимівка та Перше Травня (Дніпропетровський район) (рис. 3.16). Растрові карти змінних навколишнього середовища – цифрова модель рельєфу (рис. 3.16), похідні від цифрової моделі рельєфу (рис. 3.17) і вегетаційні індекси, побудовані на основі космічних знімків земної поверхні із супутника Landsat (рис. 3.18), застосовані для описання екологічного простору, в межах якого існує екологічна ніша сліпаків (рис 3.19).

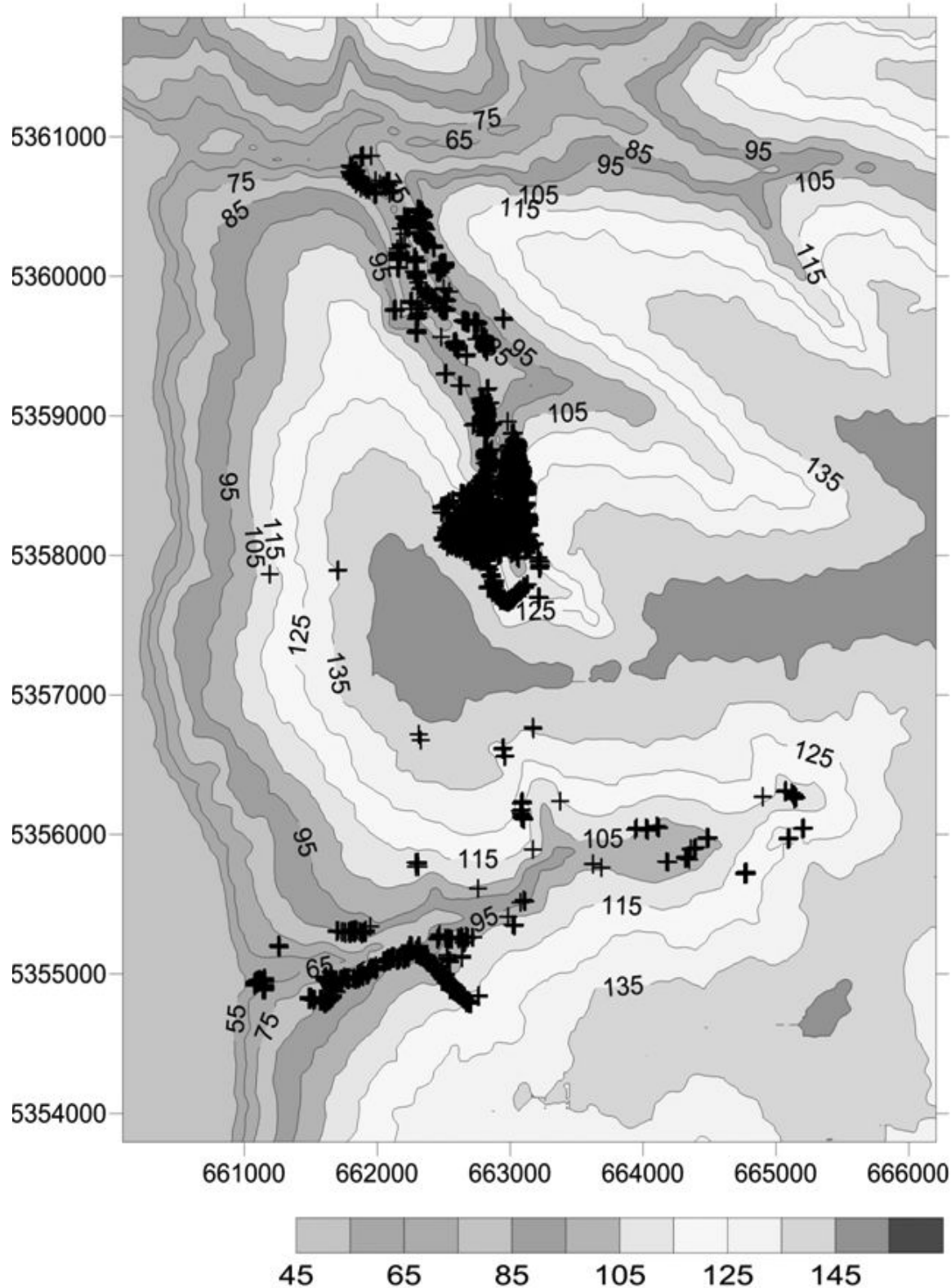


Рис. 3.16. Цифрова модель рельєфу

Примітка: хрестиками зазначене розташування пориїв сліпаків. У легенді зазначена висота рельєфу над рівнем моря в метрах. Координати наведені в системі UTM, 36 зона

Найбільш висока частина рельєфу в досліджуваній місцевості називається курган Могила Яцова (155,5 м). Балка Терновата є південно-східним відрогом

більшої балки Великої Татарки. Рослинність балки Тернової представлена переважно степовими комплексами на схилах і луковими або лучно-болотними – у тальвезі. Фрагментарно зустрічаються штучні лісові насадження. Схили балки через ерозійну розрізаність не придатні для сільськогосподарського використання, тому на них зберігся природний рослинний покрив. Лукові угруповання в тальвезі застосовуються як пасовища для великої рогатої худоби. Північніше с. Перше Травня знаходиться устя байрака Яцев Яр. Лісові угруповання цього байрака належать за О. Л. Бельгардом [35] до південного географічного варіанта. Особливістю цих комплексів є переважно заліснені схили північної експозиції, тоді як схили південної експозиції можуть залишатися без лісового покриву. Лісова рослинність значно знижує інтенсивність ерозійних процесів, внаслідок чого схили байрака мають більш високий ухил, ніж незалісненої балки. Саме байрак і балка є основним місцем зосередження пориїв сліпаків. Значну частину досліджуваної території займають сільськогосподарські угіддя. Вони розташовані в плакорних місцеперебуваннях. У їх межах через регулярний механічний обробіток ґрунтів пориї зберігаються дуже короткий строк і їхня щільність дуже низька. Загальна площа дослідженого полігона склала 49,6 км². Обліки пориїв сліпаків провели маршрутним методом навесні та восени 2010 р. Координати пориїв встановлені за допомогою GPS-навігатора. Усього було встановлене розміщення 7554 пориїв сліпаків (рис. 3.16). Площа опуклого полігона, що обмежує область установленого розміщення пориїв сліпаків, склала 15,05 км². Досліджувана територія характеризується розмаїтістю умов, що проявляється в мінливості рельєфу (перепад висот становить 47–155,5 м, середнє значення – 110,72 м). Плакорні ділянки характеризуються відносно вирівняною поверхнею (0–2°). Вони усі розорані та на них перебувають сільськогосподарські поля або штучні лісові смуги.

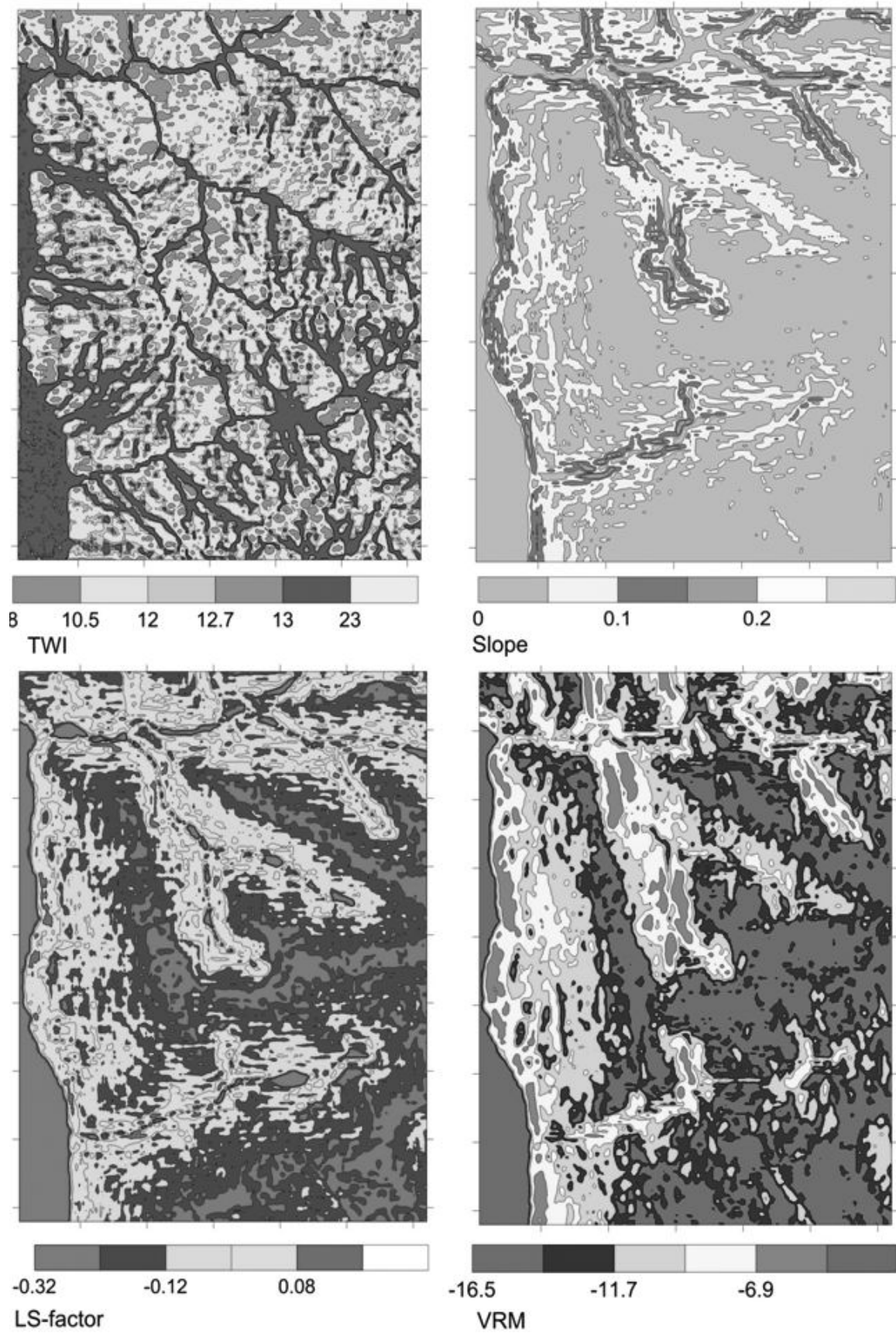


Рис. 3.17. Геоморфологічні шари

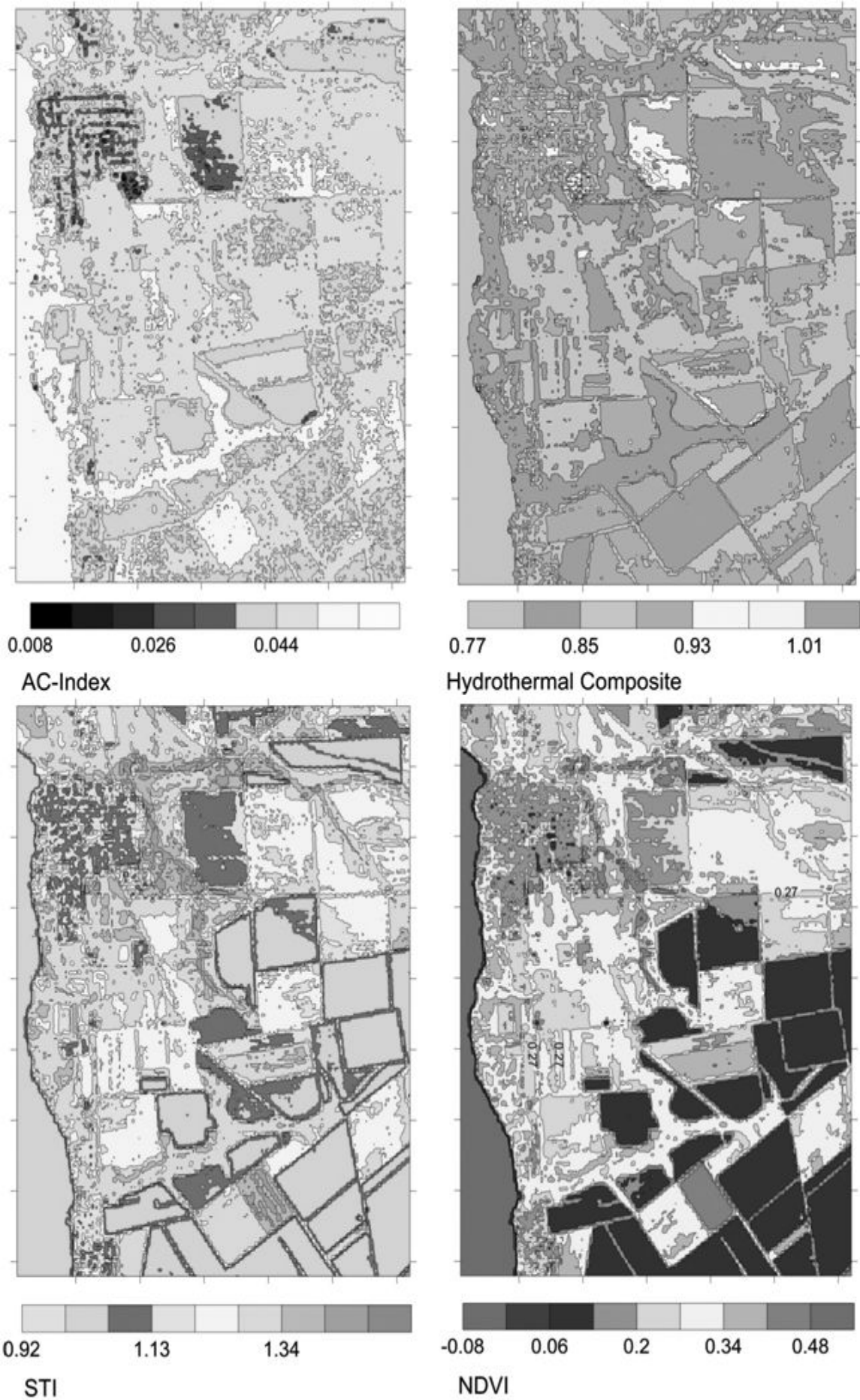


Рис. 3.18. Індекси, отримані на основі знімка Landsat 8

На досліджуваній території знаходиться ярово-балкова система із залишками природної степової рослинності та схилами різного ступеня еродованості. Ерозійні процеси в балці при відсутності лісової рослинності розвиваються з більшою інтенсивністю, ніж у байраку Яцев Яр, тому ширина балки значно більша, ніж байрка. Але ухил поверхні балкової системи набагато менший ($2-8^\circ$), ніж у байрачній. Крутість схилів у байраку Яцев Яр також обумовлена виходами гранітів, де схил представлений практично стрімкими стінами. У балковій системі схил західної експозиції більш крутий, ніж схил східної експозиції. У байраку схил південної експозиції більш крутий порівняно з схилом північної експозиції. За ступенем кривизни земної поверхні можна виділити ділянки вигнуті (позитивна кривизна) – верхні третини схилів, увігнуті (негативна кривизна) – нижні третини схилів і тальвеги та ділянки нейтральної кривизни (перегини в середній частині схилів і плакор).

Топографічний індекс вологості відбиває складну картину перерозподілу опадів на досліджуваній території. Можна виділити вододільні ділянки з очевидним дефіцитом вологи внаслідок локальних максимумів висоти земної поверхні. Дефіцит вологи також спостерігається на крутих схилах байрака й балок. Тальвеги й ділянки плакора, що прилягають до вододільних перегинів характеризуються щодо кращою вологозабезпеченістю.

Попередній аналіз розподілу порийів сліпаків по осях екологічного простору свідчить про певну селекцію тих умов, які пропонує досліджувана територія тваринами (рис. 3.19). Порівняння загальних розподілів та часткових розподілів екогеографічних змінних досить виразливо відображає характер реагування просторового розміщення порийів сліпаків на екологічні умови. Практично для усіх досліджених екогеографічних змінних спостерігається принципова відмінність загальних та часткових розподілів.

На першому етапі дослідження ми застосували процедуру FANTER для порівняння розподілу локалитетів порийів сліпаків (розподіл використання ресурсів) з розподілом доступних ресурсів в екологічному просторі.

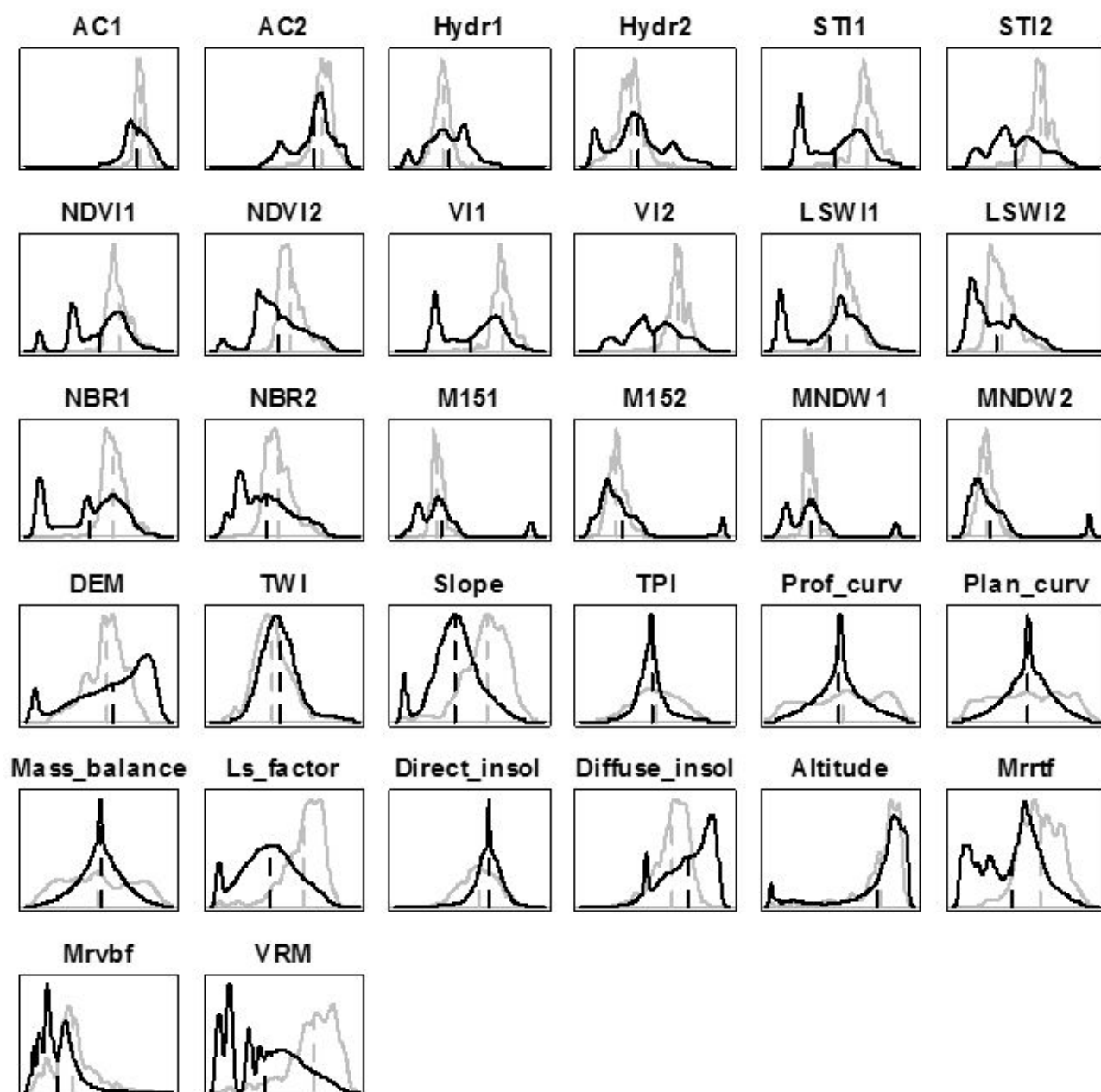


Рис. 3.19. Розподіл ресурсів (темні лінії) і розподіл використання ресурсів (сірі лінії) сліпаками

При аналізі FANTER важливе значення мають осі простору, яким відповідають як найбільші, так і найменші власні числа. Для виділення необхідної кількості осей застосовують критерій різкого перегину стовпчастої діаграми власних чисел. Тому що значення мають і мінімальні власні числа, то має сенс побудувати діаграму зі зворотними значеннями власних чисел (рис. 3.20).

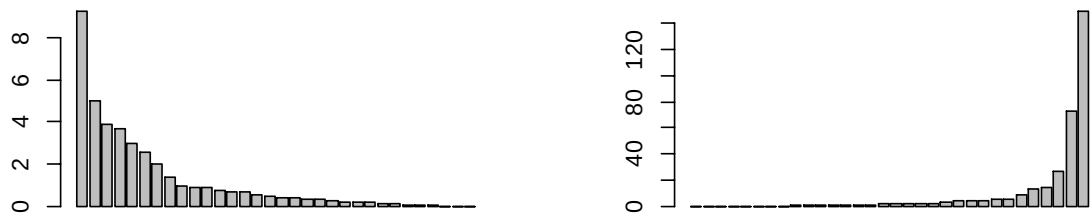
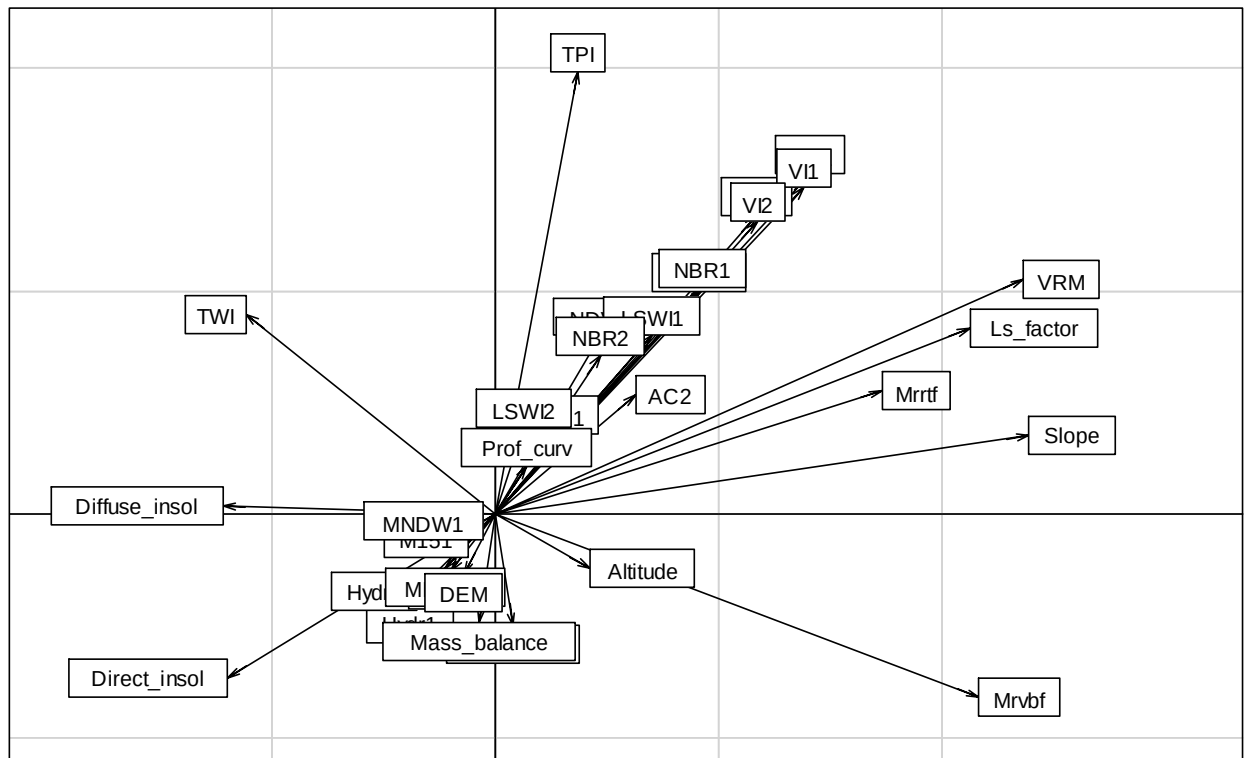
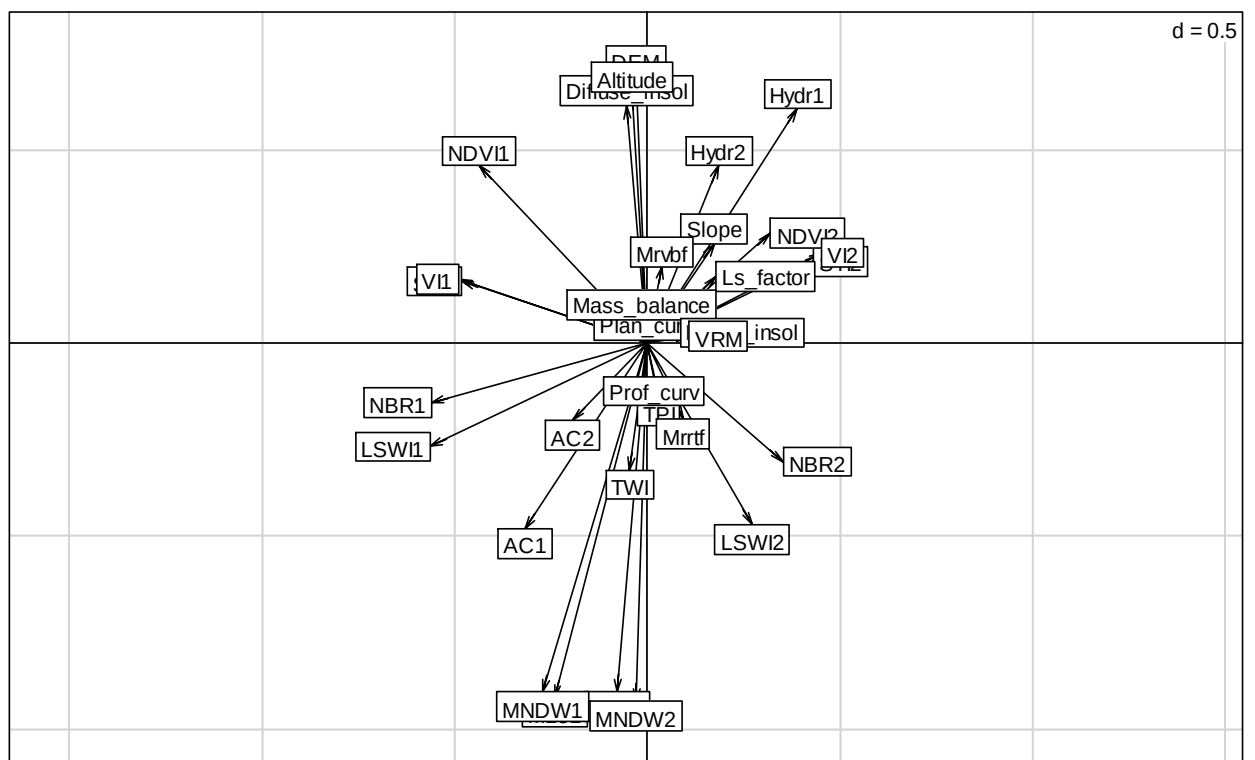


Рис. 3.20. Стовпчаста діаграма розподілу значень власних чисел (ліворуч) і зворотних значень власних чисел (праворуч) аналізу FANTER

Розгляд рисунка 3.20 дозволяє виділити перші й останні дві компоненти (фактори) аналізу FANTER. Значимість власних чисел була перевірена за допомогою рандомізованого тесту (було сгенеровано 200 випадкових вибірок для яких розраховані власні числа). Тест підтвердив значимість власних чисел ($\gamma_1 = 11,84$, $p < 0,05$; $\gamma_2 = 5,53$, $p < 0,099$; $\gamma_{31} = 0,04$, $p < 0,001$; $\gamma_{32} = 0,03$, $p < 0,001$). Перші компоненти аналізу FANTER відбивають маргінальність екологічної ніші, а останні – спеціалізацію. Перша компонента найбільше скорельована з ухилом рельєфу ($R = 0,48$), векторною мірою пересіченості місцевості ($R = 0,47$), фактором ерозії LS ($R = 0,43$), різномасштабними індексами гребенів *Mrrtf* і тальвегів *Mrvbf* ($R = 0,35$ і $0,43$ відповідно) (рис. 3.21, А). З індексів, отриманих за допомогою даних дистанційного зондування Землі, перша компонента значно корелює з вегетаційним індексом VI ($R = 0,28$ і $0,23$ для весни та літа) і простим індексом ріллі (глинистих мінералів) ($R = 0,28$ і $0,23$ для весни та літа). Сукупність цих показників указує на те, що позитивні значення компоненти 1 чітко пов'язані зі схилами балок різного ступеня еродованості, які покриті степовою рослинністю. Саме на ці ділянки витиснута зона найбільшої педотурбаційної активності сліпаків.



A



B

Рис. 3.21. Кореляція між змінними навколишнього середовища й компонентами 1 і 2 аналізу FANTER (A) і 31 і 32 (B).

Друга компонента найбільш сильно скорельована із кривизною земної поверхні ($R = -0,44$) та індексами космічних знімків, зроблених у червні й квітні.

Якщо порівняти факторні коефіцієнти компонентів 1 і 2 для індексів Landsat, то коефіцієнт кореляції Спирмена між ними складе 0,98 ($p < 0,05$). Таким чином, перші дві компоненти аналізу FANTER відбивають ту саму тенденцію маргінальності розподілу порийів сліпаків, але виражену в термінах рослинного покриву. Роль геоморфологічних детермінант у формуванні маргінальності екологічної ніші, позначена компонентами 1 і 2, може бути істотно різною. Особливо це проявляється за такими показниками, як топографічний індекс вологості та різномасштабного індексу тальвегів. У цілому можна визнати, що компоненти 1 і 2 маргінальності екологічні ніші сліпаків дуже наближені за своїми властивостями, що дозволяє визнати наявність однієї осі маргінальності, що буде виділена та обговорена в термінах ENFA-аналізу.

Компоненти 31 і 32 указують на спеціалізацію екологічної ніші (рис. 3.21, В). Ця пара осей по ряду екогеографічних показників характеризується значною подібністю. Найбільшим (за модулем) внеском у спеціалізацію ніші сліпаків характеризується індекс M15, висота рельєфу, висота над русловою мережею, а також гідротермальний композит. Зазначені екогеографічні змінні свідчать про те, що екологічний оптимум поширення сліпаків займає певну ділянку загального градієнту геоморфологічних і рослинних умов досліджуваної місцевості. Ця зона найбільшою мірою збігається з областю поширення залишків природної степової рослинності.

Важливо відзначити, що факторні навантаження по осях спеціалізації для ряду індексів Landsat, які отримані у весняний і літній час, мають протилежний знак. Ці особливості також можуть розглядатися як маркери степової рослинності, так як для степової рослинності характерна контрастність властивостей у весняний період (активна вегетація) та у літку (максимальне зниження вегетаційної активності в період літньої спеки).

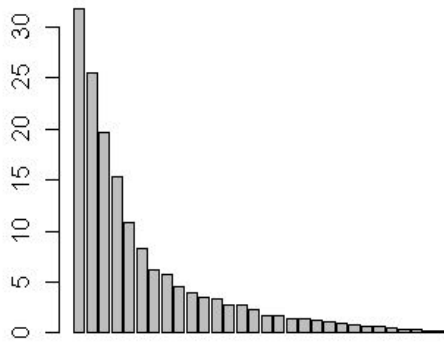


Рис. 3.22. Стовбчаста діаграма розподілу власних чисел компонент спеціалізації аналізу ENFA

відповідають результатами FANTER. Рандомізований тест для власних чисел свідчить про достовірну спеціалізацію, яка описується першими двома компонентами спеціалізації ($S_1 = 149,70$, $p = 0,005$; $S_2 = 72,43$, $p = 0,005$). Спостерігається явний перегин у стовпчастій діаграмі власних чисел компонент спеціалізації після другої компоненти (рис. 3.22), що дозволяє виділити дві перші компоненти спеціалізації. Компонента, що описує маргінальність, також статистично достовірна ($M = 15,54$, $p = 0,001$).

Спостерігається сильна кореляція між компонентою спеціалізації S_1 в аналізі ENFA і компонентою 32 в аналізі FANTER ($R = -1,00$) і, відповідно, між компонентою спеціалізації S_2 і компонентою 31 ($R = -1,00$) (табл. 3.11).

Таблиця 3.11

Кореляційна матриця між компонентами аналізів FANTER і ENFA

ENFA	FANTER			
	Компонента 1	Компонента 2	Компонента 31	Компонента 32
М (Маргінальність)	0,45	0,25	-0,04	0,07
S_1 (Спеціалізація 1)	0,00	0,00	0,00	-1,00
S_2 (Спеціалізація 2)	0,00	0,00	-1,00	0,00

Маргінальність аналізу ENFA закономірно скорельована з компонентами 1 і 2 в аналізі FANTER ($R = 0,45$ і $0,25$ відповідно). Очевидно, що досить спрощена модель, що лежить в основі аналізу ENFA, не може без перекичування описати складну конфігурацію реальної екологічної ніші. Симетрична унімодальна ніша – цілком обґрунтована модель для відносно стабільних екологічних ніш в умовах, наближених до оптимальних умов. У нашому випадку сліпаки перебувають у зоні

свого екологічного оптимуму, але в умовах інтенсивної антропогенної трансформації середовища їхнього перебування. Тому описові можливості аналізу FANTER більшою мірою підходять для відбиття особливостей складної структури екологічної ніші, ніж аналіз ENFA. Однак слід зазначити, що ключові особливості маргінальності та спеціалізації нішового простору, аналіз ENFA відбиває досить добре.

Маргінальність ніші за результатами аналізу ENFA пов'язана з рельєфом – порії найчастіше можуть бути зустрінуті на крутих увігнутих схилах (рис. 3.23). Маргінальність екологічної ніші сліпаків найбільшою мірою визначається індексом VRM (векторна міра пересіченості місцевості), фактором ерозії, ухилом поверхні, індексом ріллі (індекс глинистих мінералів) і вегетаційним індексом. У комплексі, ці показники чітко маркують еродовані елементи рельєфу із залишками природної степової рослинності. Їх маргінальний характер красномовно підкреслюється назвою найбільш інформативно цінного показника – міра пересіченості місцевості. Саме у найбільш пересічену частину місцевості, яка не придатна для сільськогосподарського використання або практичного застосування, витиснута зона екологічного оптимуму типово степового ґрунтового мешканця, яким є сліпак звичайний.

Важливою особливістю екологічної ніші, установленю за допомогою аналізу ENFA, є та обставина, що геоморфологічні показники не визначають спеціалізацію ніші даної тварини. Ключовими маркерами осі спеціалізації є вегетаційні індекси – NDVI, NBR, M15. Вісь спеціалізації 1 маркують переважно індекси, отримані для весняного періоду. Для осі спеціалізації 2 характерні зворотні знаки коефіцієнтів кореляції для весняного та літнього періодів. Ці особливості підкреслюють важливе значення у визначенні конфігурації екологічної ніші сліпаків весняної динаміки рослинного покриву. Висока педотурбаційна активність цих тварин повинна підкріплюватися достатньою кількістю трофічних ресурсів, які поставляються активно вегетуючими рослинами.

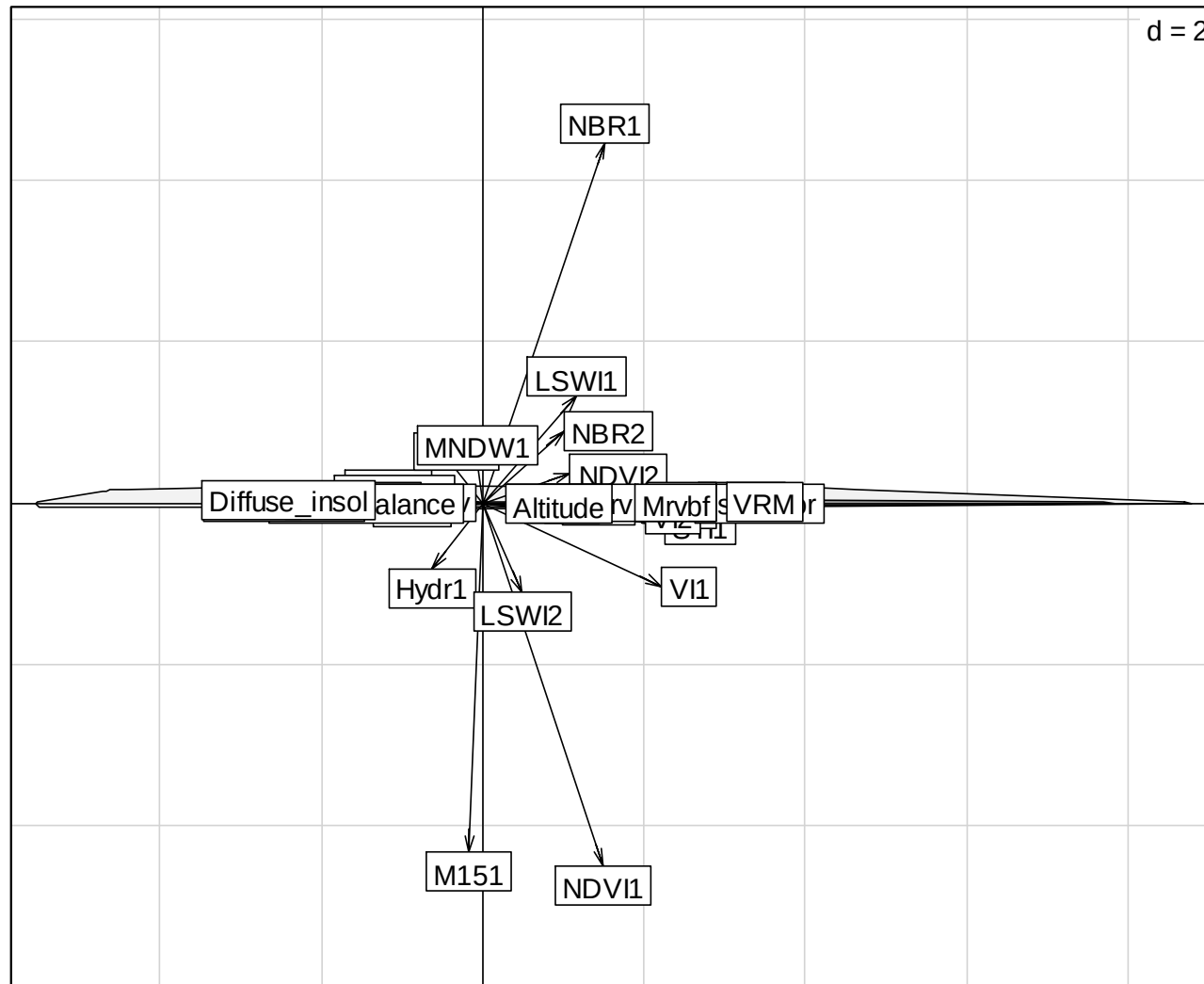


Рис. 3.23. Кореляція між змінними навколишнього середовища та маргінальністю (вісь абсцис) і спеціалізацією 1 (вісь ординат) аналізу ENFA

ENFA-підхід припускає можливість оцінки індексу переваги місцеперебувань (рис. 3.24).

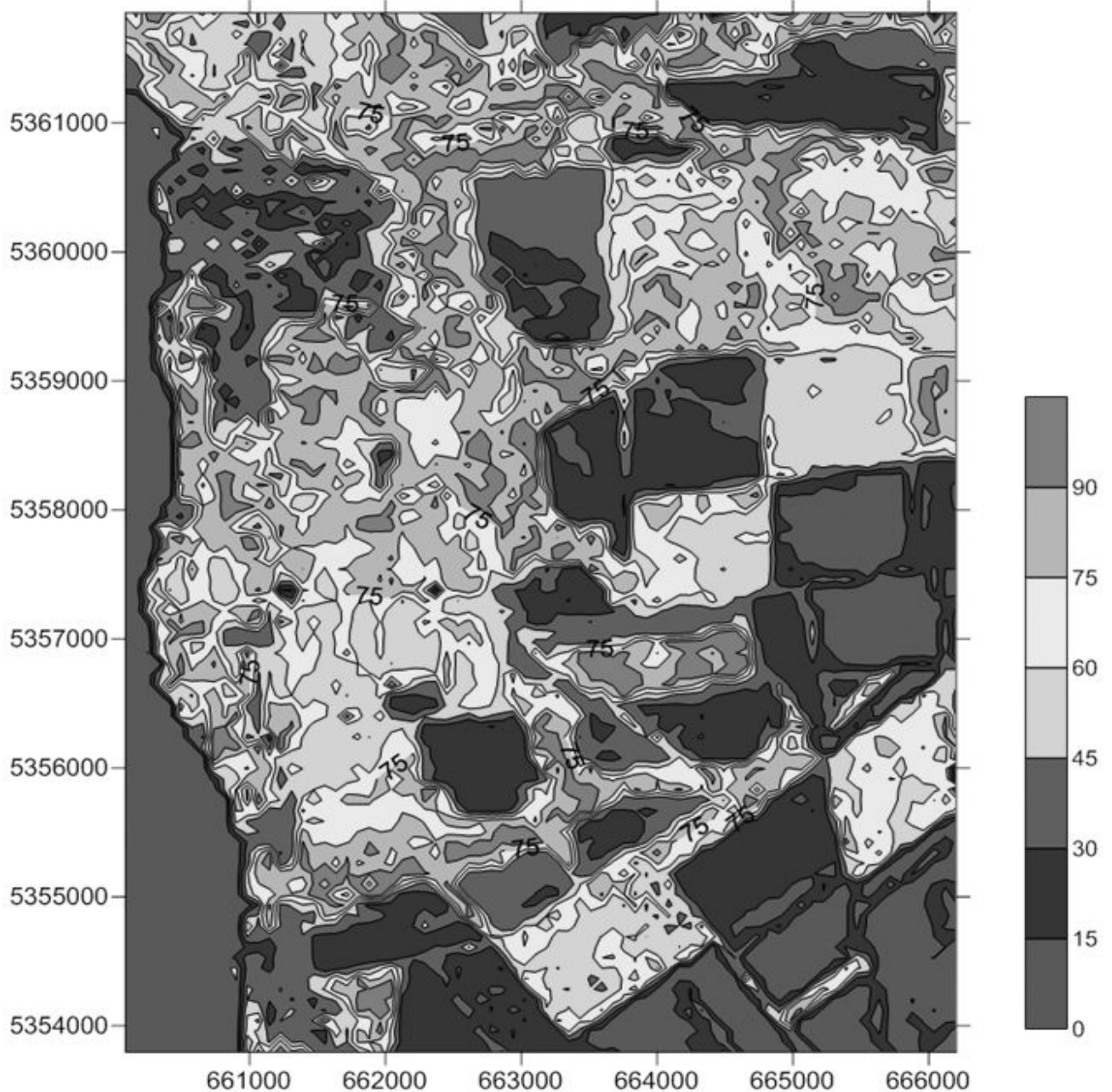


Рис. 3.24. ENFA-оцінка індексу переваги сліпаками місцеперебувань

Отримані результати свідчать про низький рівень переваги сліпаками як агроценозів, так і територій населених пунктів. Проте, у деяких з типів агроценозів створюються умови, сприятливі для життя цих тварин. Цілком імовірно, що ці території можуть використатися як зони розселення сліпаків, що сприяє підтримці генетичного різноманіття популяцій цих тварин. Безумовно, найсприятливішими умовами характеризуються біогеоценози, які включені в ярово-балкову систему із залишками природної степової рослинності та

непорушеним ґрунтовим покривом. Варто вказати, що ENFA-процедура оцінки індексу переваги місцеперебувань математично менш коректна, чим оцінка, яку можна одержати за допомогою MADIFA-підходу. Для більш коректного обчислення індексу переваги місцеперебувань був проведений MADIFA. Рандомізований тест підтвердив вірогідність першого власного числа при аналізі MADIFA ($\gamma_1 = 483,15$, $p < 0,05$). Критерій різкого перегину діаграми власних числі дозволяє виділити першу компоненту в аналізі MADIFA, як таку, що значно перевершує наступну за нею за значенням власного числа.

У моделі MADIFA екологічна ніша тварини представляється як сфера, а область екологічного простору деформується в тій ступені, у якій спостережувані умови відмінні від області екологічного оптимуму виду (рис. 3.25, урізання ліворуч угорі). Отримані результати свідчать про те, що екологічна ніша сліпаків займає малу частину екологічного простору розглянутого полігона. Компонента 1 MADIFA відбиває основні аспекти відмінності спостережуваних умов від екологічного оптимуму виду. Основні розбіжності спостерігаються за показниками нормалізованого різницевого водного індексу, орного індексу M15, вегетаційних індексів (NDVI, VI), а також висоти над русловою мережею та деякими іншими показниками (рис. 3.25). Компонента 2 указує на розбіжності екологічного простору від екологічного оптимуму сліпаків за такими показниками, як індекс вологості поверхні Землі, індекс NBR, висота рельєфу. Компоненти MADIFA формально описують характер розбіжності середовища існування від оптимуму екологічної ніші. Порівняння осей MADIFA з осями ENFA дозволяє інтерпретувати природу цих розбіжностей у термінах, які описують особливості ніші як такої – маргінальності та спеціалізації. Кореляційний аналіз показав, що компонента 1 MADIFA охоплює як маргінальність, так і спеціалізацію екологічної ніші сліпаків (табл. 3.12). Також інтегральний характер має й компонента 2, що корелює як з маргінальністю, так і з осями спеціалізації.

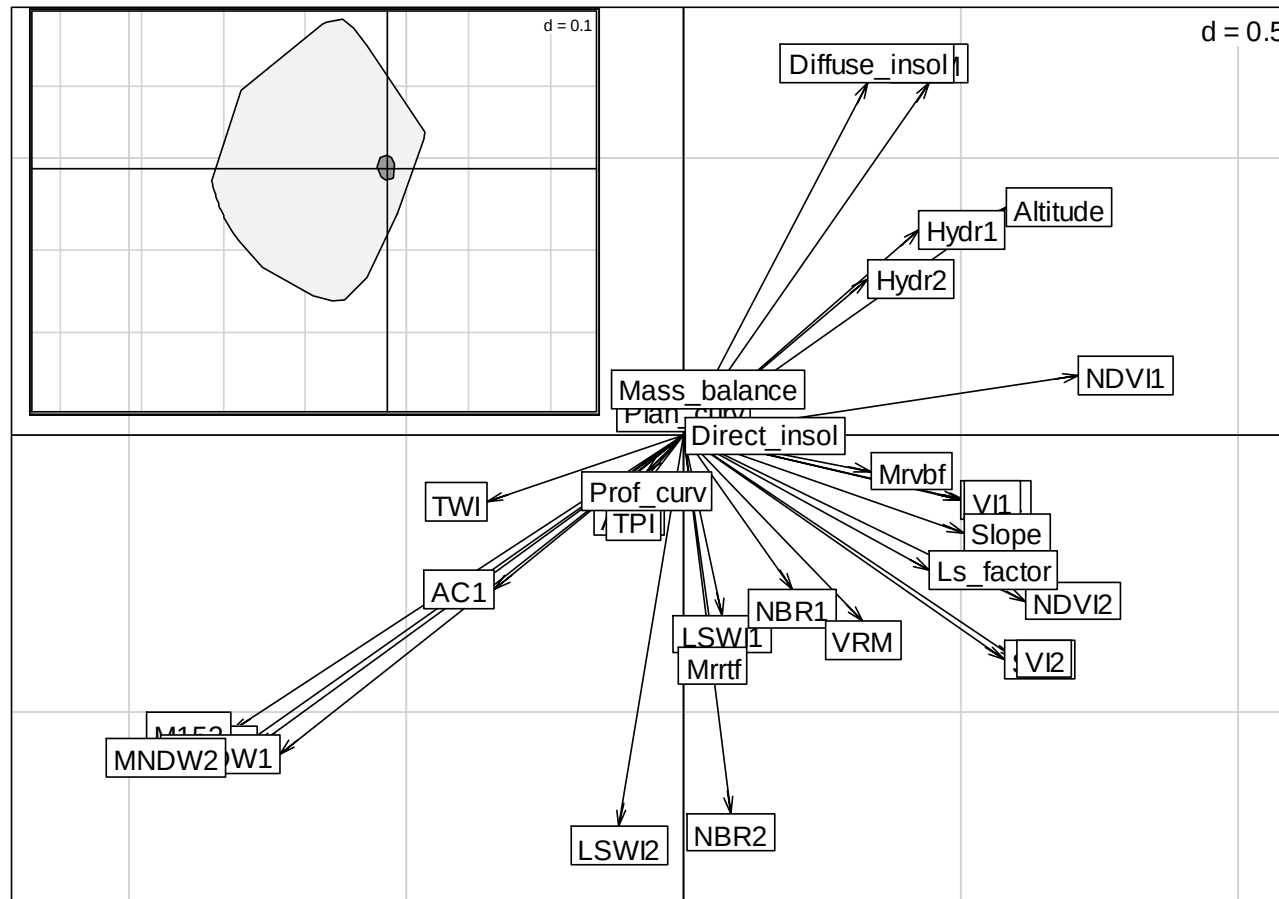


Рис. 3.25. Кореляції екогеографічних змінних і компонент MADIFA. Вставка ліворуч угорі – співвідношення екологічної ніші сліпаків (сіра область) і екологічного простору досліджуваної території (світла область) за результатами MADIFA (вісь абсцис – компонента 1, вісь ординат – компонента 2 MADIFA)

Кореляційна матриця між компонентами аналізів MADIFA і ENFA

MADIFA	ENFA		
	М (Маргінальність)	S1 (Спеціалізація 1)	S2 (Спеціалізація 2)
Компонента 1	0,50	–0,84	–0,09
Компонента 2	–0,39	–0,70	0,42

Індекс переваги місцеперебувань сліпаків, отриманих за допомогою MADIFA (рис. 3.26), істотно відрізняється від результатів ENFA-процедури. На рисунку 3.26 як найбільше преференційні території виділені біогеоценози ярово-балкових систем. Інші типи ландшафтного покриття віднесені у категорію найменш преференційних. Крім того, у рамках земель із непорушеним рослинним і ґрунтовим покриттями чітко позначені саме схили балок зі степовою рослинністю як найбільш преференціальні. Тальвеги балок і схили з лісовою рослинністю в меншому ступені відповідають екологічному оптимуму сліпаків. Порівняння результатів двох підходів дозволяє зробити припущення, що ENFA-підхід більшою мірою відбиває ступінь переваги місцеперебувань, якщо за основу розглядати потенційну нішу. Тоді як MADIFA-підхід відбиває перевага місцеперебувань із позицій реалізованої ніші. ENFA-підхід указує на території, у які можливе розселення виду, MADIFA-підхід указує на території, де вид може бути зустрінутий з найбільшим ступенем імовірності в цей момент часу. Очевидно, що ці особливості факторного аналізу екологічної ніші можуть застосовуватися для вирішення різних практичних завдань по охороні біологічного різноманіття та раціональному використанню ресурсів ґрунтової біоти. Для просторового прогнозування розподілу видів на основі даних тільки про зустрічі тварин і коваріат властивостей навколишнього середовища запропоновано об'єднати ENFA-аналіз і регресійне моделювання [561]. При такому підході ENFA застосовується для генерації так званих даних «псевдовідсутності», які далі додаються до вихідних даних тільки присутності, що дозволяє провести регресійний аналіз.

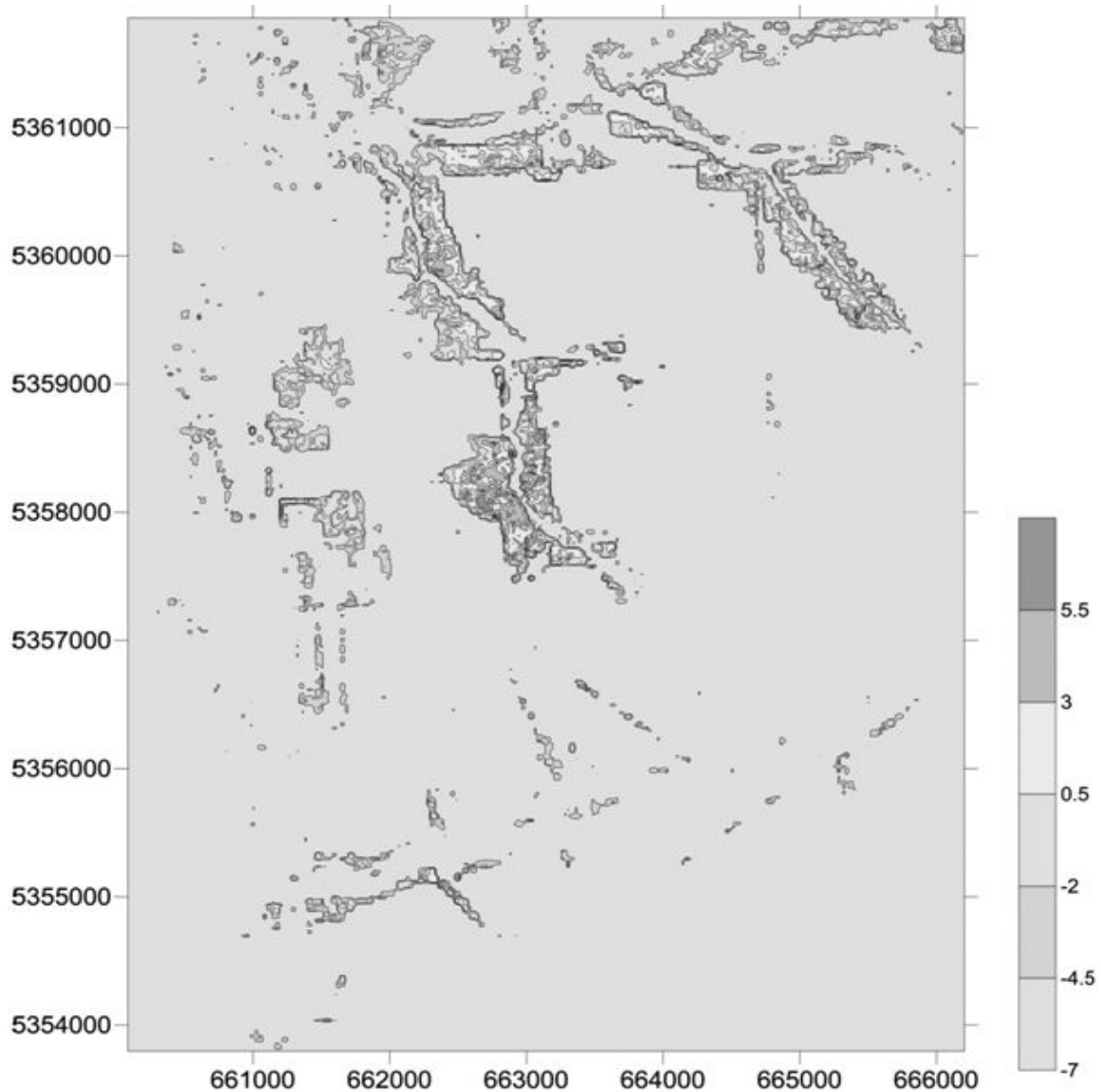


Рис. 3.26. MADIFA-оцінка індексу переваги сліпаками місцеперебувань (індекс переваги представлений у логіт-перетвореному вигляді)

Проблема при застосуванні регресійного аналізу для даних тільки присутності полягає в тому, що ми маємо справу тільки з одиницями (1 – вид присутній), це значить, що для таких даних не може бути застосована жодна регресійна модель. Для вирішення проблеми звичайно застосовується підхід, при якому вводяться так називані точки «псевдовідсутності» – симуляція 0-даних за допомогою імовірнісних моделей, таких як ENFA-метод, для позначення території, де вид може бути зустрінутий з найменшою ймовірністю. ENFA-метод є різновидом факторного аналізу, що застосовує дані про присутність виду для оцінки найбільш преференціальної області видом у просторі екологічних

властивостей, на основі чого може бути прогнаний розподіл виду в географічному просторі [592]. У результаті ENFA-аналізу може бути отриманий індекс переваги місцеперебування (*Habitat Suitability Index* – HSI, знаходиться в межах від 0 до 100 %). На основі вищерозглянутої логіки, ми запропонували процедуру оцінки ролі масштабу у визначенні параметрів екологічної ніші. Відома позиція відносно масштабних рівнів припускає специфіку факторів, які визначають особливості явища або процес на відповідному рівні розгляду. Якщо зворотне вірно, то ієрархічний багаторівневий підхід не має змісту – досить з'ясувати властивості явища, що цікавить, на будь-якому просторовому рівні та цього буде досить для екстраполяції отриманих результатів на будь-який інший рівень.

Наведені результати аналізу екологічної ніші сліпаків ґрунтуються на двох довільних позиціях. Це розміри простору, у рамках якого вивчена щільність і особливості розміщення порийв і охоплення самого полігона, у межах якого зроблена оцінка властивостей екологічної ніші. У зоні обстеження встановлені точки присутності тварини, а у рамках усього полігона по регулярній сітці встановлені точки псевдовідсутності. Очевидно, що співвідношення цих двох областей сильно може впливати на отриманий результат, а не тільки особливості самої екологічної ніші тварини.

Точки присутності тварин є встановленим фактом, тоді як розміри та форма полігона, з якого витягаються точки псевдовідсутності, можуть сильно варіювати. Залежно від цієї обставини ми будемо одержувати різні результати. Кожне з отриманих рішень буде вірним, тому що є відбиттям ієрархічної організованості екологічної ніші тварини. Для розміщення точок псевдовідсутності ми можемо задавати різні умови. Отримані оцінки екологічної ніші тварини можуть виступати як аспекти (кутів зору) екологічної ніші в контексті заданої умови. Для відсікання вкрай не придатних місць для життя сліпака в межах усього полігона нами встановлене обмеження в межах первинного індексу переваги місцеперебування, що отримане на основі ENFA-підходу на попередньому періоді аналізу даних, критерій 5 % придатності. Розміщення точок псевдовідсутності в

зоні очевидно не придатних просторів (водна поверхня, населені пункти, асфальтні дороги) приводять до тривіальних результатів. У цьому випадку маркери відповідних просторових об'єктів є антимаркерами екологічної ніші тварини, що нічого не додає до наших знань про особливості життя та екології тварини. Далі ми розміщаємо точки псевдовідсутності на різній відстані від спостережуваних пориїв сліпаків – 100, 200, 500, 750, 1000 і 3000 м. Відповідно, щораз проводимо процедуру ENFA і встановлюємо параметри маргінальності й спеціалізації (рис. 3.27). Найбільш близьке розміщення точок псевдовідсутності від пориїв (не більше 100 м) показують особливості вибору найбільш предпочитаємих зон активності в рамках масштабного рівня, порівнянного з довжиною біогеоценозу. Крайні значення діапазону максимальної далекості точок псевдовідсутності дозволяють ідентифікувати фактори ландшафтного рівня, які визначають екологічну нішу сліпаків. Так як вісь маргінальності одна в рамках ENFA-підходу, то одержувані на різних рівнях аналізу результати є спадкоємними. Роль факторних навантажень осей спеціалізації може перерозподілятися між декількома осями при різних масштабних рівнях, що для повноти картини вимагає розгляду не однієї осі спеціалізації, а декількох. Тому для ясності викладу матеріалу ми вирішили зупинитися тільки на обговоренні властивостей маргінальності екологічної ніші сліпаків на різних масштабних рівнях.

Оцінка параметрів маргінальності екологічної ніші сліпаків на різних масштабних рівнях показала закономірну мінливість властивостей ніші залежно від просторового контексту (рис. 3.28). Для АС-індексу в період спостережень навесні й улітку спостерігається локальний максимум маргінальності в діапазоні середніх значень максимальної дистанції точок обліку псевдовідсутності. Як у діапазоні розмірностей, близьких до розмірності біогеоценозу, так і близьких до розмірності ландшафту, маргінальність цього показника знижується.

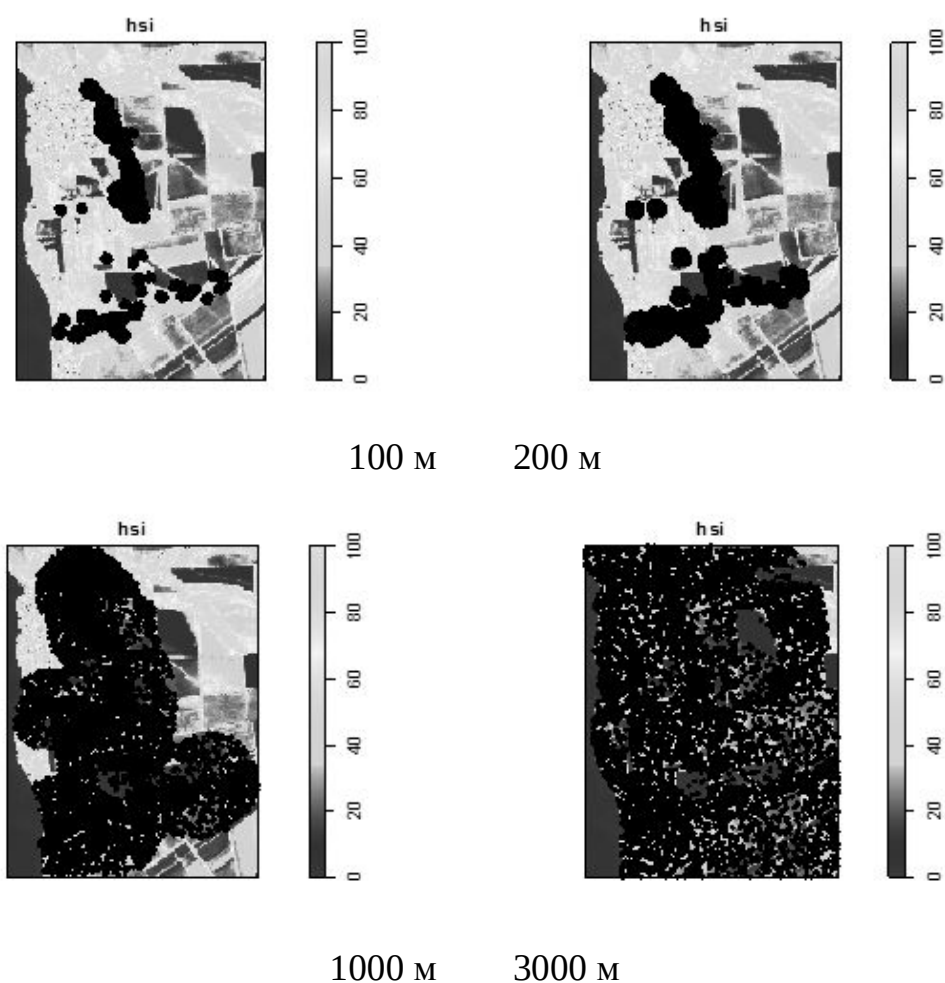


Рис. 3.27. Розташування точок псевдовідсутності (7000 шт) залежно від різних граничних дистанцій від найближчого порія.

Для гідротермального композита зі збільшенням діапазону розгляду екологічної ніші маргінальність монотонно зростає. Подібна закономірність характерна також для орного індексу STI, він же індекс глинистих мінералів. Обидва індекси є маркерами еродованих схилів. Це свідчить про те, що екологічна ніша сліпаків, як це показано раніше, витиснута в зону схилових земель із найбільшим рівнем розвитку ерозійних процесів.

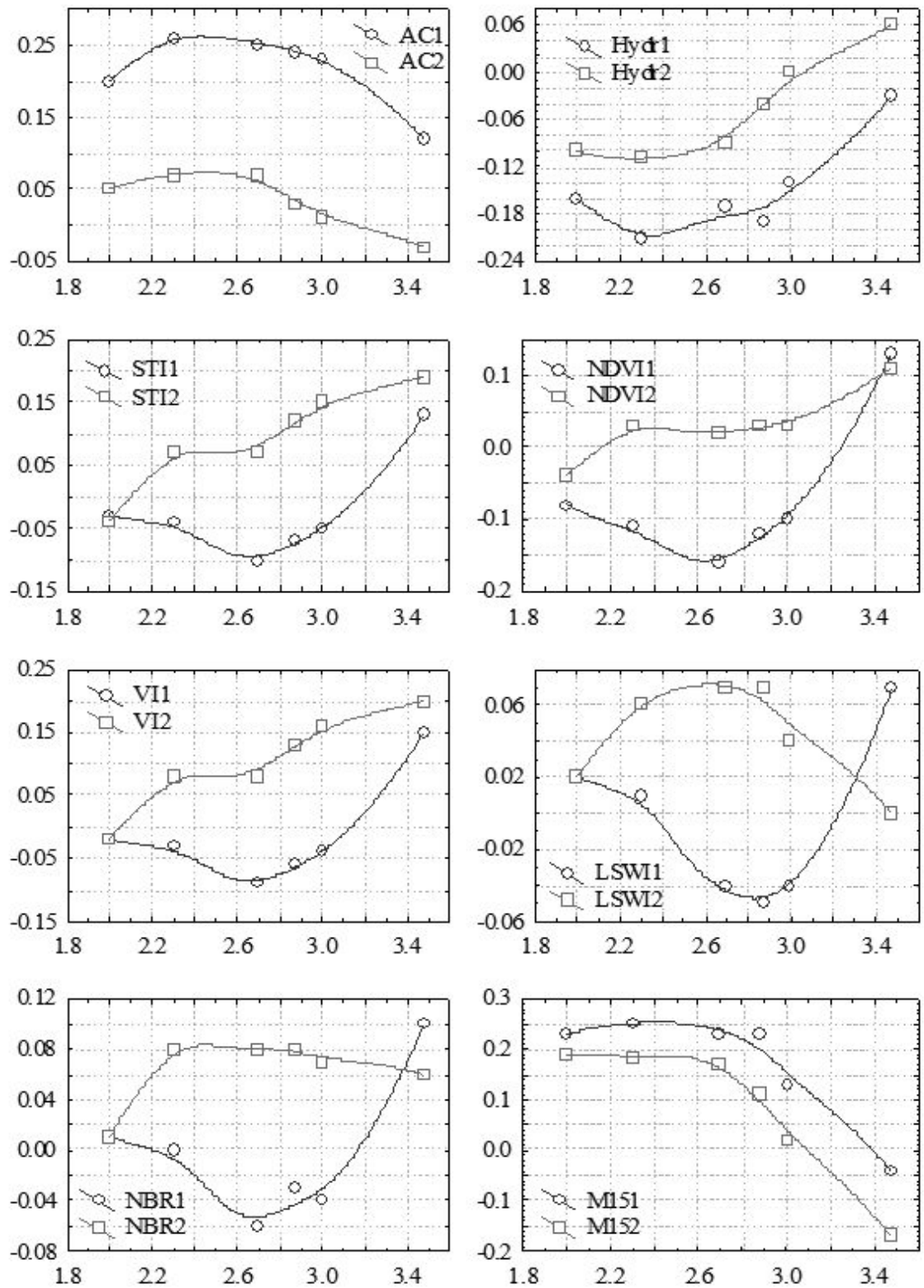


Рис. 3.28. Залежність маргінальності екогеографічних змінних (індексів Landsat) від масштабу розгляду (по осі абсцис – логарифм максимальної дистанції точок псевдовідсутності від місця розташування пориїв)

Але оптимум екологічної ніші в межах таких місцеперебувань найближчий до менш еродованих ділянок, які представлені на схилах. У цьому зв'язку виникає питання, чи є сліпаки причиною меншої еродованості схилів, або вони обирають такі ділянки. Для вирішення цього питання необхідні окремі дослідження на відповідному просторовому рівні.

Вегетаційні індекси NDVI і VI демонструють тенденцію по збільшенню маргінальності при збільшенні дистанції (літні дані) і при тій же тенденції навесні спостерігається для цих індексів локальний мінімум. Для індексів LSWI і NBR спостерігається локальний мінімум маргінальності для весняних даних і локальний максимум – для літніх. Для індексу M15 спостерігається тенденція по монотонному зниженню маргінальності зі збільшенням дистанції. Таким чином, для всіх індексів Landsat, які переважно описують стан рослинного покриву та до деякої міри – ґрунтового покриву, спостерігається мінливість оцінок маргінальності екологічної ніші сліпаків. Подібні паттерни встановлені також для маргінальності екогеографічних змінних на основі геоморфологічних показників (рис. 3.29). Маргінальність висоти рельєфу й топографічного індексу вологості монотонно знижується в міру збільшення діапазону просторового охоплення місцевості. У своїй межі, маргінальність по висоті має негативне значення. Це говорить про те, у рамках усього полігона, сліпаки надають перевагу зниженням рельєфу (негативна маргінальність), тому що вони витиснуті господарською діяльністю людини з піднесених плакорних місцеперебувань. Але на локальному рівні ці тварини надають перевагу більш дренажним ділянкам (позитивна маргінальність). Також на локальному рівні ступінь маргінальності за потенційними умовами зволоження, що виражають показником TWI, найбільша, тому що в межах біогеоценозу тварини віддають перевагу стаціям з найбільш високими умовами вологості (за умови достатнього дренажу) для формування більше продуктивного рослинного угруповання. Маргінальність кута ухилу монотонно збільшується при збільшенні максимальної дистанції від найближчого порія сліпаків. При цьому відбувається зміна знака маргінальності з негативного на позитивний.

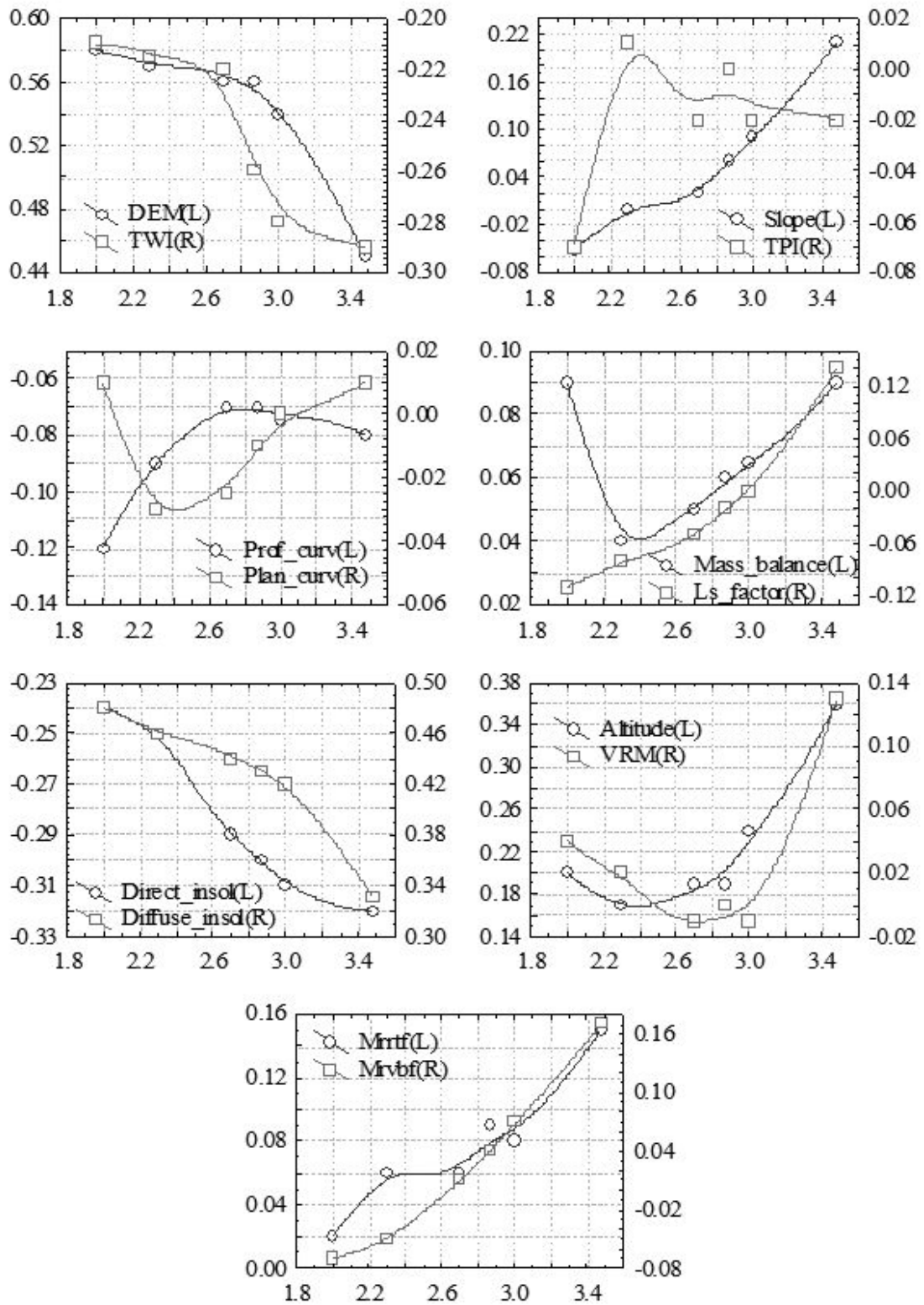


Рис. 3.29. Залежність маргінальності екогеографічних змінних (геоморфологічних показників) від масштабу розгляду (по осі абсцис – логарифм максимальної дистанції точок псевдовідсутності від місця розташування пориїв)

Це свідчить про те, що в ландшафтному контексті сліпаки віддають перевагу ділянкам рельєфу з високим ступенем крутості схилів. Але в місцях з високою щільністю порийів сліпаки надають перевагу більш пологим мікростаціям. Індекс ТРІ вказує, що із всіх мікростацій сліпаки обирають ділянки з негативними значеннями цього індексу (увігнуті позиції), а в ландшафтному контексті віддають перевагу вигнутим.

Інші геоморфологічні індекси деталізують отримані результати. Головний результат полягає в тому, що в рамках ландшафту в цілому сліпаки віддають перевагу ділянкам зі збереженою степовою рослинністю. Цей тип біогеоценозу відповідає екологічному оптимуму цього степового виду. Порушення ґрунтового й рослинного покриву при сільськогосподарському використанні зробили неприйнятними умови перебування сліпаків на плакорі, де в передсільськогосподарський період розміщувалися степові комплекси. Тому сліпак витиснутий у стації, де ще дотепер зберігся ґрунтовий покрив і природна степова рослинність.

За формальними ознаками, такі геоморфологічні маркери, як зниження рівня рельєфу, збільшення ухилу й кривизни поверхні, ступеня пересіченості місцевості та інші, з ними пов'язані, формують оптимальні у даних умовах існування екологічні режими для сліпаків. Однак різномасштабний підхід до характеристики екологічної ніші вказує на екологічну вірність сліпаків і їхній екологічний консерватизм. За інших рівних умов, сліпаки обирають більш пологі, більш дрениовані та менш порізані мікростації. У ряді випадків ландшафтний контекст не вичерпує масштабної специфіки екологічної ніші сліпаків. Немонотонна (з наявністю екстремума) зміна маргінальності властива для ряду показників. Найбільшою мірою наявність екстремумів характерно для вегетаційних індексів. Цілком імовірно, що масштабність прояву екстремумів збігається з розмірними границями біогеоценозів, які визначаються фітоценозом. Екологічна пластичність рослин згладжує варіабельність ґрунтових і рельєфних

умов, що визначає можливість прояву більш складних ефектів у конфігурації екологічної ніші сліпаків.

Висновки по розділу

1. Екологічна ніша мікромолюска *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) може бути описана у за допомогою едафічних властивостей і властивостей рослинного покриву. Модель Ципфа-Мандельброта є найбільш адекватною для описання чисельності популяції цього молюска у межах досліджуваної території. Статистики, які враховують просторове варіювання властивостей середовища та чисельності популяцій тварин, є більш інформаційно цінними для встановлення характеру впливу середовища та просторове варіювання популяції молюсків.

2. Послідовне застосування технік аналізу GNSFA розкриває особливості організації екологічної ніші тварин у просторовому контексті. За результатами ENFA-підходу встановлено, що молюски віддають перевагу ділянкам з високим вмістом у ґрунті гумусу, з більшою максимальною гігроскопічною вологістю та усадкою, але меншою температурою верхнього шару ґрунту. Карта преференції місцеперебувань є результатом перетворення дискретних точкових об'єктів у континуальну вірогіднісну змінну на основі відомостей про особливості екологічної ніші тварини.

3. Моделі точкових процесів можуть широко застосовані для дослідження просторового розподілу тварин або слідів їх активності. Моделі точкових процесів мають дві компоненти: перша описує просторову гетерогенність або вплив коваріат (ефекти першого порядку), друга – описує міжточкові взаємодії (ефекти другого порядку). Аналіз просторового розподілу пориїв сліпака за допомогою інструментарію статистики точкових процесів та SEPATN-процедури показав, що твердість ґрунту є чинником, який найбільш ймовірно впливає на активність сліпаків, а інтенсивність просторового розташування пориїв є результатом цього впливу.

4. Фодересфера має проекції у двох просторах – екологічному й географічному. Тому в методичному плані результативним виявилось сполучення просторового підходу для описання властивостей фодересфери в географічному

просторі та описання властивостей ґрунту як середовища існування, целюлозолітичної активності як індикатора функціональності мікробоценозу, оцінки трофічної активності педобіонтів, характеристики структури макрофауни й проективного покриття рослинності – для відображення явища фодересфери в екологічному просторі.

5. Маргінальність ніші сліпаків за результатами аналізу ENFA пов'язана з рельєфом – порії найчастіше можуть бути зустрінуті на крутих увігнутих схилах. Маргінальність екологічної ніші сліпаків найбільшою мірою визначається індексом VRM (векторна міра пересіченості місцевості), фактором ерозії, ухилом поверхні, індексом ріллі (індекс глинистих мінералів) і вегетаційним індексом. У комплексі, ці показники чітко маркірують еродовані елементи рельєфу із залишками природної степової рослинності.

6. Важливою особливістю екологічної ніші сіпаків, установленю за допомогою аналізу ENFA, є та обставина, що геоморфологічні показники не визначають спеціалізацію ніші даної тварини. Ключовими маркерами осі спеціалізації є вегетаційні індекси – NDVI, NBR, M15. Ці особливості підкреслюють важливе значення у визначенні конфігурації екологічної ніші сліпаків весняної динаміки рослинного покриву. Висока педотурбаційна активність цих тварин повинна підкріплюватися достатньою кількістю трофічних ресурсів, які поставляються активно вегетуючими рослинами. Найсприятливішими умовами характеризуються біогеоценози, які включені в ярово-балкову систему із залишками природної степової рослинності та непорушеним ґрунтовим покривом.

7. Індекс переваги місцеперебувань є континуальною моделлю екологічного простору виду, яка одержана на основі точкових обліків, відомостей про просторове варіювання вірогідних екогеографічних змінних та моделі факторної структури екологічної ніші тварини. Показано, що екогеографічні змінні, одержані на основі даних дистанційного зондування поверхні Землі (рельєфні показники та характеристики рослинного покриву) придатні для ефективного описання просторового розподілу сліпаків.

ПРОСТОРОВА ЕКОЛОГІЯ ТА ПЕРЕВІРКА ТЕОРІЇ
НЕЙТРАЛЬНОГО РІЗНОМАНІТТЯ

**4.1. Екоморфи як метрики розташування тварин в екологічному просторі:
виділення екоморф герпетобіонтних павуків**

Принципи екоморфічної класифікації були застосовані для ґрунтової макрофауни [210] і герпетобіонтних павуків [313]. Однак запропоновані алгоритми вимагають доробки й удосконалення для вирішення наступних завдань: 1. Кількісна методика екоморфічної класифікації тварин не повинна залежати від статистичного характеру чисельності видів у вибірці; 2. Для інтеграції значного обсягу даних процедура повинна припускати можливість використання матеріалів, зібраних різними авторами у різні періоди часу та географічних точок. Розробці процедури екоморфічної класифікації герпетобіонтних павуків присвячена даний розділ.

Багатовимірне шкалювання дозволяє у просторі меншої розмірності відобразити вихідний багатовимірний масив даних. Для проведення аналізу нами була використана метрика Брея-Куртиса й вісконсіанська попередня трансформація даних.

Питання про кількість вимірів може бути вирішене шляхом оцінки швидкості зміни стресу (показник якості вирішення багатовимірного шкалювання) при збільшенні числа вимірів. Стрес є мірою точності відображення вихідних даних у просторі меншої розмірності. Якщо при збільшенні кількості вимірів зменшення стресу відбувається повільно, то такий приріст числа не надає істотного поліпшення якості відображення. Таким чином, різкий перегин кривої стрес-кількість вимірів може вказувати на оптимальну кількість вимірів. Отримана крива зміни стресу залежно від кількості вимірів не має чіткої ділянки різкого перегину (дані не наведені). Чіткість перегину підсилюється, якщо застосувати диференціальний стрес – різницю значень стресу між послідовними кількостями вимірів (рис. 4.1).

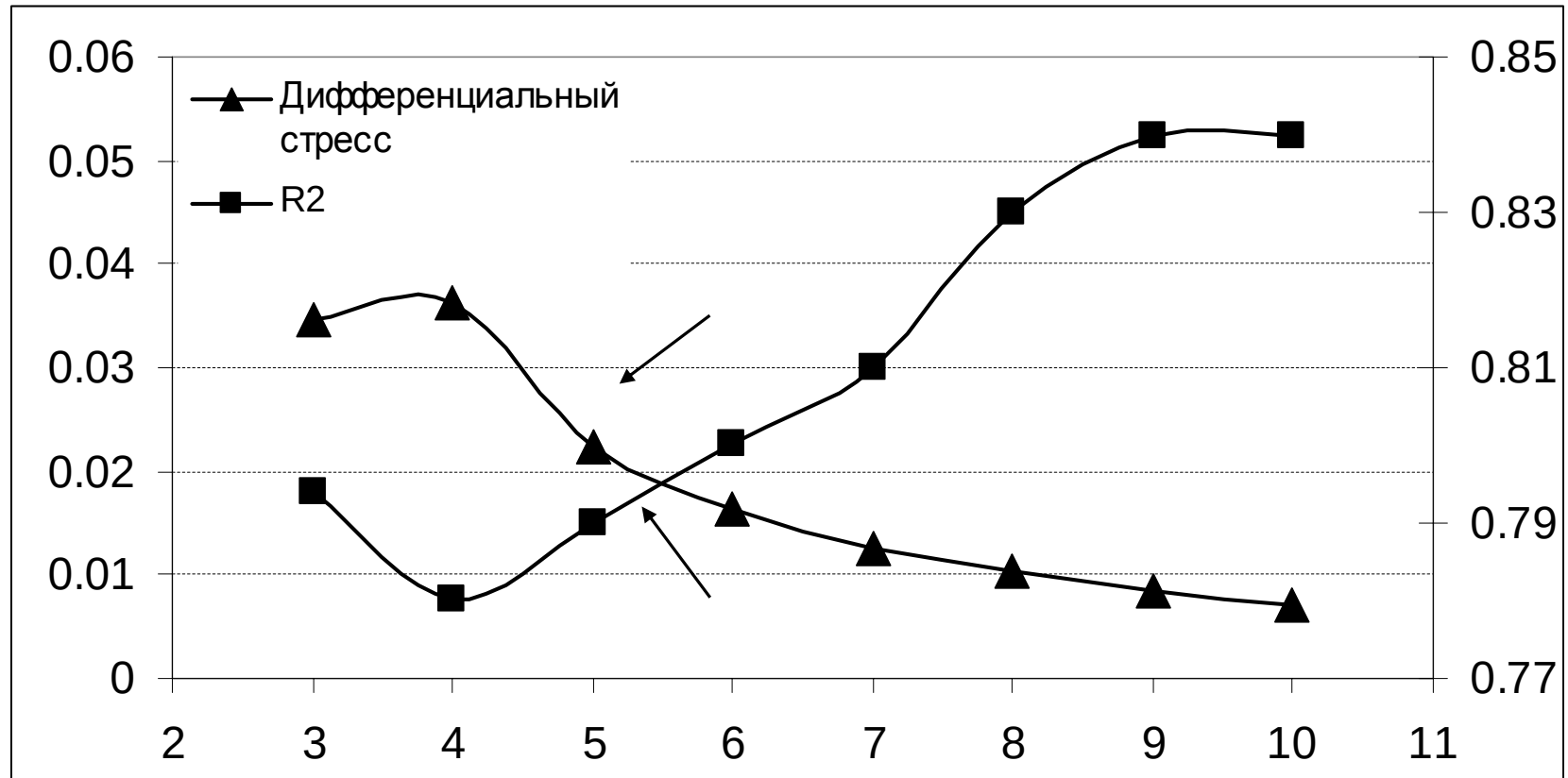


Рис. 4.1. Залежність диференціального стресу та статистики R^2 багатовимірного шкалювання від кількості вимірів для метрики Брея-Куртіса та попередньої вісконсіанської трансформації даних

Умовні позначки: вісь абсцис – кількість вимірів; вісь ординат – диференціальний стресс; стрілки вказують ділянки найбільшого перегину кривої диференціального стресу та статистики R^2 .

Також для оцінки якості проведеного багатовимірного шкалювання можна використати статистику R^2 . Ця статистика показує частку дисперсії простору ознак, описуваної даною кількістю вимірів, отриманих у результаті багатовимірного шкалювання. Критерій стресу та статистики R^2 дають різну кількість вимірів для оптимального вирішення. Для критерію стресу це п'ять вимірів, для статистики R^2 – вісім. У нашому випадку ми вирішили зупинитися на критерії за статистикою R^2 , тому що він є більш очевидним. Менша кількість вимірів є кращим рішенням, метою якого є багатовимірне шкалювання, тому що тільки перші кілька вимірів звичайно можуть бути змістовно інтерпретовані. У нашому дослідженні багатовимірні виміри є проміжним етапом, тому рішення з більшою кількістю вимірів (вісім), але більш точним та, відповідно, достатньо добрим.

Результати відображення вихідного масиву даних у вимірах, отриманих за допомогою багатовимірного шкалювання, представлені на рисунку 2. У результаті аналізу виділені вісім вимірів, у просторі яких можна кількісно охарактеризувати взаємини між різними угрупованнями павуків. Ці виміри можна зіставити із градієнтами середовища (табл. 4.1). Значення, представлені в таблиці, позначають напрямки градієнтів середовища стосовно виділених вимірів структури угруповання павуків. Силу градієнта характеризує кореляція градієнта й вимірів, представлена як R^2 . Аналіз отриманих даних свідчить про те, що для вивченої експериментальної вибірки павуків ключовими екзогенними факторами є розбіжності середовища в розрізі степ-ліс, а також гігротоп і трофотоп едафотопу. Слід зазначити, що останнє сполучення визначає тип лісу за О. Л. Бельгардом [35], а у більш широкому сенсі – тип біогеоценозу.

Роль диференціації біогеоценотичного покриву на лугові та болотні ценози в структуруванні угруповання павуків закономірно менше, але статистично достовірна. Ділянки із засоленням ґрунтів зайняли незначний обсяг у нашій експериментальній вибірці, що обумовило мале значення цього фактора. Можна припустити, що павуки – у цілому толерантна стосовно умов заплавності група, тому сила відповідного градієнта не значна.

Відповідність вимірів і градієнтів (змінних) середовища
(p -рівень ґрунтується на 999 пермутаціях)

Змінні середовища	Косинуси між кутами напрямків вимірів і градієнтами середовища								R^2	p -рівень
	NMDS 1	NMDS 2	NMDS 3	NMDS4	NMDS5	NMDS6	NMDS7	NMDS8		
TrTop	−0,65	0,09	−0,65	−0,26	0,11	−0,24	−0,14	−0,04	0,53	0,00
Htop	0,57	0,23	0,29	0,20	0,13	0,15	0,29	0,61	0,54	0,00
Fl	0,14	−0,32	0,56	0,41	0,26	−0,06	−0,26	0,51	0,21	0,00
St	−0,83	0,00	−0,45	0,00	−0,02	0,00	−0,22	−0,22	0,63	0,00
Sil	0,87	−0,35	0,17	−0,22	0,08	−0,06	−0,19	−0,05	0,55	0,00
Pr	0,50	−0,09	0,10	0,52	0,16	−0,04	0,32	0,58	0,20	0,00
Pal	0,17	0,21	0,24	0,27	0,22	0,05	0,23	0,84	0,29	0,00
Sol	0,07	0,21	0,29	0,56	0,34	0,21	0,62	−0,07	0,05	0,01

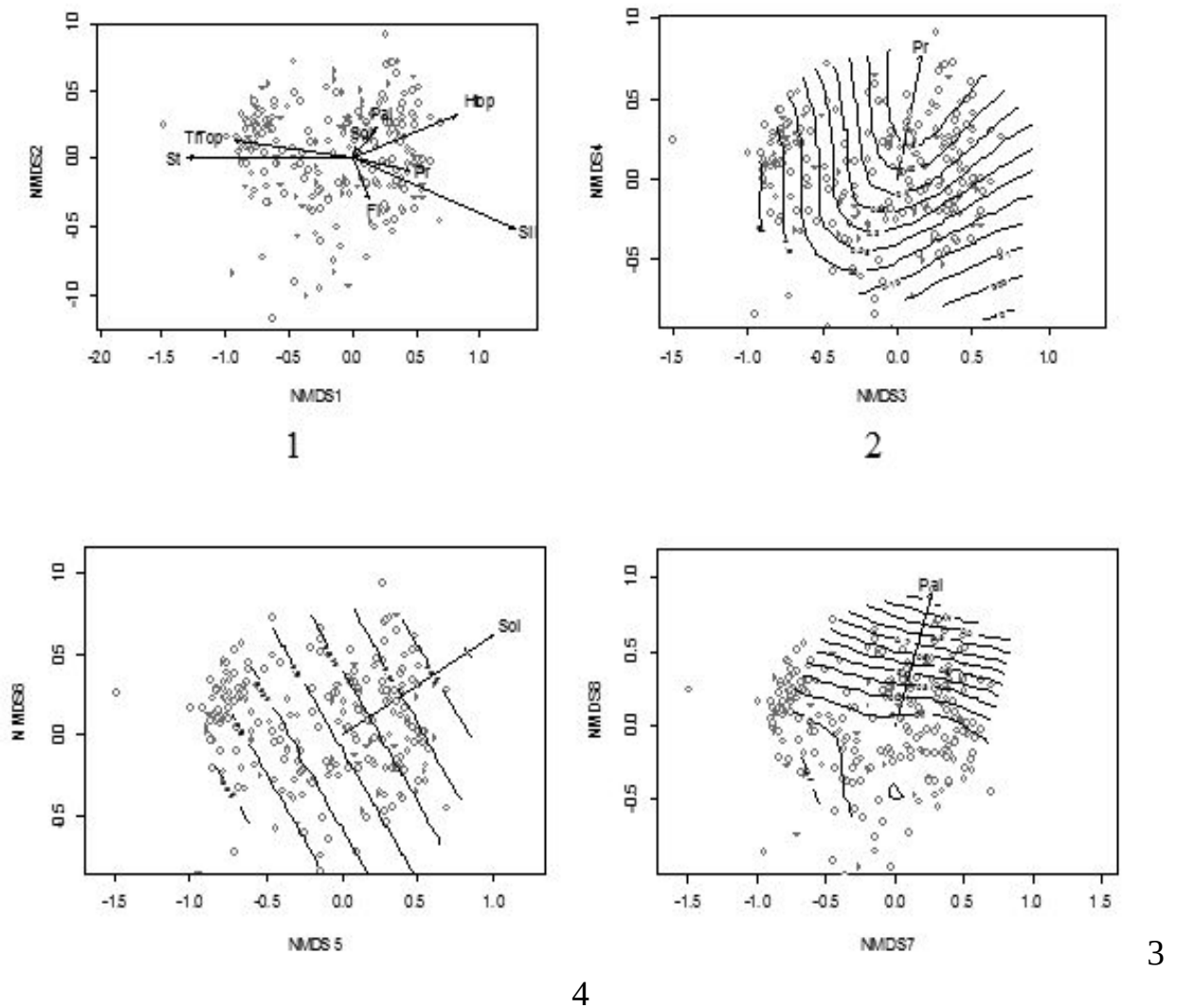


Рис. 4.2. Ординація угруповання павуків методом багатовимірного шкалювання й фактори середовища, кореляція яких з осями багатовимірного шкалювання достовірна ($p < 0,05$)

Умовні позначки: NMDS1, ..., NMDS8 – багатовимірні осі; точки – розташування видів павуків (назви не наведені через громіздкість); TgTop – рівень трофності едафотопу; Htop – рівень вологості (гігратопи) едафотопу; Fl – фактор заплавності; характер рослинності: St – степовою; Sil – лісовою; Pr – луговий; Pal – болотний; Sol – фактор засолення ґрунту; на рис. 2-4 показані ізолінії відповідних змінних середовища.

Дані таблиці 4.1 і рис. 4.2 свідчать про те, що всі градієнти середовища впливають на структуру угруповання павуків. Слід зазначити, що характер цього зв'язку далеко не завжди є лінійним. Однак важливим є той факт, що виміри простору, отримані в результаті багатовимірного шкалювання, можуть бути застосовані для біоіндикації градієнтів середовища. Факт нелінійності зв'язку

структури угруповання павуків і градієнтів середовища вимагає при виборі статистичного інструментарію вийти за межі методів лінійної статистики.

Для проведення дискримінантного й регресійного аналізів був застосований метод опорних векторів. У якості змінних-предикторів застосовуються ваги точок відбору проб по вимірах NMDS1–NMDS8. За допомогою зазначеної процедури отримана навчальна вибірка, що дозволяє за значеннями вимірів багатовимірного шкалювання встановити біоіндикаційні оцінки градієнтів середовища. Якість класифікаційних процедур представлено на рисунку 4.3. Отримані результати свідчать про досить добру відповідність біоіндикаційних і експертних оцінок рівнів градієнтів середовища. Розсіювання хмари точок для трофотопу та гігротопу обумовлено екологічною специфікою та масштабом о градієнта, який індикується, та угруповання павуків. Варто враховувати, що за всієї варіабельності умов вологості та трофності, які відбуваються у даному едафотопі протягом сезону та рік у рік, фітоіндикаційні оцінки дають інтегроване та вирівняне уявлення про відповідні режими. Угруповання павуків більш динамічно, ніж фітоценоз, тому демонструє значну варіабельність своєї структури в межах конкретного трофотопу та гігротопу.

Фітоіндикаційними мірами є екоморфи рослин, тому очевидно, що перехід від структурних характеристик угруповання павуків як композиції видів до екоморф павуків, може дати більш інваріантну оцінку типологічних особливостей біогеоценозу. Важливо відзначити, що лісовий і степовий типи біогеоценозів досить добре диференціюються за структурою угруповання павуків. Помітно нижче диференціальні властивості угруповання павуків для ідентифікації болотних і лугових типів. Головну причину даного явища ми бачимо в амфіценотичності лугових і болотних екосистем в умовах степової зони. Якщо степові та лісові біогеоценози часто представлені моноценозами, то лугові й болотні екосистеми мають складну ценотичну природу. Найчастіше припадає говорити про лучно-лісові, болотно-лугові, лучно-степові і т.ін. варіації. Таким чином, досить добре можуть бути виявлені комплекси павуків степових зональних і лісових інтразональних угруповань.

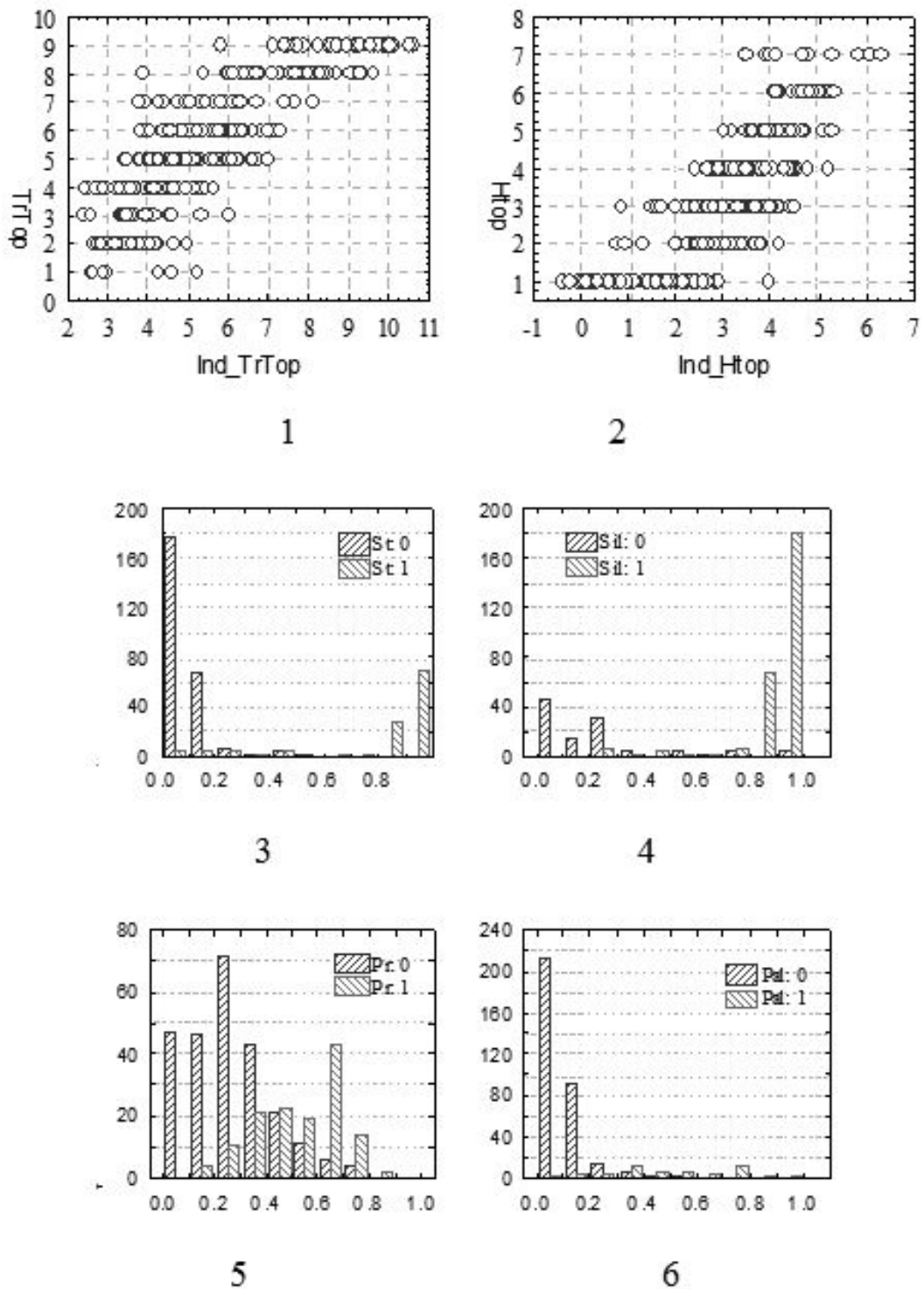


Рис. 4.3. Якість біоіндикаційної оцінки значень градієнтів середовища за багатовимірними осями за методом опорних векторів

Умовні позначки: 1, 2 – результати регресійного аналізу для умовно континуальних змінних трофотоп і гігратоп (вісь абсцис – біоіндикаційна оцінка, вісь ординат – експертна оцінка); 3–6 – розподіл ймовірності віднесення спостереження до альтернативи 1 – є ознака (альтернатива 0 – немає ознаки).

При виявленні комплексів павуків азональних лугових і болотних екосистем можуть виникати складності, пов'язані з неоднозначністю віднесення до тієї або іншої групи видів павуків.

4.2. Ідентифікація екоморф на основі багатовимірних шкал

Процедура неметричного багатовимірного шкалювання дозволяє провести ординацію точок відбору проб (рядки в матриці даних) і видів (стовпці в матриці даних). Положення і точок і видів у багатовимірному просторі представлено співрозмірними вагами. Це дозволяє використати моделі класифікації точок відбору проб (рядків в матриці даних), отримані на попередньому етапі дослідження за допомогою процедури опорних векторів, для екологічної характеристики видів (стовпців в матриці) у тих же термінах. Багатовимірні змінні можуть виступати як предиктори екологічних властивостей точок. Види характеризуються тими самими багатовимірними змінними, тому для видів може бути застосована регресійна модель, яка створена для точок відбору проб. Регресійні моделі прогнозують значення екологічних властивостей у точках відбору проб, а застосування цих самих моделей для видів дозволяє оцінити положення видів у екологічному просторі (рис. 4.4).

Оцінки за регресійними моделями трофотопу та гігротопу, а також ценотичних типів, де у якості змінних-предикторів використані ваги видів за вимірами NMDS1-NMDS8, дозволяють установити місце розташування центроїда ніші виду за відповідним градієнтом. Нормальні імовірнісні графіки дозволяють візуально визначити відповідність експериментального розподілу нормальному закону або оцінити границі суміші нормальних розподілів. Екоморфи як цілісні екологічні групи повинні характеризуватися нормальним законом розподілу кількісних екологічних характеристик у межах однієї екоморфи, при цьому вся сукупність екоморф може являти собою суміш нормальних розподілів. Цілісність і однорідність конкретної екоморфи є свідченням того, що її існування визначається структурно-функціональною організацією біогеоценозу, отже, екоморфічна структура компонентів біогеоценозу є відбиттям його організації. Поряд із критерієм цілісності й однорідності має силу критерій домірності. Інформаційний аспект екоморфічної структури дуже важливий, тому що екоморфічна структура є важливим джерелом інформації про структурно-функціональну організацію біогеоценозу.

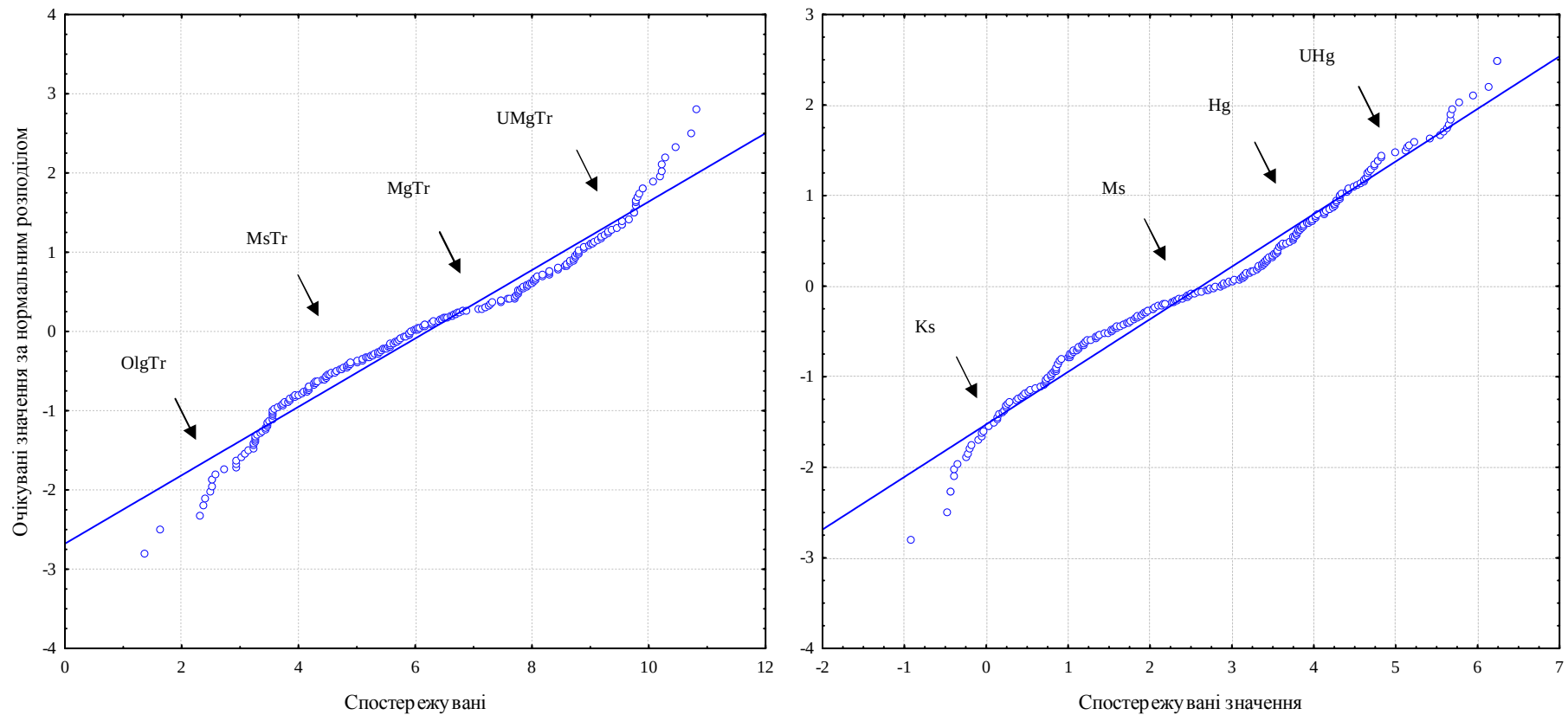


Рис. 4.4. Нормальні імовірнісні графіки значень місць розташування центрів екологічних ніш у градієнті трофності (ліворуч) і вологості (праворуч)

Умовні позначки: стрілки позначають границі виділення трофоценоморф (ліворуч) і гігоморф (праворуч); OlgTr – оліготрофоценоморфи, MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; Ks – ксерофіли; Ms – мезофіли; Hg – гігрофіли; UHg – ультрагігрофіли.

Кількість елементів та їх вирівняність визначають інформаційну насиченість джерела інформації. Вираженням вирівняності є домірність екоморф. Екоморфи з малою кількістю видів мають зневажливо малу інформаційну цінність, так само як і з дуже з великою кількістю видів (невизначеність події яка є маркером її інформаційної цінності $-p \ln p$ прагне до нуля як при $p \rightarrow 0$ так і при $p \rightarrow 1$, де p – вірогідність події).

Виходячи із зазначених міркувань нами були виділені такі трофоценоморфи павуків (за аналогією екоморф [202]): OlgTr – оліготрофоценоморфи (значення за шкалою трофності $< 3,5$), MsTr – мезотрофоценоморфи (від 3,5 до 5,5); MgTr – мегатрофоценоморфи (від 5,5 до 8); UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи (> 8); та гігроморфи павуків: Ks – ксерофіли (значення за шкалою вологості $< 1,5$); Ms – мезофіли (від 1,5 до 3,5); Ng – гігрофіли (від 3,5 до 5); UNg – ультрагігрофіли (> 5).

Як градації трофності, так і градації вологості едафотопу, є альтернативними станами як вологості, так і трофності. Ценотичні характеристики біогеоценозу не є альтернативними, що знайшло своє вираження в вченні О. Л. Бельгарда [36] про амфіценоз. Ценотична класифікація не є альтернативною, а конкретні біогеоценози можуть бути одночасно віднесені до одного або декількох ценотичних типів, тобто бути лучно-лісовими, лучно-болотними, лучно-степовими, степовими із процесами остепніння та т.ін. За допомогою регресійного аналізу за методом опорних векторів була оцінена ймовірність приналежності кожної точки відбору проб до окремого ценотичного типу (степовому, лісовому, луговому, болотному) за вимірами NMDS1–NMDS8. Потім модель була застосована для оцінки ймовірності приналежності виду до ценотичного типу, тобто до ценоморфи. Аналіз отриманих даних (рис. 4.5) свідчить про те, що степанти та сільвантти можуть бути розподілені досить добре. Як тільки окремі види з високим ступенем імовірності можуть бути віднесені як до лісових, так і до степових. Імовірності віднести види до болотної або лугової ценоморфи тісно корелюють. Хмара даних не має чітко відособлених кластерів, тому розбіжності між цими ценоморфами є більшою мірою кількісними.

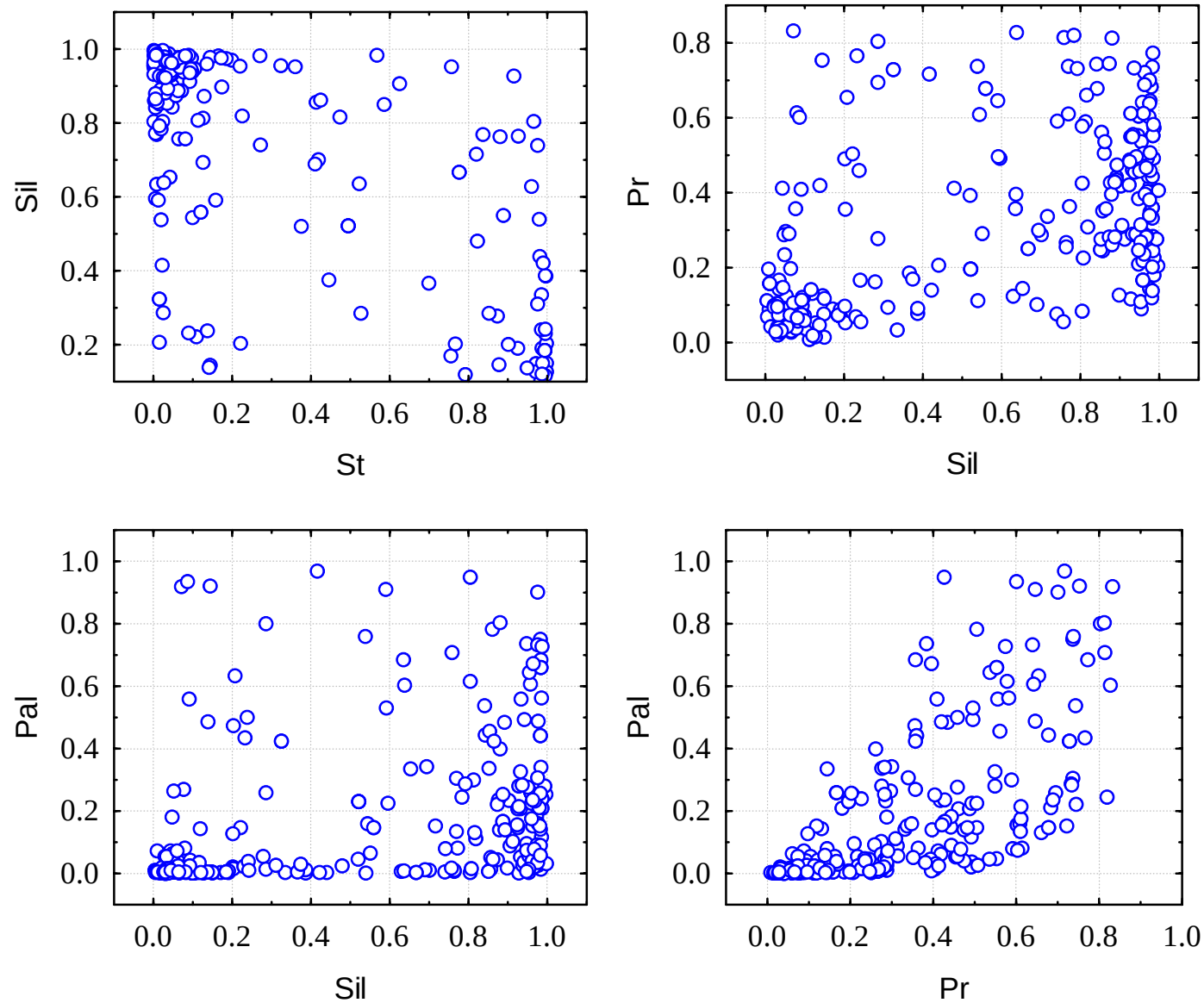


Рис. 4.5. Співвідношення імовірнісних оцінок приналежності видів павуків до ценоморф

Умовні позначки: St – степанти (степові); Sil – сільватни (лісові); Pr – пратанти (лугові); Pal – палюданти (болотні)

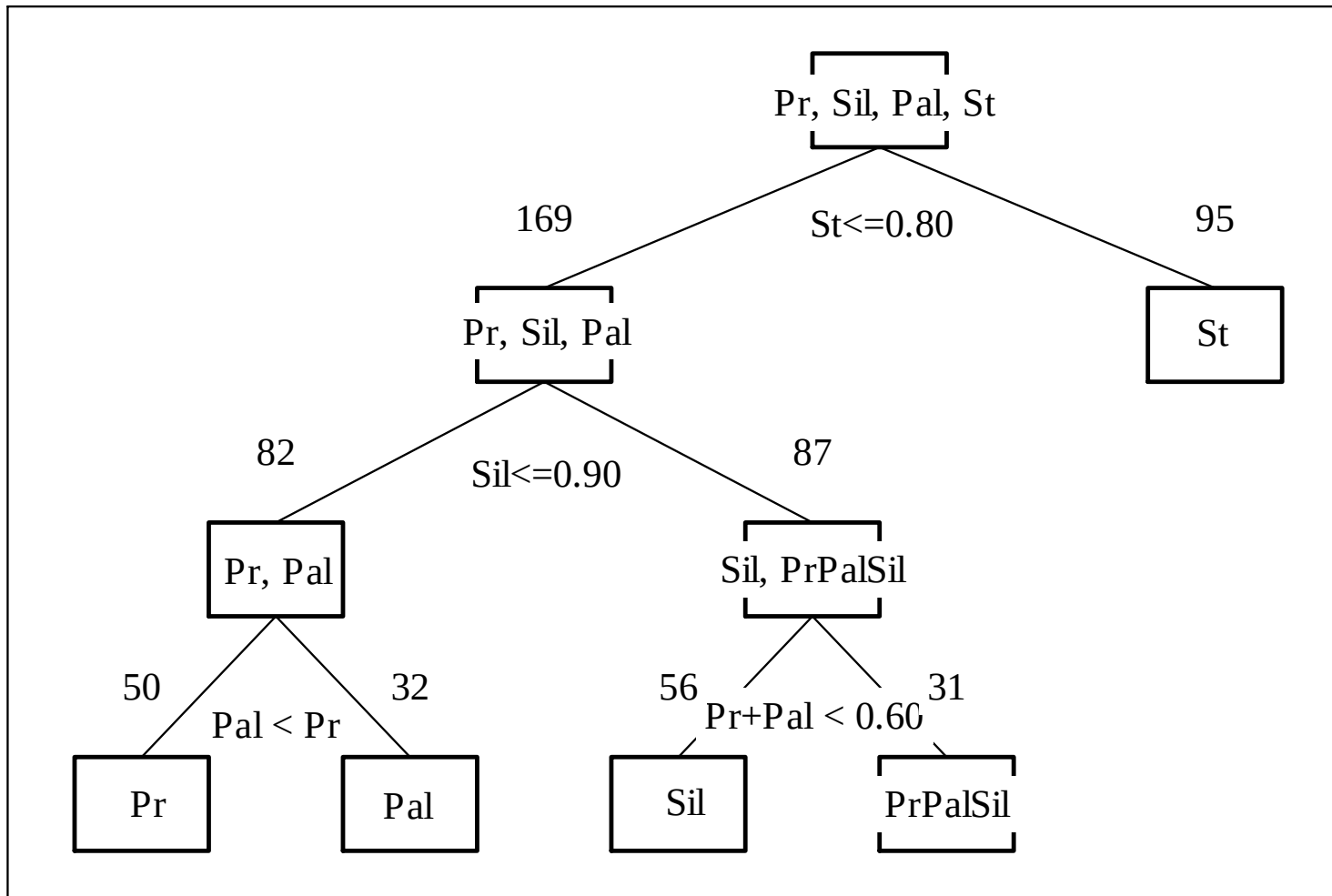


Рис. 4.6. Класифікаційне древо ценоморф павуків

Умовні позначки: у місцях дихотомій показані умови розбивки на класи нижчого рівня; цифри вказують на кількість видів у відповідній галузі.

Таблиця 4.2

Екоморфічна структура павуків степового Придніпров'я

Ценоморфа	Трофоценоморфи				Гігроморфи				Усього
	OlgTr	MsTr	MgTr	UMgTr	Ks	Ms	Hg	UHg	
Pal	1	12	3	–	–	2	5	9	16
Pr	22	24	22	–	–	31	37	–	68
PrPalSil	16	13	2	–	–	5	17	9	31
Sil	27	49	7	–	1	39	43	–	83
St	–	2	58	66	110	16	–	–	126
Усього	66	100	92	66	111	93	102	18	324

Серед видів з високим ступенем імовірності приналежності до сільвантів є види, які однозначно віднесені до цієї групи, а також такі, що конкурують за статус пратантів або палюдантів. Це робить необхідним виділити ценоморфу лучно-болотно-лісових видів (PrPalSil – пратанто-палюданто-сільвантів) поряд із сільвантами, палюдантами, пратантами та степантами. Критерії для виділення ценоморф були встановлені на основі вимог однорідності, цілісності, домірності й інформаційній значимості. Алгоритм класифікації ценоморф у вигляді дендрограми представлений на рисунку 4.6. Види з імовірністю приналежності до степових більше 0,8 були класифіковані як степанти. Види з імовірністю приналежності до лісових більше 0,9 були класифіковані як сільванти та пратанто-палюданто-сільванти. З них ті, сума ймовірностей приналежності до лугових і болотних типів яких перевищує 0,6, були класифіковані як пратанто-палюданто-сільванти, а інші – як сільванти. Інші види з імовірністю приналежності до лісових і степових типів менш 0,9 минулого класифіковані як лугові й болотні. Класифікація до болотної або лугової ценоморфи проведена за критерієм кількісної переваги відповідної ймовірності.

Насичення видами екоморф павуків степового Придніпров'я представлено в таблиці 4.2. Із ценоморф найбільш багатими видами є степанти – 126. Таким чином, зональний компонент тваринного населення павуків становить 38,89 % від усього багатства фауни. Важливу роль відіграють лісові (83 видів) і лугові (68 видів) ценоморфи. Мешканці амфіценозів – лучно-болотно-лісові види – представлені 31 видом. Болотні форми через відносну рідкість болотних біогеоценозів у степовій зоні представлені тільки 16 видами.

Оліготрофоценоморфи переважно зустрічаються серед лісових, лугових і лучно-болотно-лісових ценоморф. Мезотрофоценоморфи найбільш характерні для лісових, а мега- і ультрамегаценотрофні види – для степових ценоморф. Таким чином, між ценоморфами й трофоценоморфами існує деякий ступінь кореляції, однак ці аспекти екоморфічної структури не є тотожними.

Степанти представлені тільки ксерофілами та мезофілами. Ксерофіли також зустрічаються ще й серед сільвантів (1 вид). Лісові види також представлені

мезофілами й гігрофілами. Ці ж гігроморфи ми відзначаємо серед лугових видів. Серед болотних і болотно-лісових ми знаходимо мезофілів, гігрофілів і ультрагігрофілів (останні дві гігроморфи переважають).

Таким чином, екоморфа – це дискретна оцінка місця розташування оптимуму виду в континуумі екологічного простору. Для структурування екологічної ніші угруповання павуків нами обрані ті умови, які, як відомо, впливають на структуру біогеоценозів степової зони, а саме: тип круговороту речовин і потоку енергії (степовий, лісовий, луговий і болотний), режим вологості (гігротоп), режим трофності фітоценозу (трофотоп). Аналогічно екоморфам рослин [35] нами виділені екоморфи павуків – ценоморфи (відбивають місце в ключових типах круговороту речовин і потоку енергії), трофоценоморфи (відбивають перевагу угруповань рослинності, адаптованих до відповідних умов мінерального живлення), гігроморфи (відбивають місце в діапазоні умов вологості). У більш широкому контексті екоморф ґрунтових тварин [202], павуків ми відносимо до трофоморфи хижаків. Павуки, зібрані за допомогою пасток Барбера переважно належать до топоморфи герпетобіонтів.

4.3. Екоморфічний аналіз угруповань павуків

Установлені екоморфи павуків можуть бути використані для екоморфічного аналізу конкретних угруповань. Для цих цілей із всієї бази даних нами обрані для екоморфічного аналізу угруповання павуків байрачних біогеоценозів – степові комплекси байрака Військового, урочищ Яцев Яр і Грабове, а також комплексу в лісостепу – Чорний Ліс. Результати аналізу ценоморфічної структури угруповань павуків показані на рисунку 4.7. Ценоморфічне різноманіття угруповання павуків залежить як від типу байрачної системи, так і від ділянки геоморфологічного профілю (верхня, середня, нижня третина та тальвег) (табл. 4.3). Паттерн мінливості профілем ценоморфічного різноманіття є однаковим для усіх байраків, тому що ефект взаємодії типу байрачної системи та ділянки профілю не є достовірним ($F = 0,94$, $p = 0,52$). Найбільшим ценоморфічним різноманіттям характеризуються угруповання павуків байраків Яцев яр і Чорний ліс, а найменшим – байраків Військового і урочища Грабове.

Дисперсійний аналіз впливу типу байрачної системи й ділянки профілю на
ценоморфічне різноманіття угруповання павуків

Ефекти	Сума квадратів	Ступені волі	Питома сума квадратів	F- відношення	p-рівень
Коефіцієнт	29,10	1	29,10	312,39	0,00
Байрачна система (1)	3,15	3	1,05	11,27	0,00
Ділянка профілю (2)	1,27	3	0,42	4,55	0,02
1*2	0,79	9	0,09	0,94	0,52
Помилка	1,21	13	0,09	—	—

Локальні максимуми різноманіття характерні для тальвегів і верхніх третин схилів байраків. Індекс різноманіття ценоморфічної структури угруповання павуків байрака Військовий варіює від 0,70 до 0,99. Максимуми цього показника спостерігаються у верхніх третинах схилів, а також у тальвезі. Ценоморфічне різноманіття є мірою амфіценотичності угруповання.

На схилах байрака угруповання є типовим моноценозом, внаслідок чого його ценоморфічне різноманіття є найменшим. Трансформація угруповання в напрямку моноценоз→псевдомоноценоз→амфіценоз супроводжується збільшенням ценоморфічного різноманіття угруповання. У байраку Яцев Яр ценоморфічне різноманіття угруповання павуків істотно вище, ніж у байраку Військовий і знаходиться у діапазоні 1,33–1,98. Для угруповання на плакорі, що знаходиться в безпосередній близькості від байраку, ценоморфічне різноманіття становить 0,49, що свідчить про приналежність його до степового моноценозу. У байраку Військовий степові елементи в угрупованні павуків зустрічалися спорадично, тоді як у байраку Яцев Яр процеси остепніня виражені набагато сильніше, тому що частка степантів варіює у межах від 0,05 до 0,36. Ця обставина, а також висока частка болотних форм у тальвезі приводить до істотного збільшення ценоморфічного різноманіття угруповання павуків у байраку Яцев Яр.

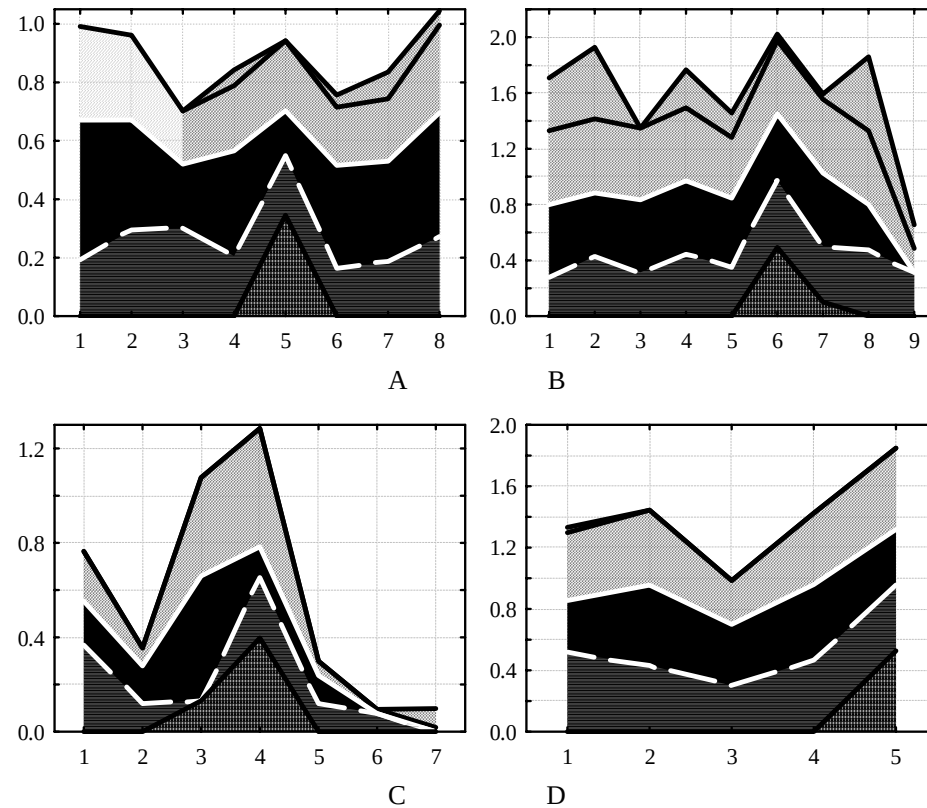


Рис. 4.7. Ценоморфічна структура угруповання павуків байрачних біогеоценозів степового Придніпров'я та Чорного лісу (структура представлена через невизначеність екоморф)

Умовні позначки: ▨ – St; ▩ – Sil; ■ – PrPalSil; ▨ – Pr; ▨ – Pal; A – байрак Військовий; B – байрак Яцев яр; C – байрак урочище Грабове; D – Чорний ліс; позначення типів біогеоценозів по осі абсцис – см. розділ «Матеріали та методи».

В урочище Грабове та Чорному лісі спостерігається істотна перевага лісових ценоморф, що відбивається у загальному зниженні рівня ценоморфічного різноманіття. При цьому загальний паттерн різноманіття залишається незмінним: найбільший ступінь моноценотичності та мінімальне ценотичне різноманіття спостерігається на схилах байраків. У верхніх третинах схилів (а також у лісовому угрупованні на плакорі в Чорному лісі), а також у тальвегах спостерігається підвищення ценоморфічного різноманіття, що є кількісною мірою амфіценотичності угруповання.

Гігроморфична структура угруповань павуків представлена на рисунку 4.8. Паттерни мінливості гігроморфічного різноманіття угруповань павуків вивчених байрачних систем характеризуються подібністю, що підтверджується відсутністю достовірного значення фактора дисперсії, що описує взаємодію між типом байрачної системи та ділянкою профілю ($F = 1,08$, $p = 0,43$) (табл. 4.4). Аналіз отриманих даних свідчить про те, що мезофільна компонента у всіх вивчених байрачних системах поза залежністю від їхнього географічного положення характеризується істотною стабільністю для угруповань павуків у різних місцях розташування в межах поперечного профілю байраків.

Частка й пов'язана з нею невизначеність мезофілів в угрупованні мало змінюється в межах конкретної байрачної системи. Також для більшості байрачних систем досить консервативним є гігрофільний компонент угруповання. У тальвегах і нижніх третинах схилів збільшується роль ультрагігрофілів. Значна варіабельність характерна для ксерофілів у байраку Яцев Яр. Цей байрачний комплекс є типовим представником байрачних лісів південного географічного варіанта, у яких спостерігається істотне проникнення степового оточення в структуру й функціонування лісових біогеоценозів. Саме ксерофільна компонента угруповання є маркером цього проникнення. Ценоморфи й гігроморфи павуків є екологічними групами, які широко застосовуються для описання екологічних преференцій тварин.

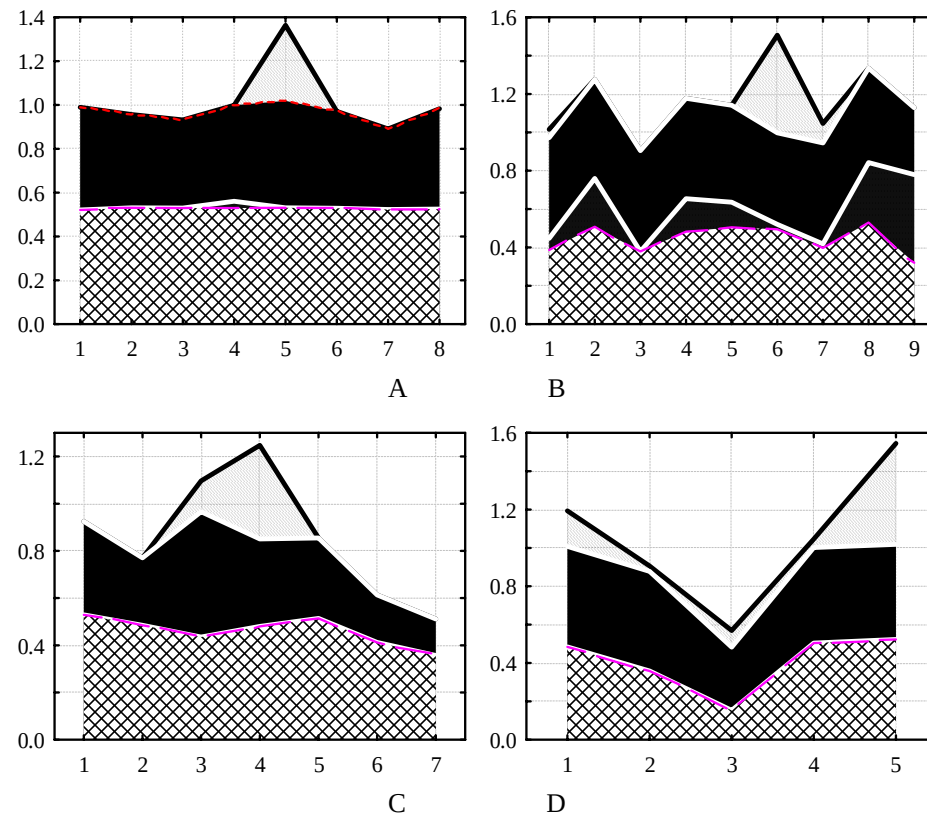


Рис. 4.8. Гігроморфічна структура угруповання павуків байрачних біогеоценозів степового Придніпров'я та Чорного лісу (структура представлена як невизначеність екоморф)

Умовні позначки: – UHg; – Ms; – Ks; – Hg; А – байрак Військовий; В – байрак Яцев яр; С – байрак урочище Грабове; D – Чорний ліс; позначення типів біогеоценозів – см. розділ «Матеріали й методи»

Дисперсійний аналіз впливу типу байрачної системи та ділянки профілю на гігоморфічне різноманіття угруповання павуків

Ефекти	Сума квадратів	Ступені волі	Питома сума квадратів	F -відношення	p -рівень
Коефіцієнт	27,39	1	27,39	1172,81	0,00
Байрачна система (1)	0,34	3	0,11	4,79	0,02
Ділянка профілю (2)	0,90	3	0,30	12,86	0,00
1*2	0,23	9	0,03	1,08	0,43
Помилка	0,30	13	0,02	—	—

У нашій роботі зроблена спроба вибудувати алгоритм для кількісно точного їхнього визначення. Трофоценоморфи не є такими очевидними характеристиками екологічних особливостей павуків, тому що самі павуки безпосередньо не реагують на умови мінерального живлення едафотопу, які сприймаються рослинами. Однак не можна ігнорувати цей важливий аспект структурування екологічної обстановки, у межах якої формуються угруповання наземних тварин, у тому числі й павуків (рис. 4.9).

Найважливішим аспектом мінливості трофоценоморфічної структури є тип байрачної системи ($F = 8,96$, $p = 0,00$) (табл. 4.5).

Таблиця 4.5

Дисперсійний аналіз впливу типу байрачної системи й ділянки профілю на трофоценоморфічне різноманіття угруповання павуків

Ефекти	Сума квадратів	Ступені волі	Питома сума квадратів	F -відношення	p -рівень
Коефіцієнт	37,68	1	37,68	1046,53	0,00
Байрачна система (1)	0,97	3	0,32	8,96	0,00
Ділянка профілю (2)	0,31	3	0,10	2,87	0,08
1*2	0,36	9	0,04	1,11	0,42
Помилка	0,47	13	0,04	—	—

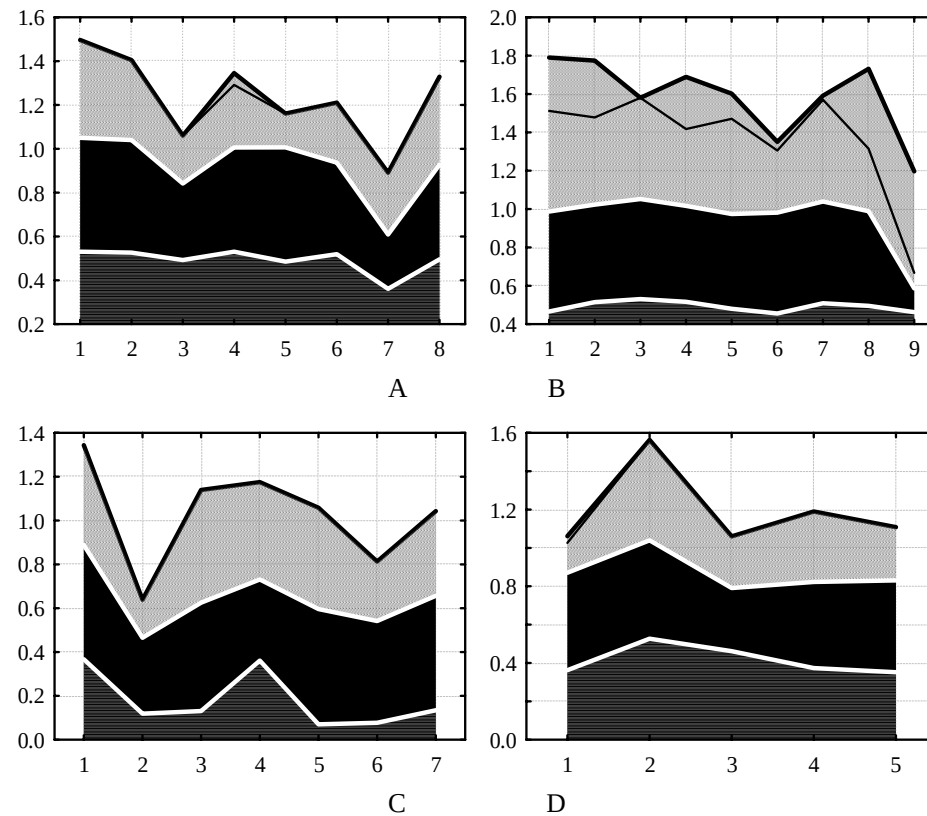


Рис. 4.9. Трофоценоморфічна структура угруповання павуків байрачних біогеоценозів степового Придніпров'я й Чорного лісу (структура представлена як невизначеність екоморф)

Умовні позначки:  – UMgTr;  – OlgTr;  – MsTr;  – MgTr; А – байрак Військовий; В – байрак Яцев яр; С – байрак урочище Грабове; D – Чорний ліс; позначення типів біогеоценозів – см. розділ «Матеріали й методи».

Байрачні системи істотно відрізняються за режимом мінерального живлення едафотопів [39]: для байраків південного географічного варіанта характерні трофотопи D_n , а в байраках західного географічного варіанта переважають більш вилужені ґрунти, які створюють режим трофності D_{ac} і D_c .

Трансформація рослинного покриву та загальної екологічної обстановки, що є результатом адаптації біогеоценозу до режиму трофності, приводить до змін трофоценоморфічної структури угруповань павуків.

Концепція екоморф як екологічних груп живих організмів була розроблена О. Л. Бельгардом [35] стосовно до видів вищих рослин південного сходу степової зони України. Концептуально близька система життєвих форм-біоморф тварин і рослин була створена М. П. Акімовим [1–4]. Ключовим завданням екоморфічного підходу є екологічний аналіз структури екосистем. Екоморфічний підхід був застосований для різних груп тварин: ентомофауни крон деревних рослин [12–16], комплексів наземних членистоногих [31], угруповань птахів [204, 394–396], ґрунтової макрофауни [211], угруповань жуків агроценозів [434]. Для віднесення того або іншого виду тварин до відповідної екоморфи застосований експертний підхід: фахівець із таксономічної групи, опираючись на свій досвід і знання об'єкта, ідентифікує його екоморфу. Алгоритм виділення екоморф ґрунтових тварин був запропонований О. В. Жуковим [120]. З деякими змінами цей алгоритм був застосований для виділення екоморф герпетобіонтних павуків Дніпропетровської області [313]. Недоліком зазначеного алгоритму є те, що він дає задовільні результати тільки для видів, які рясно й часто зустрічаються в зборах по регіоні. Причина зазначеного недоліку полягає в тому, що він опирається на параметричну статистику, для якої істотно важливим є відповідність експериментальних даних нормальному закону розподілу, що в дійсності може бути встановлено тільки для обмеженої кількості видів. Як результат – для цілого ряду рідкісних у регіональній фауні видів павуків були зроблені невірні висновки про їхній екологічний статус, якийо відомий за відомостями з більш вивчених з погляду фауни павуків регіонів.

У нашій роботі за основу екоморфічної класифікації герпетобіонтних павуків була прийнята непараметрична процедура багатовимірного шкалювання, що нечутлива до статистичного характеру розподілу чисельності видів. Це дозволило інтегрувати для загального аналізу дані, зібрані різними фахівцями в широкому мчасовому й просторовому діапазоні. Фауністичні збори також відрізнялися й за методикою: розміри пасток, що фіксує рідина, кількість пасток, інтервал між виїмкою матеріалів (час експозиції). Дані обставини варто вважати об'єктивними, тому що екологічна класифікація регіональної фауни повинна ґрунтуватися на значному по охопленню в часі й просторі матеріалі, що практично неможливо зібрати за повністю однотипною процедурою.

Багатовимірне шкалювання являє собою адаптивну ординаційну процедуру, що припускає вибір кінцевого вирішення виходячи, насамперед, з екологічних критеріїв, а не суцього математичних. Така адаптивність досягається шляхом порівняння ординаційних рішень із маркерами екологічної обстановки, які отримані при біогеоценотичному описі місць відбору проб. Дані описи представлені в термінах типології біогеоценозів О. Л. Бельгарда [35]: їх ценотический статус, а також оцінка режиму трофності й вологості. Слід зазначити, що дані типологічні детермінанти досить широкі за своїм змістом, тому достатню для даного дослідження ідентифікацію типів біогеоценозів цілком може зробити не фахівець в області геоботаніки. Однак ключовий матеріал отриманий у межах Присамарського біосферного стаціонару Дніпровського національного університету, де в межах моніторингового профілю представлені еталонні типи лісових біогеоценозів степової зони України.

Первинні дані еколого-фауністичних досліджень представляються у вигляді матриць (таблиць), де стовпці представлені видами, а рядки – точками відбору проб. Точкам відбору проб можна дати екологічну інтерпретацію на основі біогеоценотичних описів. Якщо знайти характер відповідності між точками відбору проб і видами, то можна зробити інтерпретацію екологічного статусу видів, тобто виявити ключові екологічні групи (ekomorфи) і встановити приналежність видів до них.

Багатовимірне шкалювання дозволяє в рамках одного метричного простору оцінити розташування як видів, так і точок відбору проб. Координати точок відбору проб у вимірах багатовимірного шкалювання використані як предиктори екологічних характеристик середовища в цих точках. Застосовуючи отримані регресійні моделі можна одержати оцінки оптимальних умов для видів, якщо в цих моделях як предикторів уже використати координати видів у тих самих вимірах багатовимірного шкалювання. Види, які характеризуються подібними оптимальними значеннями екологічних факторів формують екологічні групи, або екоморфи. Відповідно для павуків ми виділяємо ценоморфи, гігроморфи, трофоценоморфи.

Таким чином, екоморфічна ідентифікація виду несе інформацію про його ландшафтно-біогеоценотичні преференції в умовах даної ділянки географічного простору. Екоморфічні спектри конкретних угруповань павуків розкривають їхню роль і місце в біогеоценозі в термінах, придатних для порівняння з іншими компонентами біогеоценозу.

Типологічна ідентифікація природного біогеоценозу будується на аналізі його рослинності. В умовах значної антропогенної трансформації екосистем рослинний покрив втрачає можливості надійного індикатора екологічної обстановки. Павуки, будучи екологічно пластичними і мобільними, населяють різні екосистеми – як природні, так і трансформовані (наприклад, сільськогосподарські поля, урбанізовані території, терриконики вугільних шахт). При цьому угруповання павуків демонструють високу чисельність і різноманіття. Щодо цього угруповання павуків можуть бути використані як індикатор стану й режимів екосистем в умовах антропогенного навантаження.

4.4. Розміщення тварин в екологічному й географічному просторах

Угруповання павуків можна використати як модельний об'єкт для вивчення впливу екологічних і просторових факторів на видовий склад і чисельність. У якості екологічних характеристик нами були використані умови зволоження едафотопу (гігротоп) і мінералізації ґрунтового розчину (трофотоп). Екологічні

дані були застосовані для одержання матриці екологічних розбіжностей в евклідовому просторі. Просторова матриця була отримана як результат парних відстаней між місцеперебуваннями. Об'єднання просторової й екологічної матриць було зроблено шляхом додавання парних відстаней між місцеперебуваннями як змінних в екологічну матрицю, перш ніж була проведена стандартизація й редукція в матрицю евклідових відстаней. Щоб упевнитися, що екологічні просторові дані не коррельовані, матриці відповідних відстаней були зрівняні за допомогою тесту Мантеля [512, 644]. Розрахунки проведені за допомогою програми «Mantel Nonparametric Test Calculator» (<http://www.terc.csiro.au/mantel.htm>). Дані за чисельністю павуків були зведені в матрицю парних коефіцієнтів подібності Брея-Куртіса [523]:

$$BC = \sum \frac{|n_{i,k} - n_{j,k}|}{n_{i,k} + n_{j,k}},$$

де $n_{i,k}$, $n_{j,k}$ – чисельність k -го виду в i - та j -місцеперебуванні.

Матриці подібності були розраховані для угруповання павуків у цілому, а також для ценотичних груп окремо: палюдантів, пратантів, пратантів-сильвантів, сильвантів і степантів. Кореляцію між матрицями подібності угруповань павуків і матрицями-предикторами (екологічною, матрицею географічних відстаней і екологічною+відстаней) оцінили за допомогою тесту Мантеля.

Застосування тесту Мантеля показало, що між матрицею географічних відстаней і екологічною матрицею існує дуже слабкий кореляційний зв'язок (рис. 4.10), що дозволяє вважати екологічну мінливість у межах вивченого регіону й розташування точок відбору даних незалежними від просторового компонента. У межах діапазону відбору проб, крайні точки якого відстоять на дистанції ледве менш 300 км, просторовий компонент не може не мати складової мінливості екологічних умов. Збори проведені як у степовий так і на півдні лісостепової зони, тому екологічні умови дуже різноманітні. Однак типологічно подібні умови зустрічаються як у лісостеповий так і степовий зонах (інтразональні байрачні діброви; азональні лугові й болотні угруповання, залишки зональних степових угруповань які можуть бути зустрінуті у різних географічних ділянках регіону).

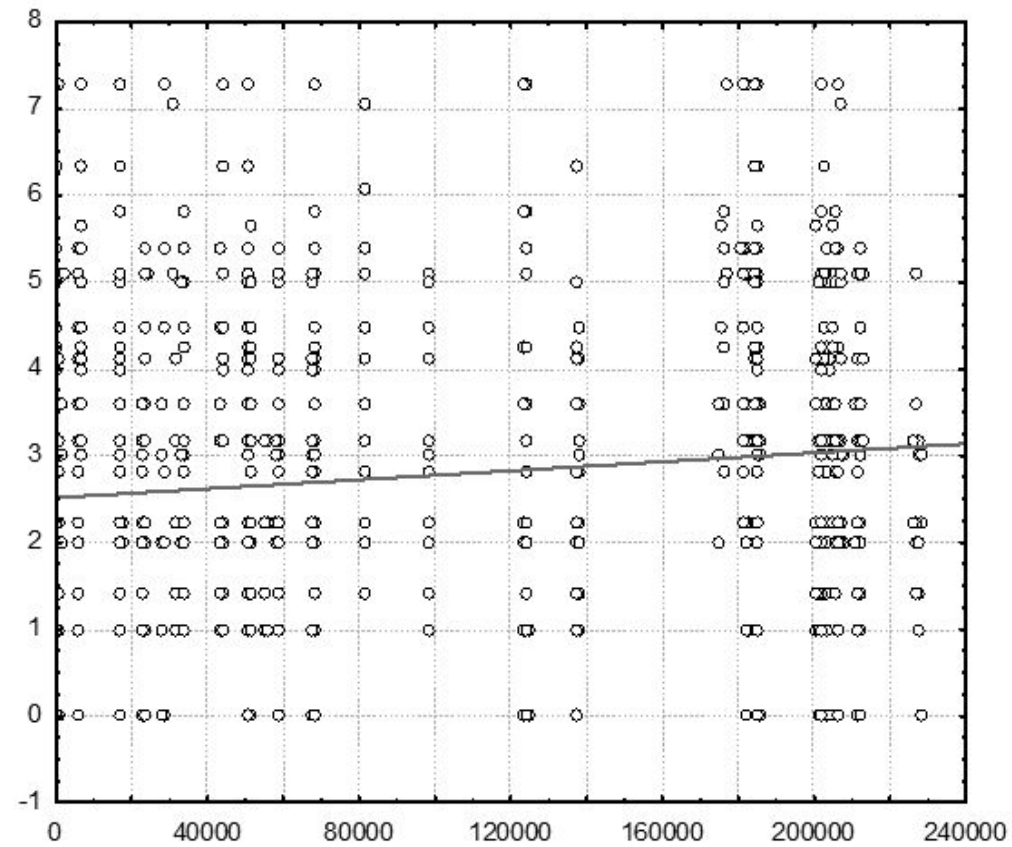


Рис. 4.10. Співвідношення між локальними екологічними факторами (вісь ординат, евклідова відстань між місцеперебуваннями у просторі екологічних факторів) і географічною відстанню (вісь абсцис, м) ($r=0,13$; $p=0,00$)

Було встановлено, що між матрицями угруповань павуків і екологічними й просторовими матрицями існує кореляційний зв'язок (табл. 4.6).

Таблиця 4.6

Коефіцієнти кореляції Пірсона за результатами теста Мантеля між матрицями угруповань павуків і матрицями просторових, екологічних і просторових, а також екологічних дистанцій (евклідів простір)

Комплекси павуків і екоморфи	Екологічна дистанція	Географічна дистанція	Екологічна й географічна дистанція
Герпетобіонтні павуки в цілому	0,21	0,16	0,21
Палюданти	0,26	-0,03	0,08
Пратанти	0,20	0,04	0,07
Пратанти-сильвантти	-0,11	0,31	0,11
Сильвантти	-0,09	0,03	-0,03
Степанти	0,34	0,13	0,40

Високі коефіцієнти кореляції з екологічними умовами характерні для степантів, палюдантів і пратантів. Негативні коефіцієнти кореляції встановлені для екологічних умов і пратантів-сильвантів і сильвантів.

Найбільший коефіцієнт кореляції із просторовою матрицею характерний для пратантів-степантів, трохи менший – для степантів. Спільна матриця просторових і екологічних відстаней подає більшу інформацію тільки у відношенні степантів, для інших екологічних груп і всього угруповання павуків у цілому об'єднання просторових і екологічних розбіжностей не дає приросту інформації.

Графічне уявлення взаємозв'язку між таксономічною відстанню й екологічним і просторовим предиктором дозволяє виявити нелінійний компонент у ряді залежностей (рис. 4.11). Так, рівнянням другого ступеня може бути описаний взаємозв'язок між екологічною відстанню й таксономічною матрицею, отриманої на основі чисельності видів-сильвантів.

Вплив відстані між місцеперебуваннями на їх таксономічну структуру також має нелінійний характер – після відстані 140–150 км спостерігається тенденція до зближення типів таксономічних структур (рис. 4.12).

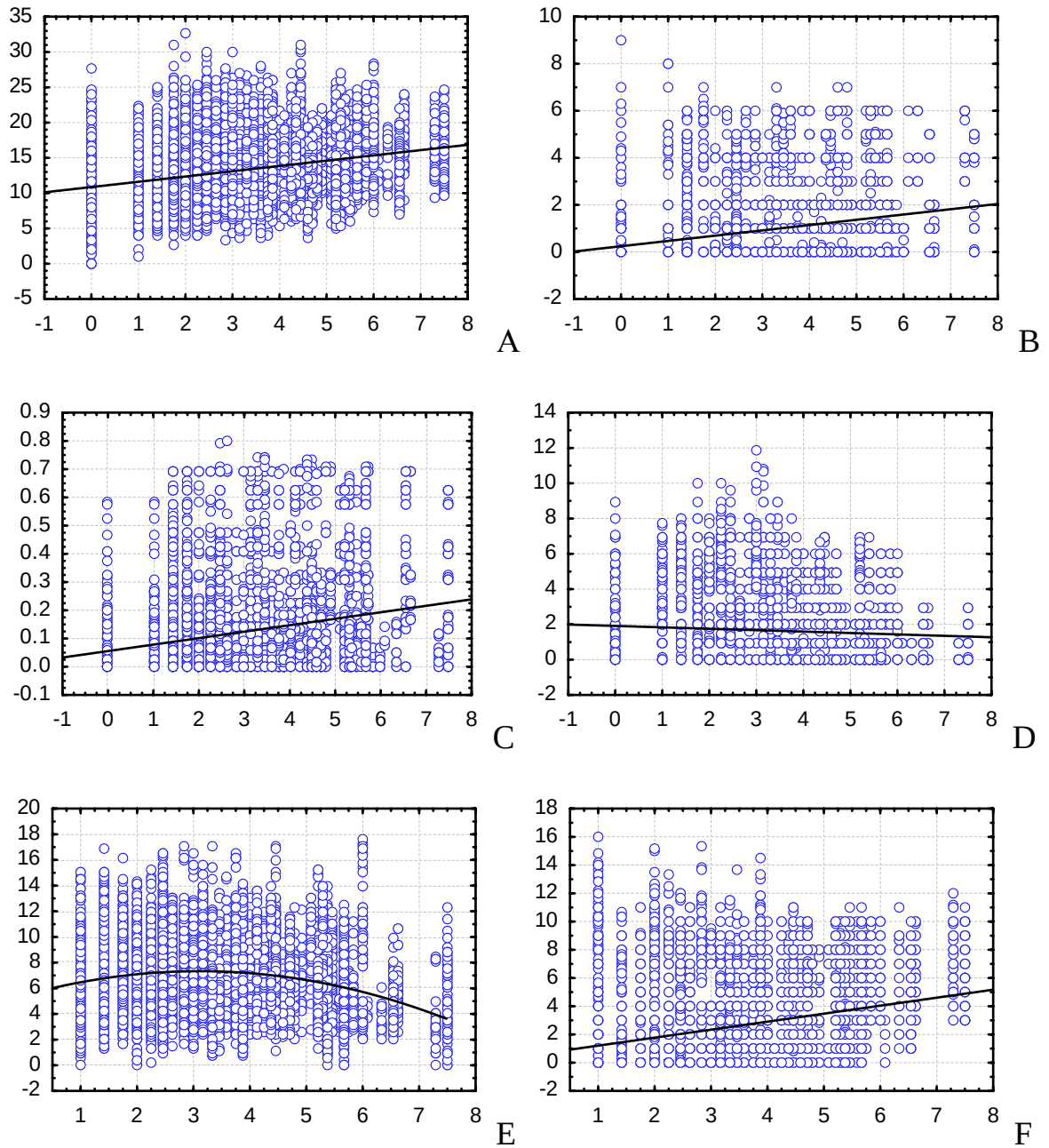


Рис. 4.11. Співвідношення між екологічною дистанцією (вісь абсцис, евклідова відстань в екологічному просторі) і таксономічною дистанцією (вісь ординат, відстань Брея-Куртиса) для всіх видів (A, $r = 0,27$; $p = 0,00$); для палюдантів (B, $r = 0,24$; $p = 0,00$); пратантів (C, $r = 0,13$; $p = 0,00$); пратантів-сильвантів (D, $r = -0,07$; $p = 0,00$); сильвантів (E, $r = -0,05$; $p = 0,00$); степантів (F, $r = 0,29$; $p = 0,00$)

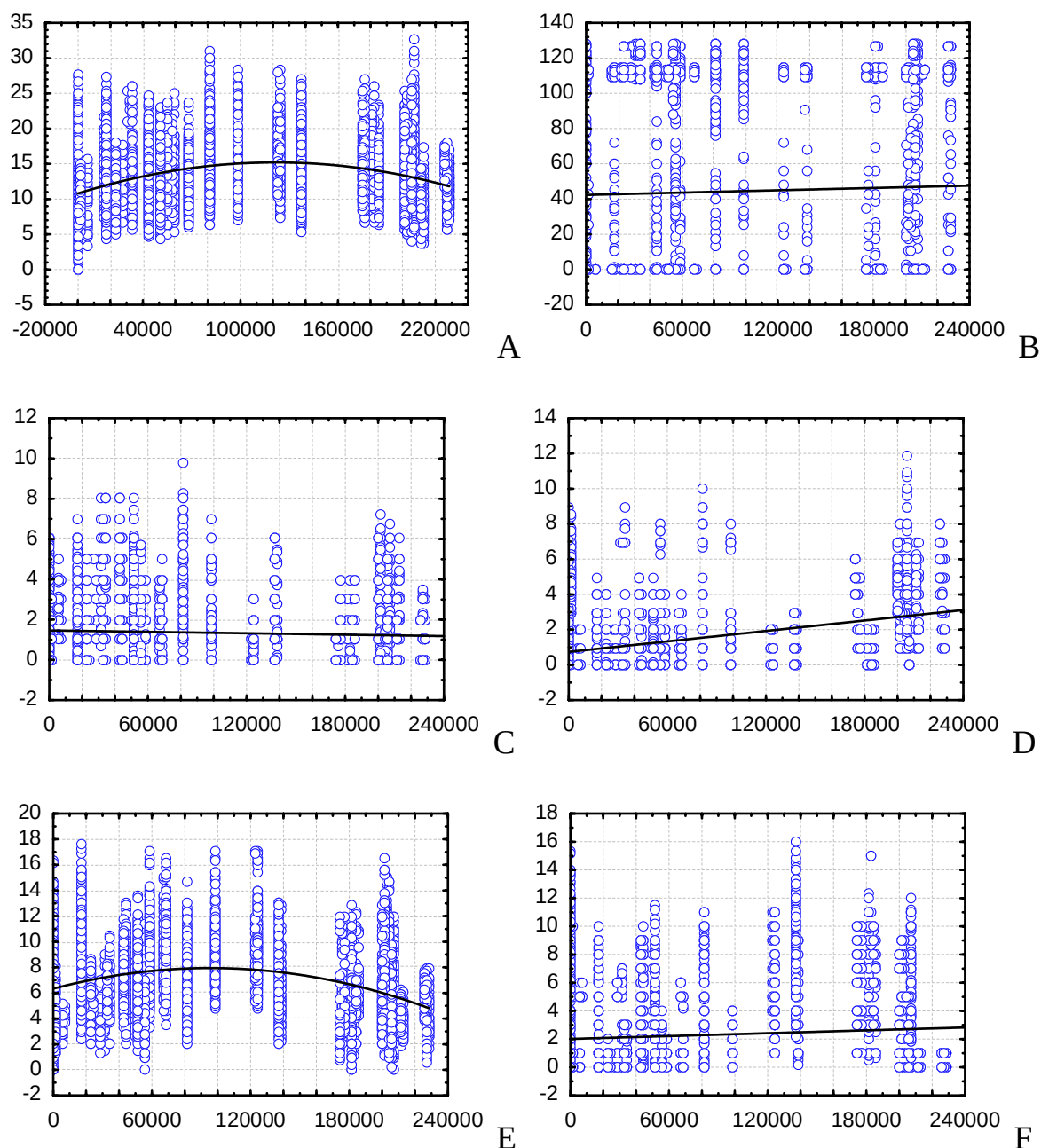


Рис. 4.12. Співвідношення між географічною дистанцією (вісь абсцис, м) і таксономічною дистанцією (вісь ординат, дистанція Брея-Куртіса) для всіх павуків (A, $r = 0,16$; $p = 0,00$), для палюдантів (B, $r = 0,017$; $p = 0,09$), пратантів (C, $r = -0,06$; $p = 0,00$); пратантів-сильвантів (D, $r = 0,43$; $p = 0,00$); сильвантів (E, $r = -0,013$; $p = 0,00$); степантів (F, $r = 0,09$; $p = 0,00$)

Поряд із загальним списком видів ця закономірність виражена для сильвантів і степантів. Павуки мають досить високу здатність до розселення й екологічною пластичністю. Часто багато видів павуків зустрічаються в широкому діапазоні екологічних умов, наприклад, від ультрагігрофільних болотних до

ксерофільних степових. Усі павуки є хижаками, тому за рядом ознак можуть цілком відповідати передумовам теорії нейтральності. Однак, як показали результати нашого дослідження, роль екологічного простору в організації угруповань павуків дуже значна. Як для усього угруповання в цілому, так і для його екологічних груп (за винятком тільки пратантів-сильвантів) зі збільшенням екологічних розбіжностей місцеперебування зростають розбіжності таксономічної структури. Нелінійний характер взаємозв'язку екологічних умов і розбіжності угруповань із погляду видів-сильвантів свідчить про гетерогенність механізмів формування комплексів лісових видів. Очевидно, що угруповання сильвантів складаються зі стенотопних і евритопних видів. Необхідно відзначити особливості простору, що сформовано мірами екологічних відстаней. Ліворуч на осі абсцис розташовані близькі з погляду дистанції, але різні з погляду їхніх екологічних особливостей групи місцеперебувань. У міру просування вправо кількість можливих комбінацій відстаней зменшується й у саму крайню праву область графіка попадає обмежена кількість найбільш віддалених в екологічному просторі пар.

Нами встановлено, що серед сильвантів існує група видів, які зустрічаються в екологічно відмінних (можна сказати протилежних) умовах. Сильванти займають перехідне положення в екологічному просторі – вони зустрічаються в мезофільних і мезотрофних умовах. Отже, якщо вид віднесений до групи лісових видів (найтипівіше ценотичне оточення), але при цьому зустрічається в маргінальних умовах, то мова йде про групу евритопних видів.

Таким чином, види-сильванти з позицій механізмів формування структури угруповань складаються із двох комплексів, чим і може бути пояснений нелінійний характер зміни таксономічного відстані між угрупованнями в градієнті екологічної відстані. Одна частина (стенотопна) демонструє збільшення таксономічних розбіжностей при збільшенні екологічної відстані. Очевидно, для стенотопних видів нішова компонента є провідним структуроутворюючим фактором. Друга частина (евритопна) демонструє екологічну пластичність і для цієї частини комплексу роль нейтральності є істотною.

У просторовому аспекті для видів-сильвантів також спостерігається нелінійний характер залежності, що можна трактувати як дзеркальне відображення ситуації в екологічному просторі. Для частини видів (евритопних), як це припускає теорія нейтральності, спостерігається «дистанційне загасання» – зі збільшенням відстані таксономічні розбіжності збільшуються (ліва область графіка). Для іншої групи структура угруповання насамперед визначається екологічними факторами, а не відстанню (права область графіка).

Для пратантів-сильвантів роль нейтральних факторів, пов'язаних із просторовим компонентом, дуже важлива. Очевидно, що ця група, що займає азональні місцеперебування, дуже добре відповідає критеріям теорії нейтральності. Лучно-лісові місцеперебування в степовій зоні мають острівний характер розташування, а види, які цим місцеперебуванням надають перевагу, стикаються з істотними труднощами для поширення. Тому нейтральні фактори переважають у механізмах формування цієї групи павуків.

Очевидно, що екологічна обстановка є істотним аспектом, що визначає структуру угруповань павуків. Однак тільки одна теорія ніш не може пояснити закономірності мінливості їхньої організації. У ряді випадків теорія нейтральності має перевагу для пояснення типів динаміки угруповань павуків.

Висновки по розділу

1. У результаті багатовимірною шкалювання встановлено, що структуру угруповання павуків можна охарактеризувати за допомогою вісьмох вимірів, одержаних на основі метрики Брея-Куртіса та після вісконсіанської попередньої трансформації даних. Ключовими структуруючими факторами угруповання павуків є розбіжності середовища в розрізі степ-ліс, а також гігротоп і трофотоп едафотопу. Останнє сполучення визначає тип лісу за О. Л. Бельгардом, а у більш широкому сенсі – тип біогеоценозу.
2. Оцінки за регресійними моделями трофотопа та гігротопу, а також ценотичних типів, де у якості змінних-предикторів використані ваги видів за вимірами NMDS1-NMDS8, дозволяють установити місце розташування центроїда ніші виду за відповідним градієнтом. Екоморфи як цілісні екологічні групи

повинні характеризуватися нормальним законом розподілу кількісних екологічних характеристик у межах однієї екоморфи, при цьому вся сукупність екоморф може являти собою суміш нормальних розподілів. Цілісність і однорідність конкретної екоморфи є свідченням того, що її існування визначається структурно-функціональною організацією біогеоценозу, отже, екоморфічна структура компонентів біогеоценозу є відбиттям його організації.

3. Були виділені такі трофоценоморфи павуків: оліготрофоценоморфи, мезотрофоценоморфи, мегатрофоценоморфи, ультрамегатрофоценоморфи, а також та гігроморфи павуків: ксерофіли, мезофіли, гігрофіли та ультрагігрофіли. За допомогою регресійного аналізу за методом опорних векторів була оцінена ймовірність приналежності кожного виду павуків до окремого ценотичного типу (степовому, лісовому, луговому, болотному).

4. Екоморфічна ідентифікація виду несе інформацію про його ландшафтно-біогеоценотичні преференції в умовах даної ділянки географічного простору. Екоморфічні спектри конкретних угруповань павуків розкривають їхню роль і місце в біогеоценозі в термінах, придатних для порівняння з іншими компонентами біогеоценозу. Павуки як екологічно пластична і мобільна компонента біогеоценозу можуть бути використані як індикатор стану й режимів екосистем в умовах антропогенного навантаження.

5. Одержані дані свідчать про переважання ролі екологічних факторів у структуруванні угруповань герпетобіонтних павуків загалом, а також у структуруванні палюдантів, пратантів та степантів. Для пратантів-сильвантів переважне значення мають фактори нейтральної природи. Нелінійний характер взаємозв'язку екологічних умов і розбіжності угруповань із погляду видів-сильвантів свідчить про гетерогенність механізмів формування комплексів лісових видів. Це можна пояснити тим, що угруповання сильвантів складаються зі стенотопних і евритопних видів. Екологічна обстановка є істотним аспектом, що визначає структуру угруповань павуків. Однак тільки одна теорія ніш не може пояснити закономірності мінливості їхньої організації. У ряді випадків теорія нейтральності має перевагу для пояснення типів динаміки угруповань павуків.

ОРГАНІЗАЦІЯ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ УРБОЗЕМІВ НА РІЗНИХ ПРОСТОРОВИХ РІВНЯХ

5.1. Побудова плану відбору проб ґрунтових тварин в умовах міського ландшафту

Ґрунтова фауна міських екосистем є традиційним об'єктом вивчення в ґрунтовій зоології та урбоекології [263, 273, 276]. В умовах міста формуються специфічні ґрунти – урбоземи, які відрізняються від зональних сукупністю морфологічних, фізико-хімічних і біологічних властивостей [251, 346]. В умовах великих промислових міст основними складовими антропогенного навантаження є комплексна дія урбанізації й рекреації [74, 75]. В антропогенних ґрунтах у цілому зростає просторова гетерогенність [96, 97, 335]. Характер впливу цього процесу на просторові паттерни ґрунтової макрофауни міських ґрунтів не досліджений.

Дніпро є великим промисловим центром у степовій зоні України. Паркові насадження в його чорті відіграють істотну роль в оптимізації екологічних режимів і створенні комфортних умов для жителів міста. Висока функціональна активність і різноманіття ґрунтової фауни здійснюють її важливим фактором стійкості екосистем [364, 433, 435]. Для пізнання консортивного значення ґрунтової фауни може бути застосований екоморфічний підхід [210].

Ґрунтова макрофауна м. Дніпро вивчена вкрай слабо. Актуальним є вивчення трансформації просторових паттернів угруповань ґрунтової макрофауни в умовах міського середовища на різних просторових рівнях – досліджуваної точки, біогеоценозу й ландшафту. Свого вирішення вимагає завдання з'ясування екоморфічної організації ґрунтової макрофауни лісопаркових насаджень міста Дніпро.

У межах лісопаркового насадження, що сформовано на основі природного байрачного лісу (м. Дніпро, Ботанічний сад ДНУ імені Олеся Гончара), спостерігається комплекс природних і антропогенних градієнтів, що значно ускладнює вирішення завдання оптимального розміщення проб для виявлення закономірностей просторової мінливості екологічної структури тваринного населення ґрунтів. На тлі градієнтів трофності й вологості, які визначають у природних умовах диференціацію біогеоценозів, накладаються градієнти рекреаційного навантаження, хімічного забруднення від великої автодорожньої траси (проспект ім. Ю. Гагаріна) і малої автодороги (вул. Козакова). Також у тальвегу балки Довга зроблене заміщення природних ґрунтів на сильно техногенно трансформовані – техноземи, що сполучено зі значною трансформацією рельєфу: струмок, що протікає по тальвегу балки, поміщений у ринву й перекритий потужним шаром будівельного сміття. Таким чином, катений, або градієнтний підхід, для організації просторового розміщення «ключових ділянок» (полігонів, стаціонарних пробних площадок), що широко застосовується в області вивчення природних біогеоценозів, повинен бути значно вдосконалений для його застосування в умовах урбанізованого середовища.

Існують різні підходи для виявлення та картування ґрунтових умов, які впливають на просторову мінливість продуктивності екосистем [156]. Для виконання цього завдання може бути використана інтенсивна стратегія відбору ґрунтових зразків у комірках регулярної сітки. Однак, такий тип інтенсивного збору даних по комірках регулярної сітки є трудомістким і витратним, що робить такий підхід непрактичним для застосування в умовах значної досліджуваної території. Тому вивчення ґрунтових тварин і едафічних властивостей по регулярній сітці проведено тільки в межах експериментальних полігонів [25].

У роботі Francis, Schepers [567] був застосований метод вибіркового збору ґрунтових зразків для визначення границь зон застосування добрив. Визначення місць відбору проб здійснено на основі відомостей про колір ґрунту, текстури, кута нахилу поверхні, ерозійних характеристик. Едафічні властивості впливають на спостережувану електропровідність ґрунту (EC_a), просторовий розподіл цього

показника в межах поля забезпечує потенційну можливість картування просторової мінливості едафічних властивостей, ґрунтуючись на доборі ґрунтових проб, місце відбору яких визначається за $ЕС_a$. У випадку, коли $ЕС_a$ корелює з певною ґрунтовою властивістю, то $ЕС_a$ -спрямована система збору зразків дозволить установити просторовий розподіл цієї властивості, а також оптимальну кількість і місця положення відбору проб для характеристики мінливості при мінімізації трудозатрат [545]. Також, якщо $ЕС_a$ корелює із урожайністю, те $ЕС_a$ -спрямована система відбору зразків може бути використана для ідентифікації ґрунтових властивостей, які впливають на мінливість урожайності [545].

Координати місць відбору проб вимірювали за допомогою GPS-навігатора Magellan 315. Спостерігач із фіксованим положенням одночасно таким же приладом вимірював свої координати в момент виміру координат у кожному місці виміру ґрунтових властивостей, що дозволило робити корекцію виміру координат для досягнення більшої точності. Показники варіабельності (точності) GPS-навігатора Magellan 315 представлені в таблиці 5.1.

Стандартна помилка вказує, на скільки вибіркове середнє відрізняється від середнього генеральної сукупності. Координата x характеризується стандартною помилкою 1,58 м, а y – 2,44 м. Однак, діапазон варіювання вимірюваних координат нерухомої станції за допомогою GPS-навігатора Magellan 315 становить 143 і 232 м, незважаючи на наявність у цьому приладі функції усереднення координат за деякий проміжок часу. Тому імпровізована DGPS – диференціальна система позиціювання із двома станціями – однієї стаціонарної й однієї рухливої – дозволяє одержати досить точні оцінки координат місць відбору проб.

На рисунку 5.1 показане розміщення місць відбору проб у межах досліджуваної території. Важливо відзначити, що геопросторові виміру $ЕС_a$ самі по собі не можуть прямо характеризувати просторову мінливість ґрунтових властивостей. У дійсності, вимірювання $ЕС_a$ дають обмежену пряму інформацію

про фізико-хімічні властивості ґрунту, які впливають на врожай, впливають на транспорт розчинених речовин або визначають якість ґрунту.

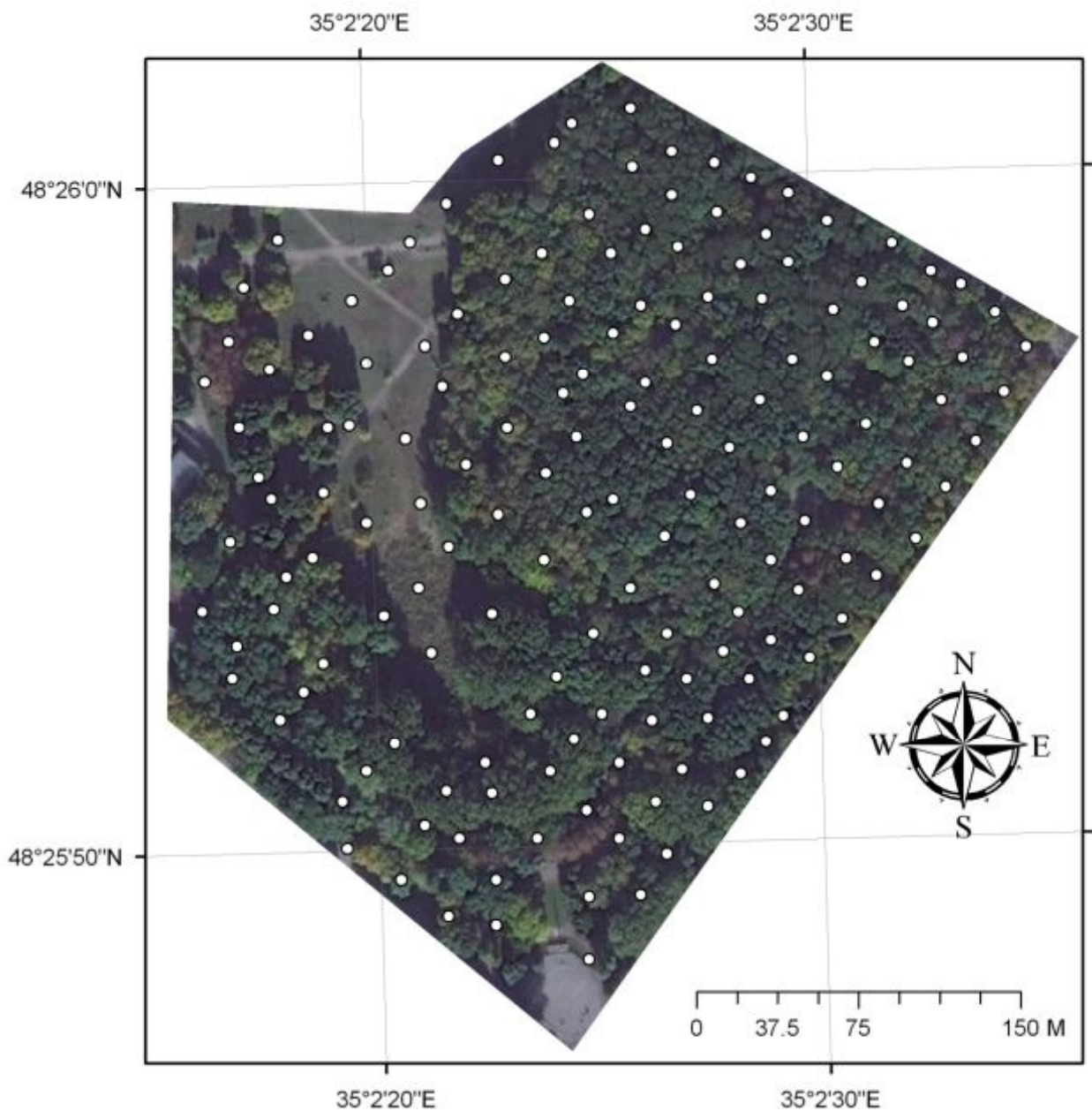


Рис. 5.1. Просторове розміщення місць відбору проб (точки) у межах парку ім. Ю. Гагаріна (м. Дніпро)

Однак спостереження за зміною в просторі $ЕС_a$ забезпечують інформацією, необхідною для організації збору агрохімічних зразків. Такий підхід є економічним засобом для оптимізації збору даних про ґрунт [169].

Варіабельність показань GPS-навігатора Magellan 315 у точці з фіксованим місцем розташування протягом вимірів 20 липня 2011 р. з 9:17 до 15:49 за київським часом (координати – UTM, 36 зона)

Координати	Обсяг вибірки	Середнє	Мінімум	Максимум	Стандартне відхилення	Стандартна помилка
x	188	651057,07	651000,00	651143,00	21,69	1,58
y	188	537001,54	536840,00	537072,00	33,39	2,44

Місця розташування пробних полігонів та їхня кількість можуть бути визначені на основі таких програмних продуктів, як ESAP [546].

Чутливим індикатором рекреаційного навантаження є твердість ґрунту. Тому для оптимальної організації розміщення експериментальних полігонів у межах лісопаркового насадження у якості «керуючих» змінних разом з електропровідністю використалися дані по твердості ґрунту.

Вимірювання спостережуваної електропровідності ґрунту (EC_a) на глибині 0–5 см і (у трикратній повторності) твердості ґрунту та глибинах 0–5, 5–10, ..., 45–50 см (в однократній повторності) зроблено за квазірегулярною сіткою з дистанцією між місцями відбору близько 30 м. Вимірювання були зроблені в 163 точках. Час, що зайняли вимірювання, склав близько 7 годин. Загальна площа полігону склала 19,8 га. Таким чином, швидкість обстеження території склала 2,83 га/году із щільністю точок обстеження 8,24 точок/га або 23,9 точок/годину.

Збір матеріалів дозволив установити статистичні й геостатистичні характеристики твердості й електропровідності ґрунту в зоні парку, а також густоти деревостану (табл. 5.2). Установлено, що твердість ґрунту варіює від 2,09 (на глибині 0–5 см) до 3,44 МПа (на глибині 30–35 см), після чого твердість трохи знижується до рівня 3,15–3,29 МПа на глибині 40–50 см. Граничний для корневих систем рослин рівень твердості ґрунту в 3 МПа [335] перевищується в 5 % випадків уже починаючи із глибини 15–20 см, що свідчить про значну роль цього показника в організації рослинного угруповання в досліджуваній території.

Характеристики ґрунту та щільності деревостану

Показни ки	Статистики					Геостатистики (експонентна модель)				
	Серед нє	Довірчий інтервал		CV, %	Ст. помилка	C ₀	C ₁	C ₀ +C ₁	SDL, %	Радіус впливу, м
		– 95%	+ 95%							
Твердість ґрунту, на глибині, см, у МПа										
0–5	2,09	1,86	2,31	68,88	0,11	0,01	0,41	0,42	2,38	43,5
5–10	2,28	2,08	2,47	55,28	0,10	0,11	0,55	0,66	16,67	73,5
10–15	2,50	2,27	2,73	59,54	0,12	0,19	1,06	1,25	15,20	105,6
15–20	2,91	2,62	3,21	65,00	0,15	0,25	1,56	1,81	13,81	80,3
20–25	3,05	2,75	3,35	64,07	0,15	0,61	1,85	2,46	24,80	85,7
25–30	3,28	2,95	3,61	65,35	0,17	1,17	2,42	3,59	32,59	86,42
30–35	3,44	3,11	3,78	62,11	0,17	1,51	1,50	3,01	50,17	106,4
35–40	3,40	3,08	3,73	62,44	0,17	0,83	1,52	2,35	35,32	172,1
40–45	3,15	2,86	3,44	59,31	0,15	0,34	2,11	2,45	13,88	173,5
45–50	3,29	3,01	3,57	55,30	0,14	0,41	2,23	2,64	15,53	184,6
Інші показники										
EC _a	0,59	0,53	0,64	60,44	0,03	0,08	4,52	4,60	1,74	34,0
Tree	2,87	2,55	3,20	73,13	0,16	1,25	3,63	4,88	25,61	85,9
PC1	0,00	–0,40	0,40	–	0,20	0,75	6,83	7,58	9,89	135,0
PC2	0,00	–0,19	0,19	–	0,10	0,09	1,39	1,48	6,08	36,3
PC3	0,00	–0,40	0,40	–	0,20	0,01	1,01	1,02	0,98	25,6

Умовні позначки: CV – коефіцієнт варіації; C₀ – нагетт-ефект; C₁ – частковий поріг, SDL – рівень просторової залежності (*spatial dependence level*) – $(100 * C_0 / (C_0 + C_1))$ [25]; EC_a – спостережувана електропровідність ґрунту, дСм/м; Tree – щільність деревостану, штук дерев у колі радіусом 5 м; PC1–PC3 – головні компоненти 1–3.

Коефіцієнт варіації твердості ґрунту знаходиться в діапазоні 55,28–68,88 %. Високий рівень варіабельності твердості свідчить про неоднорідність ґрунтового покриву й про ймовірну його композицію із ґрунтових одиниць різного таксономічного статусу. Інформація про твердість ґрунту має особливе значення для виділення однорідних ділянок, у межах яких формуються специфічні екологічні умови для життя ґрунтових тварин.

Рівень просторової залежності твердості ґрунту, оцінений за індексом SDL, варіює від високого (глибина 0–20 см і 40–50 см) до помірного (20–40 см). Радіус

впливу варіограми має тренд збільшення із глибиною при локальних максимумах на глибині 10–15 і 35–40 см. Це свідчить про те, що вертикальні ґрунтові шари характеризуються різними горизонтальними паттернами просторової мінливості.

Електропровідність ґрунту в середньому становить 0,59 дСм/м, а коефіцієнт варіації цього показника знаходиться на рівні 60,44 %. Початок засолення й гноблення рослинності діагностується величиною порядку 2 дСм/м [424]. Ця величина визначається в стані насичення ґрунту вологою. При висушенні до ММВ (максимальної молекулярної вологоємності), дана величина може збільшуватися у два рази й більше, досягаючи 4 дСм/м [423].

Критичного значення показники електропровідності досягають лише в декількох точках виміру. Ці точки перебувають поблизу болотистої ділянки у верхів'я відроза балки Довга (рис. 5.2). Ця ділянка позбавлена лісової рослинності. Більш піднесені ділянки характеризуються меншим значенням електропровідності. Поблизу проспекту ім. Ю. Гагаріна спостерігається шлейф локального підвищення електропровідності, очевидно внаслідок нагромадження розчинених солей, які застосовуються як антифриз у зимовий час.

Щільність деревостану дуже сильно варіює в межах парку – від 4–8 екз. у пробній ділянці радіусом 5 м (2,55–5,10 екз./акр) у лісопарковому насадженні до безлісних ділянок з окремими деревами. На щільність деревостану в лісопарковому насадженні сильний вплив робить рекреація – у зонах з інтенсивною мережею асфальтових і ґрунтових пішохідних доріжок щільність значно нижча. Комплекс вивчених показників був підданий аналізу головних компонент для зниження розмірності простору ознак (табл. 5.3). Метою аналізу головних компонент є одержати змінні, які в інтегральній формі відбивають основні взаємозалежності ознак. Такими змінними є головні компоненти. Головні компоненти 1–3 описують 76,56 % загальної дисперсії простору ознак, а 1–2 – 67,18 %. Головна компонента 1 відбиває протилежну залежність між твердістю на всіх вивчених глибинах і густотою деревостану: ділянки з більш високою густотою деревостану характеризуються меншою твердістю ґрунту.

Аналіз головних компонент показників ґрунту та щільності деревостану в
парку ім. Ю. Гагаріна (м. Дніпропетровськ)
(показані факторні ваги, що перевищують 0,3 за модулем)

Показники	PC 1	PC 2	PC 3
<i>Твердість ґрунту, на глибині, см, у МПа</i>			
0–5	–0,63		0,53
5–10	–0,78	–0,36	0,34
10–15	–0,83	–0,37	
15–20	–0,80	–0,43	
20–25	–0,83	–0,33	
25–30	–0,84		
30–35	–0,83		
35–40	–0,81	0,50	
40–45	–0,83	0,47	
45–50	–0,82	0,43	
<i>Інші показники</i>			
Log_EC		–0,41	–0,77
log_Tree	0,36		
<i>Власні числа й варіація</i>			
Власні числа	6,56	1,50	1,13
% загальної варіації	54,71	12,47	9,38
Кумулятивний %	54,71	67,18	76,56

Слід зазначити, що електропровідність не пов'язана із цією головною компонентою і, таким чином, не в змозі маркірувати відповідний тренд біогеоценотичного покриття. Просторова мінливість головної компоненти 1 характеризується високим рівнем просторової залежності – індекс SDL становить 9,89 %, а радіус впливу знаходиться на рівні 135,0 м. Головна компонента 2 указує на зворотну динаміку твердості ґрунту на глибинах 5–25 см з однієї сторони й 35–50 см – з іншої. Ця компонента указує на тренд збільшення твердості на малих глибинах і сполучене збільшення електропровідності ґрунту. Ця компонента не залежить від густоти деревостану.

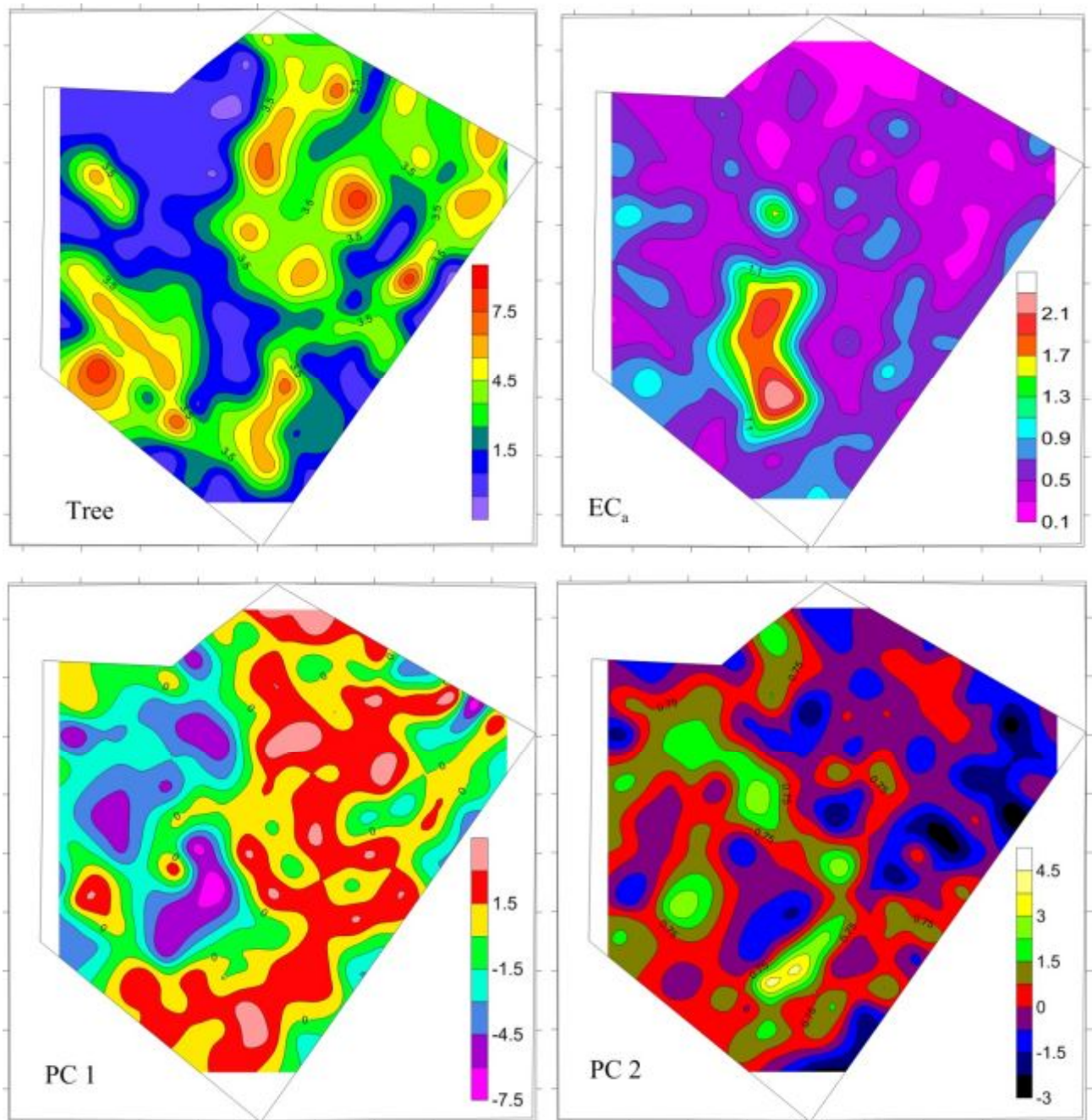


Рис. 5.2. Просторова варіабельність густоти деревостану (Tree), електропровідності ґрунту (EC) і перших двох головних компонент (PC 1 і PC 2)

Рівень просторової залежності цієї компоненти дуже високий – SDL становить 6,08 %. Радіус впливу – 36,3 м. Зазначені особливості головної компоненти 2 і характер просторової мінливості дозволяють інтерпретувати її як маркер рекреаційного навантаження. Аналіз рисунка 2 свідчить про те, що мінімальні значення головної компоненти 2, які відповідають максимальній

твердості верхніх ґрунтових шарів і електропровідності, спостерігаються в місцях найбільш густої мережі пішохідних доріжок у парку.

Головна компонента 3 свідчить про зниження електропровідності ґрунту при збільшенні його твердості в шарах 0–10 см. Можна припустити, що варіабельність вологості верхнього ґрунтового горизонту є причиною виникнення паттерна, що знайшов своє вираження у формі головної компоненти 3. Просторова складова мінливості головної компоненти 3 дуже висока ($SDL = 0,98 \%$), радіус впливу становить 25,6 м. Очевидно, що варіабельність едафічних властивостей, які описуються головною компонентою 3, є великомасштабною, тому використати цю компоненту для визначення оптимального розміщення сукупності експериментальних полігонів не є доцільним. Інакше кажучи те, що відповідає цьому тренд мінливості ґрунтових властивостей у найкращому ступені може бути вивчене на більш низькому масштабному рівні, який відповідає рівню окремого експериментального полігона.

Таким чином, нами виділені дві головні компоненти, які повною мірою відбивають найважливіші просторові тренди едафічних властивостей, що необхідно для обґрунтування оптимального розміщення експериментальних полігонів у межах досліджуваної території. Для виконання модель-основаного підходу для визначення місць розташування точок відбору проб у межах досліджуваної території при вивченні просторової мінливості ґрунтових властивостей використовується спеціалізоване програмне забезпечення, як наприклад ESAP (<http://www.ars.usda.gov/services/software/>). Програма ESAP використовує план відбору проб, заснований на просторовій моделі поверхні відгуку (*spatial response surface sampling* – SRSS). Алгоритм SRSS дозволяє визначити місце розташування мінімальної кількості точок відбору ґрунтових проб на основі інформації про просторову мінливість величини електропровідності ґрунту. Ми пропонуємо в якості змінних, на основі яких працює алгоритм, використати не просто дані про електропровідність ґрунту, а інтегральні змінні – головні компоненти.

Важливо відзначити наступні обставини. Як свідчать отримані результати, варіабельність електропровідності ґрунту визначається двома головними компонентами – 2 і 3, які є ортогональними, або незалежними змінними. Це свідчить про складний характер факторів, які визначають динаміку електропровідності ґрунту. Інформаційна значимість індикатора, що показує мінливість декількох незалежних факторів, невелика.

У той же час, головні компоненти 1 і 2, які запропоновано використати для алгоритму SRSS, як наслідок особливості аналізу головних компонент, є незалежними, тому кожна з них несе додаткову інформацію, що не дублюється. Також важливою особливістю головних компонент (1–3) є той факт, що вони характеризуються значно більш високим ступенем просторової детермінованості, чим більшість із обмірюваних змінних.

Результати застосування алгоритму SRSS на основі використання головних компонент 1 і 2 як керуючих змінних представлені на рисунку 5.3. Використання алгоритму SRSS на основі інтегральних змінних – головних компонент, дало можливість розмістити 20 експериментальних полігонів з метою виявлення особливостей просторової мінливості на різних масштабних рівнях. У кожному з полігонів закладено 105 ґрунтово-зоологічних проб розміром $0,25 \times 0,25$ м, таким чином, загальний обсяг вибірки по досліджуваній території становить 2100 проб. При квазірівномірному розміщенні цієї кількості проб одна проба доводилася б на $94,2 \text{ м}^2$. Така щільність відповідає середньому лінійному інтервалу між пробами 9,7 м, що можна розглядати як міру відповідного масштабу. Однак крім масштабу варто розглядати ще розмір проби як характеристику репрезентативності вибірки. Так, А. Д. Покаржевський і соавт. [323] показали, що зниження розміру ґрунтово-зоологічної проби разом зі збільшенням їхнього кількості значно збільшує статистичну значимість одержуваних оцінок угруповання ґрунтових тварин при співрозмірних зусиллях. Однак навряд чи можна визнати, що проба розміром $0,25 \times 0,25$ м буде здатною відбити особливості тваринного населення на ділянці розміром $94,2 \text{ м}^2$, інакше кажучи, проба складе 1 частину з 15070. Ієрархічна організація відбору проб значно змінює ситуацію.

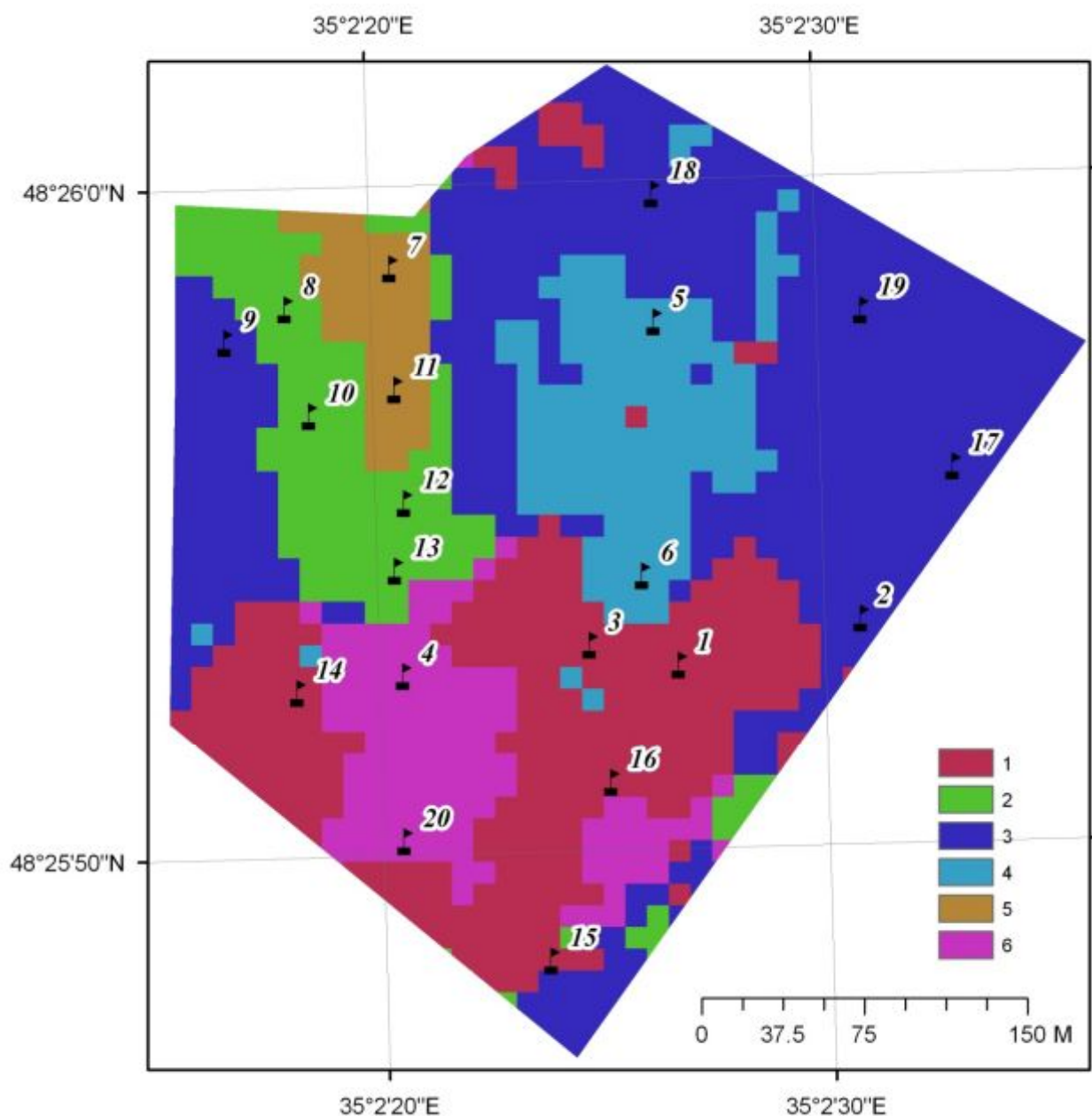


Рис. 5.3. Розташування експериментальних полігонів (зазначені прапорцями з нумерацією) і конфігурація основних біогеоценотичних одиниць (кластерів) (1-6 - нумерація кластерів)

Полігон розміром 7×15 проб з відстанню 2 м між пробами займе 420 м^2 . Відстань 2 м характеризує масштаб вивчення просторової мінливості угруповання ґрунтових тварин. Сумарна площа ґрунтово-зоологічних проб складає $6,56 \text{ м}^2$, що відповідає 1 частині на 64. Така вибірка представницька для оцінки видівого різноманіття й чисельності угруповання ґрунтових тварин у цілому й, крім того, така модель відбору проб дозволяє виявити закономірності просторової

мінливості угруповання. Ці закономірності дозволяють інтерполювати характеристики угруповання на ділянки, які не були охоплені безпосереднім розбором проб у межах експериментального полігону. В середньому один з 20 експериментальних полігонів представляє 1/20 частину досліджуваної території площею 9890 м² (197796/20 м²). Як відзначався, один полігон займає площу 420 м², що дає відношення площі репрезентативної ділянки до площі полігона як 23,5:1. Таке співвідношення значно відрізняється від варіанта із квазірегулярним розміщенням ґрунтово-зоологічних проб по ділянці.

5.2. Типізація ділянок досліджуваного полігона

Важливим завданням є виявлення типологічно (у розумінні О. Л. Бельграда) однорідних ділянок досліджуваної території. Для цієї мети нами був застосований метод фітоіндикації (Додаток 3, 4). Характеристики екоморфічних спектрів рослинності експериментальних полігонів представлені в таблиці 5.3. Аналіз представлених даних свідчить про широке різноманіття екологічних умов, представлених у межах досліджуваної території. Експериментальними полігонами охоплені стації з лісовою, луговою й степовою рослинністю в різних співвідношеннях – від моноценозів до амфіценозів. Трофоморфи представлені мегатрофами й мезотрофами від практично повного домінування мезотрофів до повної переваги мегатрофів. Гігроморфічний спектр знаходиться в діапазоні від сухуватих (перевага ксеромезофілів) до свіжих (перевага мезофілів) умов. Світловий режим знаходиться у діапазоні від перехідного між напівтіньовим і напівпроясненим (парітет геліосціофітів і сціогеліофітів) до проясненого (домінування геліофітів).

Експериментальні полігони характеризуються деяким ступенем подібності екоморфічних структур, що дозволяє припускати приналежність декількох полігонів до одного типу біогеоценозу (типу лісу або типу лісорослинних умов для безлісних ділянок). Виявлення відносин подібності/розбіжності проведено за допомогою процедури ієрархічного кластерного аналізу (рис. 5.4).

Екоморфічні спектри рослинності експериментальних полігонів у парку
ім. Ю. Гагаріна (м. Дніпропетровськ) (дані представлені в частках від 1
проективного покриття)

№ полігона	Ценоморфи				Трофоморфи		Гігоморфи			Геліоморфи		
	Pr	Ru	Sil	St	MgTr	MsTr	MsKs	KsMs	Ms	HeSc	ScHe	He
1	0,02	0,02	0,93	0,03	0,10	0,90	0,15	0,03	0,82	0,08	0,85	0,07
2	–	0,08	0,85	0,08	0,54	0,46	0,15	0,31	0,54	0,08	0,77	0,15
3	–	–	1,00	–	0,11	0,89	0,08	0,05	0,87	–	0,92	0,08
4	0,69	0,01	0,27	0,01	0,74	0,17	0,07	0,14	0,75	0,02	0,92	0,06
5	0,05	–	0,94	0,02	0,27	0,71	0,10	0,35	0,55	0,05	0,92	0,03
6	0,03	0,01	0,96	–	0,28	0,71	0,04	0,10	0,85	0,16	0,82	0,01
7	0,43	0,30	–	0,24	0,71	0,29	0,22	0,65	0,08	–	0,46	0,54
8	0,39	0,05	0,46	0,10	0,39	0,56	0,10	0,51	0,37	0,12	0,78	0,10
9	–	–	0,83	0,17	0,50	0,50	0,17	0,50	0,33	–	0,83	0,17
10	0,49	0,08	0,36	0,06	0,32	0,59	0,08	0,38	0,54	0,01	0,74	0,24
11	0,22	–	0,02	0,73	0,70	0,22	0,64	0,25	0,08	–	0,20	0,80
12	0,41	0,04	0,15	0,41	0,37	0,56	0,33	0,33	0,30	0,04	0,59	0,37
13	0,50	0,03	0,27	0,19	0,49	0,48	0,13	0,50	0,35	0,01	0,86	0,13
14	0,02	–	0,96	0,02	0,06	0,91	0,08	0,08	0,83	0,04	0,91	0,06
15	0,01	–	0,98	0,01	0,07	0,92	0,03	0,01	0,94	0,03	0,94	0,03
16	0,02	0,01	0,76	0,21	0,07	0,91	0,24	0,04	0,71	0,15	0,82	0,03
17	0,06	–	0,82	0,12	0,14	0,82	0,14	0,12	0,73	0,63	0,27	0,10
18	0,03	0,01	0,90	0,06	0,39	0,61	0,06	0,36	0,58	0,23	0,74	0,03
19	0,08	0,02	0,84	0,06	0,29	0,69	0,10	0,26	0,65	0,48	0,40	0,11
20	0,89	–	0,10	0,01	0,94	0,04	0,03	0,03	0,93	–	0,97	0,03

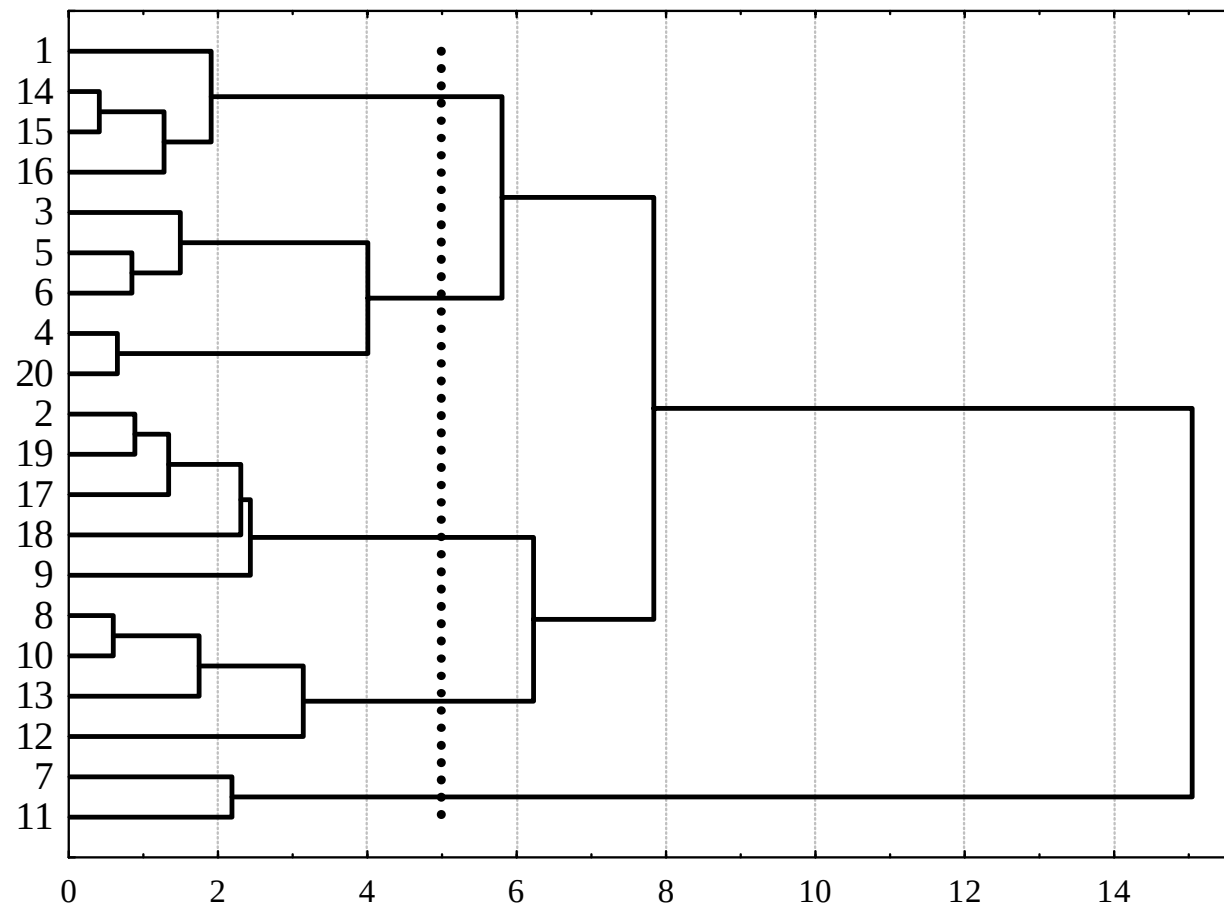


Рис. 5.4. Кластерний аналіз полігонів за екоморфічними спектрами рослинності

(міра подібності - коефіцієнт Пірсона, правило амальгамації - метод Варда); вертикальна штрих-лінія показує рівень виділення 6 кластерів; по осі абсцис - рівень розбіжності, по осі ординат - нумерація експериментальних полігонів.

Кластерний аналіз дозволив виділити 6 кластерів експериментальних полігонів, які відрізняються подібністю біогеоценотичної обстановки в межах кластера та відмінністю – між кластерами. Для візуалізації відносин подібності/розбіжності, підтвердження вірогідності розбіжності екологічних особливостей кластерів і виявлення основних трендів, які ці відносини визначають, проведений дискримінантний аналіз кластерного рішення (рис. 5.5, табл. 5.4). Дискримінантні функції відбивають основні екологічні особливості, які диференціюють біогеоценотичний покрив у межах досліджуваної території. Дискримінантна функція 1 характеризує градієнт ценотичних відносин лугового типу круговороту речовин (позитивні значення функції) і лісового типу круговороту (негативні значення функції). На ценотичні взаємини накладаються режими трофності (мегатрофний луговий і мезотрофний лісовий). Дискримінантна функція 2 розділяє лучно-лісові амфіценози й лугові моно- або псевдомоноценози. Проведені кластерний і дискримінантні аналізи дозволяють об'єднати 20 експериментальних полігонів (кількість 20 – довільне, яке визначається такою суб'єктивною обставиною, як методична й практична можливість їх вивчити) в 6 одиниць типів біогеоценозів, існування яких є об'єктивним і відбиває структуру біогеоценотичного покриву.

Біогеоценотичний діагноз визначає місце розташування екосистеми в екологічному просторі. Наступним важливим завданням є визначення місця розташування й конфігурації біогеоценотичного об'єкта в просторі. Слід зазначити, що саме відсутність границь у межах фітоценозу й визначає границі біогеоценозу. Для вирішення поставленого завдання ми використали кореляцію між спектральними особливостями поверхні Землі, одержуваними при дистанційному зондуванні й просторовому розміщенні географічних об'єктів на земній поверхні. У місцях розташування центроїдів експериментальних полігонів зроблений вимір («екстракція» значень растрових шарів) ознак, отриманих або шляхом безпосередніх польових вишукувань із наступним геостатистичним моделюванням, або ознак, отриманих за допомогою дистанційного зондування Землі (ДЗЗ).

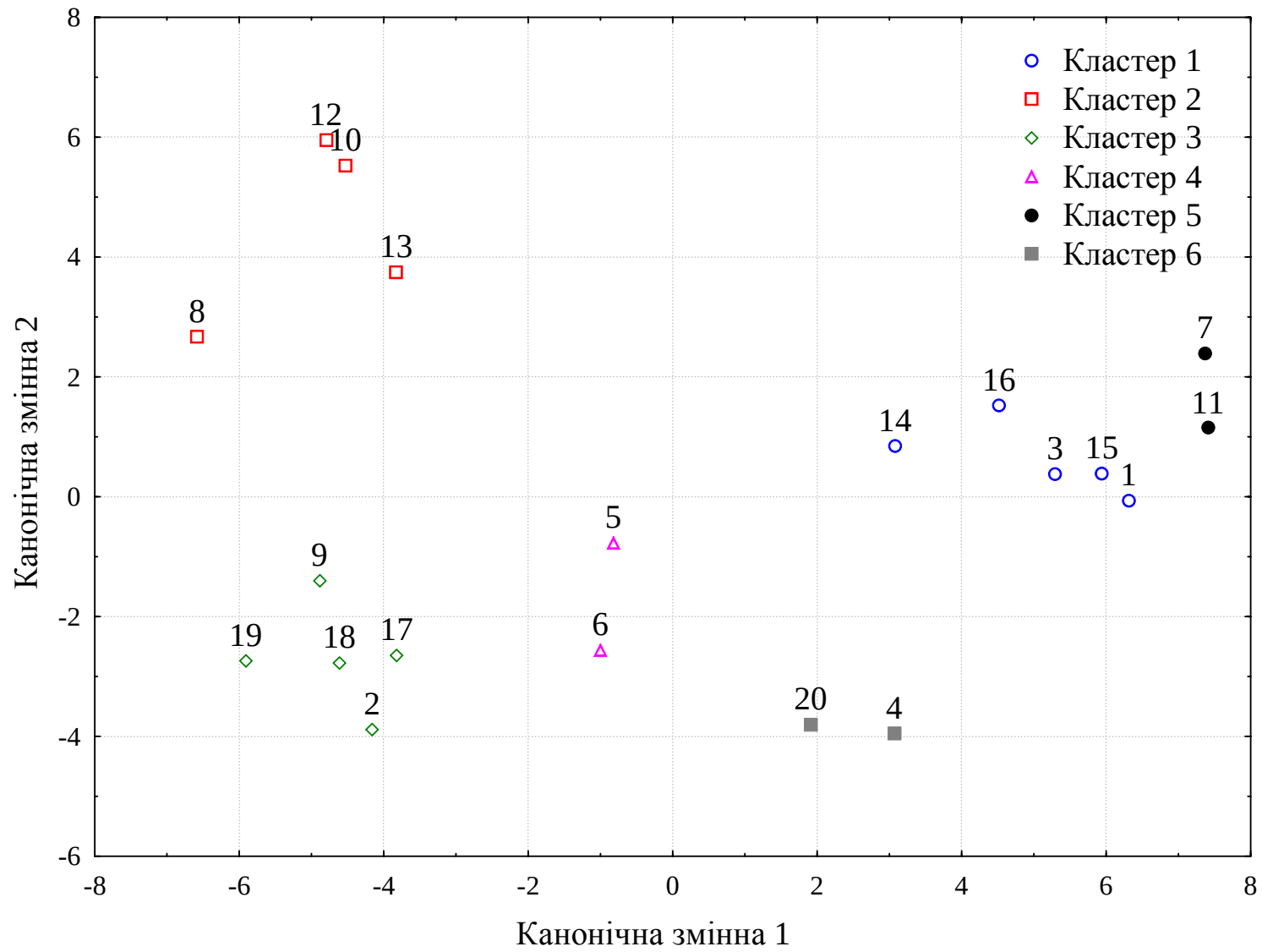


Рис. 5.5. Розташування полігонів у дискримінантном просторі

З польових даних, це розглянуті раніше твердість і електропровідність ґрунту, а також густота деревостану. З даних ДЗЗ – це два блоки даних: цифрова модель рельєфу (ЦМР) і її похідні – топографічний індекс вологості (TWI) і індекс ризику ерозії (LS), а також вегетаційні індекси, отримані на основі мультиспектральних знімків Landsat – NDVI, GreenNDVI, NDWI (рис. 5.6).

Таблиця 5.4

Факторна структура дискримінантних функцій

Екоморфи	Функція 1	Функція 2	Функція 3
Pr	0,13	–0,31	–0,02
Ru	0,03	0,02	0,03
Sil	–0,18	0,15	–0,08
St	0,04	0,04	0,04
MgTr	0,12	–0,08	–0,01
MsTr	–0,14	0,11	0,02
MsKs	0,03	0,04	0,07
KsMs	0,04	0,04	–0,14
Ms	–0,08	–0,08	0,07
HeSc	–0,01	0,04	–0,09
ScHe	–0,05	–0,08	0,02
He	0,10	0,08	0,12

Таким чином, отримана навчальна вибірка, що використана для проведення класифікації методом опорних векторів. Аналіз виконаний за допомогою бібліотеки kernlab [611], функція ksvm, тип – "C-svc" (С-класифікація), ядро – "anovadot". На основі навчальної вибірки проведена класифікація всіх точок растра, які відбивають досліджувану територію. У результаті отримана конфігурація типів біогеоценозів (кластерів), представлена на рисунку 5.3. Кожний із кластерів характеризується деяким ступенем однорідності рослинного покриву, едафічних властивостей, обмірюваних у польових умовах, спектральних характеристик, які можуть бути отримані при дистанційному зондуванні Землі й геоморфологічних особливостей.

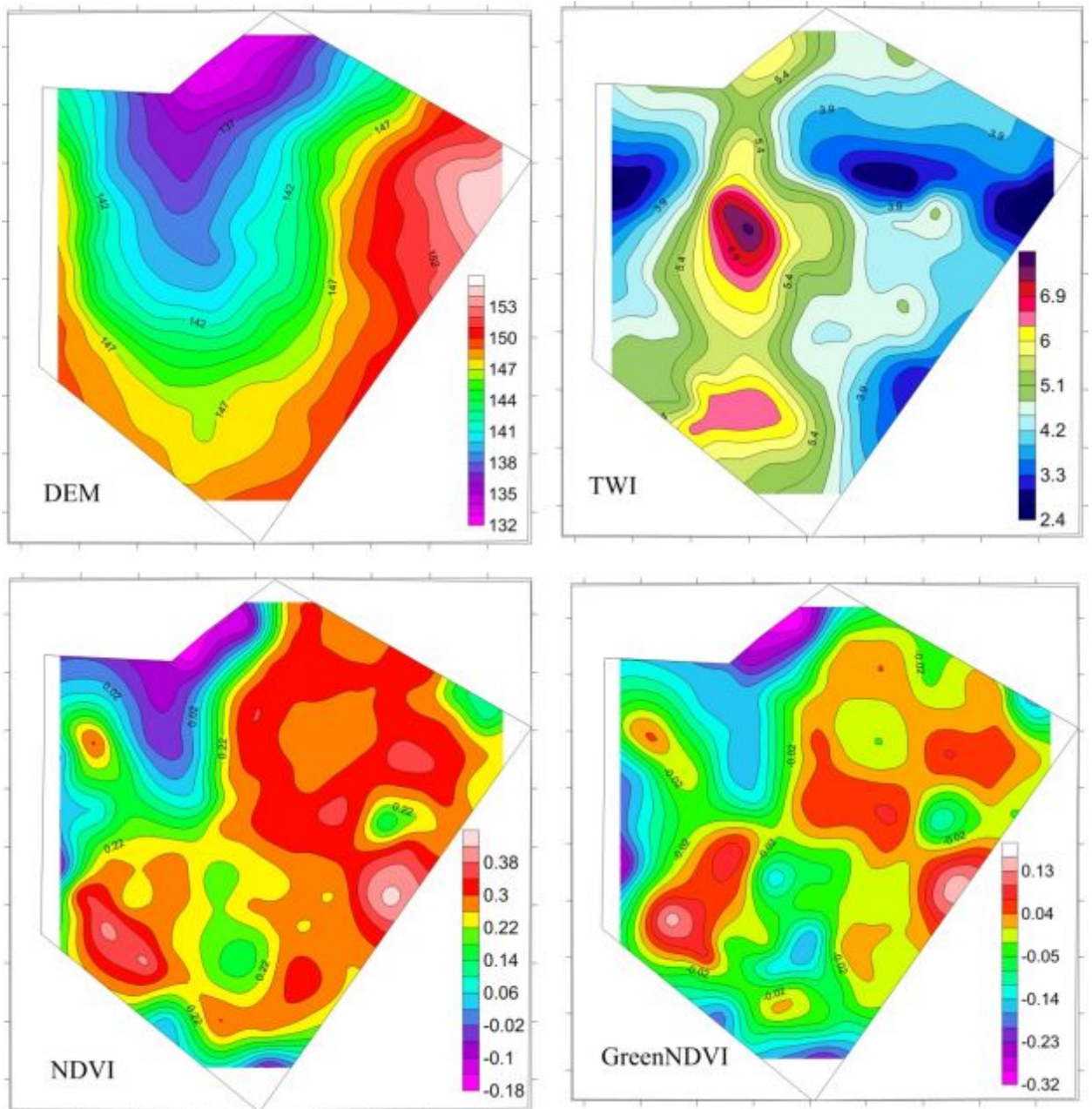


Рис. 5.6. Цифрова модель рельєфу (DEM), просторова варіабельність топографічного індексу вологості (TWI), нормалізованого диференціального вегетаційного індексу (NDVI) і індексу GreenNDVI

Ці обставини в комплексі дозволяють оцінювати встановлені ділянки як відособлені типи біогеоценозів. Екологічний зміст типів біогеоценозів встановлено нами за допомогою екоморфічного аналізу рослинності за О. Л. Бельгардом [35]. Екоморфічні спектри цих типів представлені в таблиці 5.5. Аналіз даних, наведених у таблиці, дозволяє дати біогеоценотичний діагноз виділеним кластерам.

Класстер 1 є мезотрофним (на середньобагатих ґрунтах) мезофільним (свіжим) лісовим моноценозом з напівпроясненим світловим режимом – D_{ас} 2. Займає 19,44 % досліджуваної площі.

Класстер 2 є мега-мезотрофним (перехідні ґрунти між середньобагатими й багатими ґрунтами) ксеромезофільним (свіжуватим) лісо-луговими з елементами остепніння амфіценозом з напівпроясненим світловим режимом – 2,5СГ_{1,5}. Займає 17,32 % досліджуваної площі.

Таблиця 5.5

Екоморфічні спектри основних типів біогеоценозів (БГЦ)

Екоморфи й площа ділянок	Типи БГЦ (кластери)					
	1	2	3	4	5	6
Ценоморфи						
Pr	0,01	0,45	0,03	0,04	0,33	0,79
Ru	0,01	0,05	0,02	0,01	0,18	0,02
Sil	0,93	0,31	0,85	0,95	0,01	0,19
St	0,05	0,19	0,10	0,01	0,49	0,01
Трофоморфи						
MgTr	0,09	0,39	0,37	0,28	0,71	0,84
MsTr	0,91	0,55	0,62	0,71	0,25	0,11
Гігроморфи						
MsKs	0,11	0,16	0,12	0,07	0,43	0,05
KsMs	0,04	0,43	0,31	0,23	0,45	0,09
Ms	0,83	0,39	0,56	0,70	0,08	0,84
Геліоморфи						
HeSc	0,06	0,04	0,28	0,11	0,00	0,01
ScHe	0,89	0,74	0,60	0,87	0,33	0,94
He	0,05	0,21	0,11	0,02	0,67	0,05
Площа						
Площа ділянок, га	3,85	3,43	9,17	1,38	0,73	1,23
Частка від загальної площі, %	19,44	17,32	46,36	6,99	3,68	6,20

Класстер 3 є мега-мезотрофним (перехідні ґрунти між середньобагатими й багатими ґрунтами) мезофільним (свіжим) лісовим псевдомоноценозом з

елементами остепніння з напівпроясненим світловим режимом – $D_n 2$. Займає 46,36 % досліджуваної площі.

Кластер 4 є мега-мезотрофним (перехідні ґрунти між середньобагатими й багатими ґрунтами) мезофільним (свіжим) лісовим моноценозом напівпроясненим світловим режимом – $D_n 2$. Займає 6,99 % досліджуваної площі.

Кластер 5 є мегатрофним (на багатих ґрунтах) перехідним між мезоксеро- і ксеромезофільним (між сухуватим і свіжуватим режимом вологості) лучно-степовим амфіценозом зі значним рудеральним компонентом із проясненим світловим режимом – $ЗСГ_{1,25}$. Займає 3,68 % досліджуваної площі.

Кластер 6 є мегатрофним (на багатих ґрунтах) мезофільним (свіжим) лісо-луговим амфіценозом з напівпроясненим світловим режимом – $D_n 2$. Займає 6,20 % досліджуваної площі.

5.3. Просторові ієрархічні рівні розміщення ґрунтової макрофауни

Слідом за Мегарран [351] для вивчення просторового розміщення ґрунтових животних нами виділені наступні ієрархічні рівні просторового розподілу ґрунтових ґрунтової макрофауни.

Рівень досліджуваної точки – рівень «на якому працює дослідник, коли прийшов у поле» (розмірність $< 10^1 \text{ м}^2$). Як відзначають А. Д. Покаржевський і соавт. [393]: «Саме на рівні досліджуваної точки виявляється базовий зв'язок між компонентами середовища, як біотичними, так і абіотичними». У нашому випадку досліджуваною точкою є ґрунтово-зоологічна проба розміром $0,25 \times 0,25 \text{ м}$. У межах цієї точки проведене вимірювання екологічних характеристик середовища – твердості, електропровідності й температури ґрунту, висоти травостою, потужності підстилки й у деяких випадках – дистанцію від найближчого дерева. Розмірність цього рівня у нашому дослідженні становить $0,0625 \text{ м}^2$.

Рівень біогеоценозу (розмірність – $10^2 - 10^4 \text{ м}^2$) – має внутрішню структуру й упорядкованість взаємин між його компонентами [393]. Комплексний аналіз дозволив установити розмірність біогеоценотично однорідних ділянок у діапазоні

0,73–9,17 10^4 м^2 . Мінливість угруповань ґрунтових тварин на нижній границі діапазону розмірностей рівня біогеоценозу вивчена за допомогою закладення полігонів, проби в яких розташовані за регулярною сіткою й мають площу 4,2 10^2 м^2 . У межах полігонів може бути вивчена просторова мінливість угруповання ґрунтових тварин. У границях кожного типу біогеоценозу закладено 2-4 таких полігонів. Кожний полігон представляє деякий паттерн просторової організації. Можна припустити, що в межах кожного типу біогеоценозу угруповання ґрунтових тварин характеризуються подібними паттернами просторової мінливості. Визначені за допомогою комплексної методики границі біогеоценозів формують верхню границю діапазону розмірності рівня біогеоценозу. У рамках нашого підходу угруповання ґрунтових тварин на верхній границі діапазону розмірності розглядаються як однорідні в межах біогеоценозу й просторовий аспект торкає тільки загальної площі й конфігурації території, що займає біогеоценоз.

Рівень ландшафту формується мозаїкою біогеоценотичних одиниць (розмірність – $10^7 - 10^9 \text{ м}^2$). У нашому випадку ми маємо справу із фрагментом привододільно-балкової ландшафтної системи, що внаслідок цього має масштабну розмірність $1,9 \cdot 10^5 \text{ м}^2$. Просторовий контекст на ландшафтному рівні створюється площею, формою й взаємним розташуванням біогеоценотичних одиниць, а також екотонними ефектами, які виникають при їхній взаємодії. Екотонні ефекти також можуть бути відслідковані при вивченні просторових паттернів у межах окремих полігонів, проби у яких розташовані по регулярній сітці, якщо в якості просторової змінної будуть ураховуватися дистанції від границі між біогеоценозами.

5.4. Просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни лісового моноценоза з напівпроясненим світловим режимом

У даному розділі розглядається структура тваринного населення ґрунту ділянки парку ім. Ю. Гагаріна (кластер 1), що з комплексу показників віднесений до біогеоценотичного типу мезотрофного (на середньобагатих ґрунтах)

мезофільного (свіжого) лісового моноценозу з напівпроясненим світловим режимом – D_{ac}2. У межах даної ділянки (рис. 5.3) розміщено п'ять експериментальних полігонів – № 1, 3, 14, 15 і 16. Результати вивчення просторової організації угруповання ґрунтових тварин по полігону № 1 представлені в нашій статті [360], по полігону № 3 – у нашій статті [216]. У дисертації ми вважаємо за доцільне зупинитися тільки на розгляді полігона № 14.

Експериментальний полігон № 14

Характеристика таксономічного й екологічного різноманіття угруповання ґрунтової макрофауни досліджуваного полігона представлено в Додатку 7.

На досліджуваній ділянці було виявлено 35 видів ґрунтових тварин. Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 1004,04 екз./м².

Олігохети представлені енхитреїдами й дощовими черв'яками. Дощові черв'яки є численною й різноманітною групою сапрофагів у межах полігона й представлені 7 видами. По щільності дощові черв'яки становлять 60,77 % від загальної щільності населення ґрунтової макрофауни. Домінантом є власне-ґрунтовий верхньоярусний *Aporrectodea trapezoides*. Його чисельність становить 262,10 екз./м². Власне-ґрунтові дощові черв'яки представлені також *Aporrectodea rosea* і *Octolasion lacteum*, підстилкові – *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus tenuis* і *Eisenia fetida*, ґрунтово-підстилкові – *Lumbricus rubellus*.

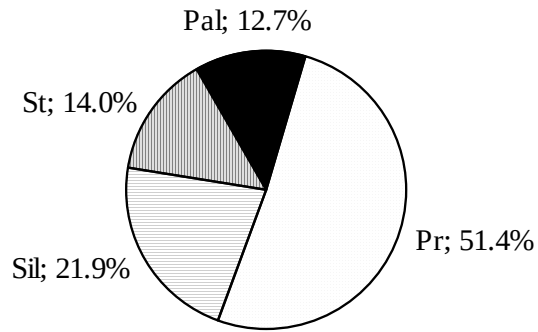
Гігроморфи дощових черв'яків представлені ультрагігрофілами, гігрофілами й мезофілами. Серед дощових черв'яків переважають сільванти, зустрічаються також пратанти й степанти. Таким чином, комплекс дощових черв'яків досліджуваного полігона чисельний і різноманітний як у таксономічному, так і екологічному аспектах. Крім дощових черв'яків до трофічної групи сапрофагів належать епігейні кивсяки *Megaphyllum rossicum* (2,44 екз./м²), полідесмуси *Schizothuranius dmitriewi* (15,24 екз./м²) і мокриці *Trachelipus rathkii* (17,22 екз./м²) і личинки *Cetonia aurata* (0,15 екз./м²).

Хижі губоногі багатоніжки представлені землянкою *Geophilus proximus* (30,63 екз./м²), кістянкою *Lithobius forficatus* (0,15 екз./м²) і сколопендрою *Cryptops anomalans* (0,15 екз./м²). Хижаки також представлені імаго жувелиць

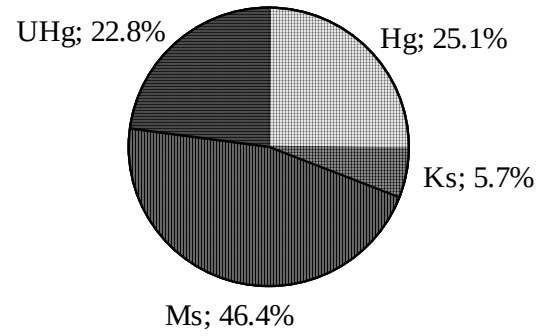
(*Calathus fuscipes*, *Stomis pumicatus*), личинками жуків-коваликів (*Athous haemorrhoidalis* і *Melanotus brunnipes*), личинками двокрилих род. Stratiomyidae і герпетобіонтними павуками. Група фітофагів різноманітна й представлена личинками підгризаючих совок (Noctuidae), імаго жужелиць (*Amara similata*, *Harpalus griseus*, *H. rufipes*) молюсками (8 видів). Домінуючим видом молюсків є *Discus rudерatus* (119,47 екз./м²).

Основу ценоморфічної структури макрофауни полігона становлять пратанти (51,4 % за чисельністю), трохи менше сільвантів (21,9 %), степантів (14,0 %) і палюдантів (12,7 %) (рис. 5.7). Таким чином, ценоморфічний вигляд тваринного населення досліджуваного полігона можна охарактеризувати як лісо-луговий. Серед гігроморф переважають мезофіли (46,4 %), трохи менше гігрофілів (25,1 %), ультрагігрофілів (22,8 %) і ксерофілів (5,7 %). Гігроморфічна структура населення є гігрозомезофільною. В угрупованні домінують мезотрофоценоморфи (73,5 %). У структурі топоморф переважають ендегейні форми (56,0 %). Характерна дуже низька представленість норників (3,1 %). У трофічній структурі безумовними домінантами є сапрофаги (74,6 %). Частка зоофагів становить 4,2 %, а фітофагів – 21,2 %. Серед фороморф домінують тварини, які активно прокладають ґрунтові ходи зі зміною форми тіла (В4, 60,8 %). Трохи менше тварин, які користуються існуючою тріщинуватістю ґрунту, розміри тіла більше порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті (А3, 21,1 %).

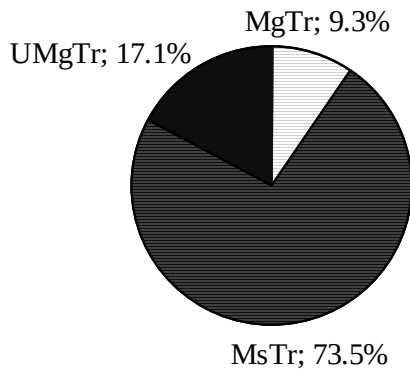
Едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання ґрунтової макрофауни (табл. 5.6). Для твердості ґрунту в досліджуваній ділянці характерно монотонне збільшення з ростом глибини. У верхньому ґрунтовому шарі твердість у середньому становить 1,47 МПа, а в нижньому – 4,11 МПа. Середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігона перевищують критичні для росту корневих систем рослин (3–3,5 МПа) уже починаючи із ґрунтових шарів 30–35 см [334].



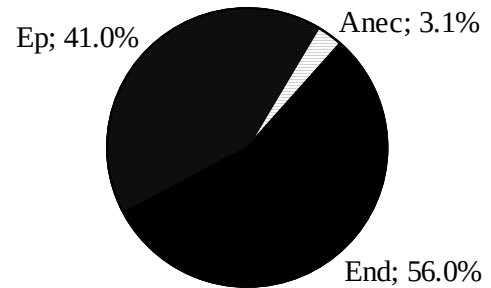
Ценоморфи



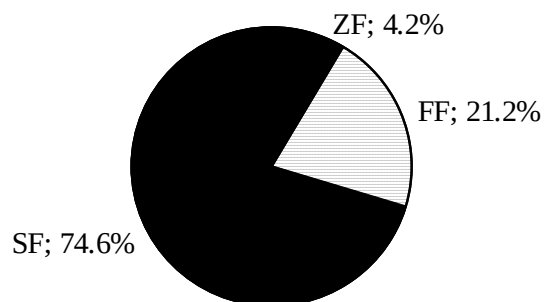
Гігроморфи



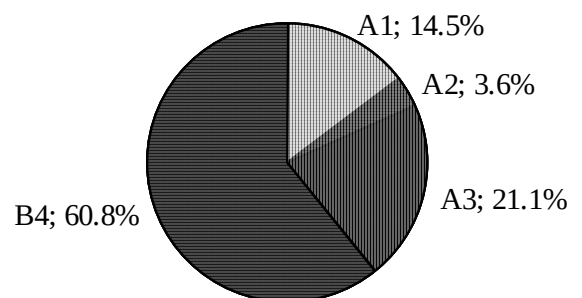
Трофоценоморфи



Топоморфи



Трофоморфи



Фороморфи

Рис. 5.7. Екологічна структура ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: см. табл. 1; чисельність трофічних груп наведена в логарифмічному масштабі.

Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %	RLQ вісь 1	RLQ вісь 2
		– 95 %	+ 95%			
Твердість ґрунту на глибині, МПа						
0–5 см	1,47	1,42	1,52	18,71	0.22	0.24
5–10 см	1,94	1,86	2,02	21,20	–0.16	–0.27
10–15 см	2,38	2,24	2,52	30,10	–0.61	–0.33
15–20 см	2,77	2,56	2,98	39,01	–0.71	–0.42
20–25 см	2,99	2,76	3,23	40,34	–0.77	–0.46
25–30 см	3,11	2,85	3,36	42,14	–0.86	–0.48
30–35 см	3,20	2,94	3,45	41,00	–0.89	–0.46
35–40 см	3,32	3,08	3,56	37,51	–0.92	–0.42
40–45 см	3,49	3,26	3,72	34,08	–0.92	–0.35
45–50 см	3,59	3,37	3,82	31,86	–0.92	–0.28
50–55 см	3,76	3,55	3,96	27,71	–0.94	–0.29
55–60 см	3,85	3,65	4,05	27,05	–0.94	–0.27
60–65 см	3,85	3,65	4,06	27,80	–0.92	–0.21
65–70 см	3,92	3,71	4,13	27,68	–0.91	–0.28
70–75 см	3,93	3,72	4,15	28,23	–0.88	–0.32
75–80 см	3,95	3,73	4,16	28,14	–0.87	–0.30
80–85 см	4,10	3,73	4,47	46,50	–0.88	–0.19
85–90 см	4,08	3,71	4,45	47,00	–0.84	–0.12
90–95 см	4,07	3,69	4,44	47,56	–0.80	–0.09
95–100 см	4,11	3,74	4,48	46,50	–0.79	–0.09
Фізичні властивості, потужність підстилки й висота травостою						
Електропровідність, дСм/см	0,48	0,45	0,50	32,20	–0.54	–0.53
Температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 04.05.2013	16,32	16,07	16,57	7,83	–0.68	–0.39
31.08.2013	17,95	17,82	18,09	3,88	0.56	0.25
Потужність підстилки, см	0,96	0,84	1,07	61,70	–0.06	0.67
Висота травостою, см	45,78	42,95	48,62	32,02	0.05	–0.29

Однак мінімальні значення твердості 0,5 МПа спостерігаються аж до найбільшої обмірюваної глибини. Це дозволяє припустити високе структуруючий вплив просторової варіабельності твердості ґрунту на організацію ґрунтового тваринного населення. Установлено, що локальний максимум коефіцієнта варіації твердості спостерігається в ґрунтових шарах 35-40 см і становить 41,00 %. У шарах ґрунту 55–60 – 80–85 см коефіцієнт варіації знаходиться практично на одному рівні (27,71–28,14 %). На більшій глибині відбувається різке зростання коефіцієнта варіації до рівня 46,5–47,56 %, що обумовлено заляганням в окремих місцях полігона будівельного сміття на глибині 85–100 см.

Електропровідність ґрунту в середньому становить 0,48 дСм/м і характеризується коефіцієнтом варіації 32,20 %. Максимальні значення можуть досягати рівня 0,88 дСм/м, що значно менше нижнього порога негативного впливу на рослинність високих концентрацій електролітів – 1,5–2,0 дСм/м [424].

Температура ґрунтового шару 5–7 см у період проведення дослідження становила 16,32°C при коефіцієнті варіації 7,83 %.

Потужність рослинної підстилки в межах ділянки становить 0,96 см з коефіцієнтом варіації 61,70 %. Коефіцієнт варіації для висоти травостою становить 32,02 % при середньому рівні цього показника 45,78 см.

Спільне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволили оцінити властивості екологічної ніші ґрунтової макрофауни (табл. 5.7). Загальна інерція, що може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середній маргінальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів.

У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 0,43. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 63,53 %, а друга – 19,18 % інерції. Таким чином, перші дві осі описують 82,71 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб описання диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей.

Аналіз маргінальності видів угруповання макрофауни

Види	Скорочення	Інерція	ОМІ	Tol	Rtol	p-рівень
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	A_trapezoides	23,49	0,20	18,80	81,00	0,50
<i>Aporrectodea rosea</i>	A_rosea	23,86	1,50	21,50	77,00	0,15
<i>Aranei</i>	Aranei	15,21	21,40	22,90	55,70	0,15
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	B_cylindrica	24,08	42,90	21,90	35,20	0,05
<i>Calathus fuscipes</i>	C_fuscipes	41,90	61,60	24,30	14,10	0,01
<i>Chondrula tridens</i>	Ch_tridens	21,20	4,50	42,90	52,60	0,01
<i>Cochlicopa lubrica</i>	C_lubrica	20,45	8,50	42,90	48,60	0,01
<i>Dendrobaena octaedra</i>	D_octaedra	23,05	0,60	24,00	75,40	0,53
<i>Discus ruders</i>	D_ruders	21,59	2,40	31,60	66,00	0,07
<i>Eisenia fetida</i>	E_fetida	26,57	16,60	4,30	79,10	0,74
<i>Enchytraeidae sp.</i>	Enchytraeidae	20,64	1,30	4,80	93,80	0,59
<i>Geophilus proximus</i>	G_proximus	22,31	1,20	43,70	55,10	0,13
<i>Harpalus griseus</i>	H_griseus	19,27	3,30	3,90	92,80	0,97
<i>Harpalus rufipes</i>	H_rufipes	26,67	5,80	25,80	68,40	0,24
<i>Megaphyllum rossicum</i>	M_rossicum	29,47	8,90	27,20	63,90	0,14
<i>Lepidoptera sp.</i>	Lepidoptera	20,83	23,20	32,50	44,30	0,05
<i>Lumbricus rubellus</i>	L_rubellus	24,69	0,10	3,10	96,80	0,93
<i>Octolasion lacteum</i>	O_lacteum	22,51	0,40	22,10	77,40	0,28
<i>Schizothuranius dmitriewi</i>	Sch_dmitriewi	23,63	2,40	25,70	71,80	0,16
<i>Staphilinus caesareus</i>	S_caesareus	27,68	4,00	11,30	84,70	0,35
<i>Stratiomyidae sp.</i>	Stratiomyidae	27,57	24,10	29,60	46,20	0,03
<i>Succinea oblonga</i>	S_oblonga	19,57	21,30	31,30	47,30	0,05
<i>Trachelipus rathkii</i>	T_rathkei	24,01	1,80	9,90	88,30	0,36
<i>Vallonia pulchella</i>	V_pulchella	31,04	18,30	30,20	51,50	0,05
<i>Vitrinia pellusida</i>	V_pellucida	23,34	12,40	31,90	55,70	0,01
ОМІ		–	3,18	–	–	0,01

Умовні позначки: ОМІ – індекс середньої віддаленості (маргінальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; представлені дані індексів в % від сумарної варіабельності; p-рівень за методом Монте-Карло після 999 ітерацій.

Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 3,18) рівень значимості становить $p = 0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змін

середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни. Маргінальність, яка статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 10 видів з 25, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 5.8). Таким чином, для деякої кількості видів макрофауни досліджуваного полігона типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їхньої екологічної ніші. З іншого боку, для більшості видів маргінальність не вірогідно відрізняється від типових умов у межах полігона, що свідчить про оптимальність умов. Маргінальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов для перебування виду від типових умов у межах даного місцеперебування. Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більше толерантність, тим менша спеціалізація. Залишкова толерантність указує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки вимірювань. Такі види, як *Calathus fuscipes*, *Brephulopsis cylindrica*, *Stratiomyidae* характеризуються високою маргінальністю.

Типові екологічні умови, представлені в межах досліджуваного місцеперебування, значно відмінні від оптимальних умов для зазначених видів. При цьому *Megaphyllum rossicum* і *Brephulopsis cylindrica* характеризуються високою толерантністю. Низька толерантність, а отже – висока спеціалізація, характерна для *Lumbricus rubellus*, *Harpalus griseus* і *Eisenia fetida*. Для цих же видів досить висока залишкова толерантність, що дозволяє припустити значну роль у структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни факторів нейтральної природи, або інших, які не враховані у даному дослідженні. Конфігурація екологічних ніш ґрунтової макрофауни представлена на рисунку 2. Аналіз даних, наведених на рисунку 2, свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин у межах досліджуваного полігона є твердість ґрунту в шарах 15–20, ..., 95–100 см, потужність підстилки й електропровідність ґрунту (вісь 1). Також важливу роль відіграє твердість на глибині 0–5 – 5–10 см, висота рослинності й температура (вісь 2).

Результати аналізу RLQ представлені на рисунку 5.9.

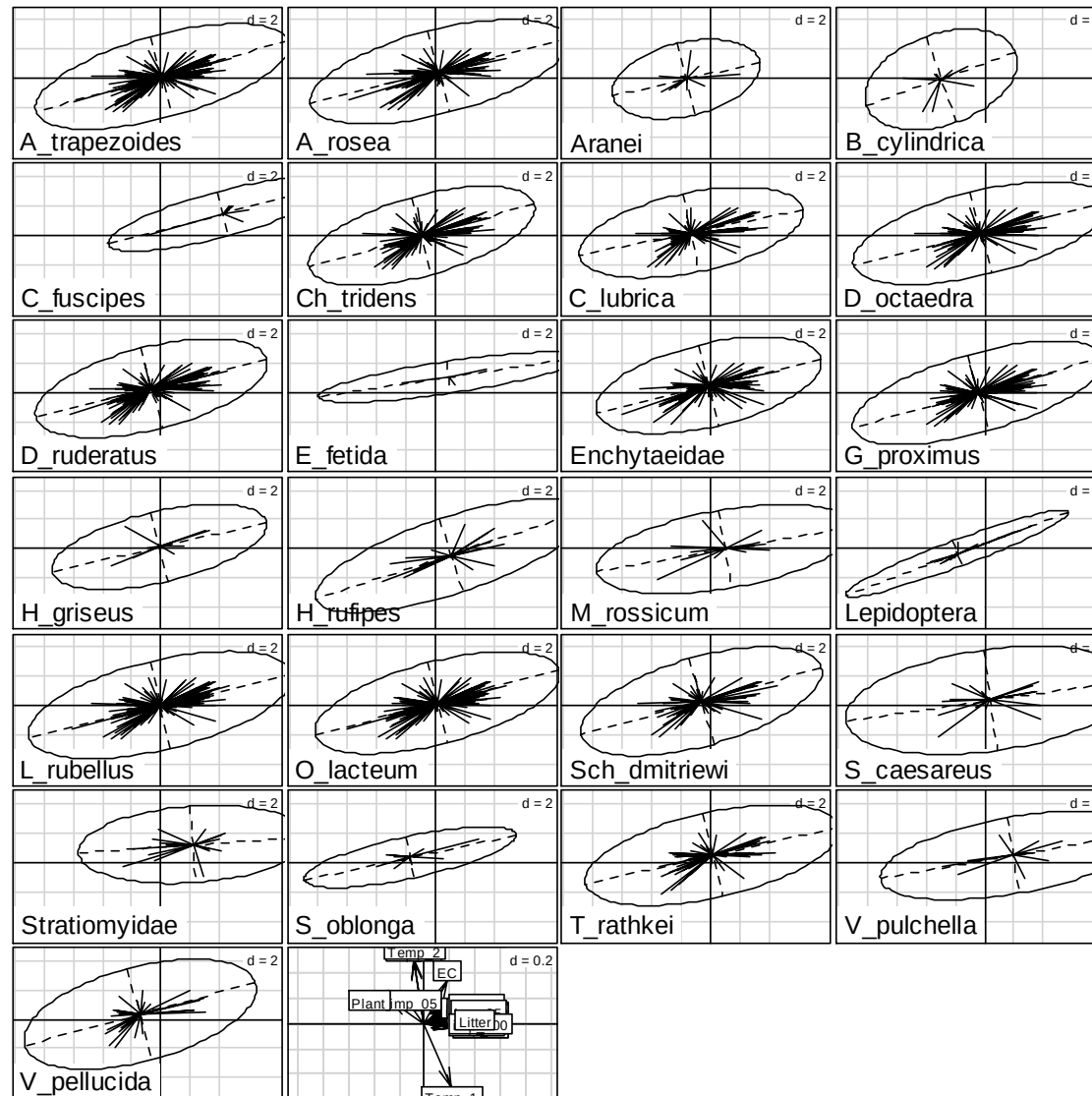


Рис. 5.8. Екологічні ніші видів ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: Координатні осі задані компонентами маргіальності; початок координат – нульова маргіальність. Еліпс позначає інерцію екологічної ніші. Промені зв'язують центроїд екологічної ніші із сайтами зустрічі виду в просторі маргіальності угруповання. У правому нижньому куті – нормовані ваги екологічних змінних; скорочення назви видів – см. табл. 3.

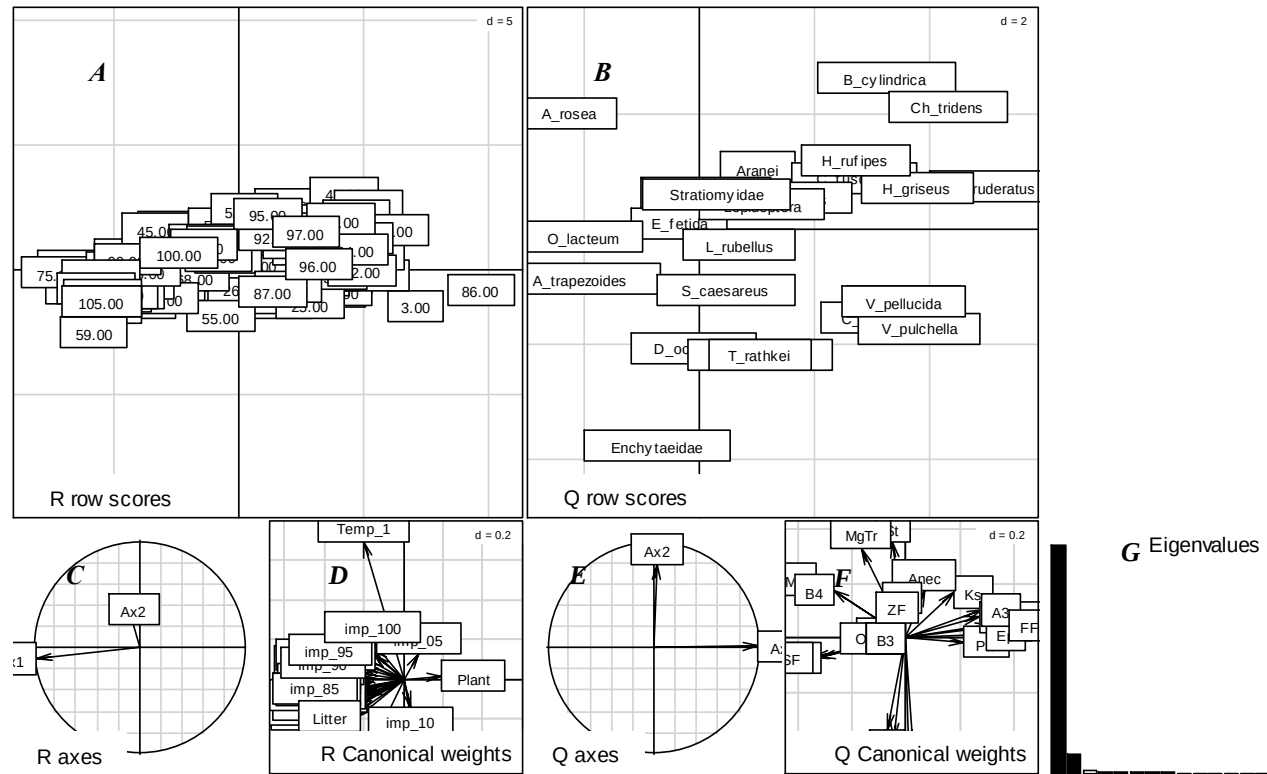


Рис. 5.9. Результати аналізу RLQ

Умовні позначки: вісь абсцис – RLQ-вісь 1, вісь ординат – RLQ-вісь 2; **A** – ваги точок відбору проб (*R*-матриця) по RLQ-осях; **B** – ваги видів (*Q*-матриця) по RLQ-осях; **C** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу змін середовища й RLQ-осей; **D** – кореляція змін середовища й RLQ-осей; **E** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу екоморф і RLQ-осей; **F** – кореляція екоморф і RLQ-осей; **G** – гістограма власних чисел.

Установлено, що 97,28 % загальної варіації (загальної інерції) описують перші дві осі RLQ (89,95 і 7,33 % відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,001.

Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища (у нашому випадку – едафічні характеристики, потужність підстилки й висота травостою), структурою угруповання і його екоморфічної організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів ґрунтової макрофауни), точки відбору проб (просторовий компонент із урахуванням того, що координати точок відбору фіксувалися), ваги факторів середовища й ваги екоморфічних характеристик ґрунтових тварин.

Осі 1 і 2, виділені в результаті RLQ-аналізу, характеризують значну роль твердості ґрунту в структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни на всіх обмірюваних глибинах (табл. 1). Максимум структуруючого впливу по осі 1 припадає на глибину 40–45 – 70–75 см. Для осі 2 таких локальних максимумів 2 - на глибині 25–30 – 40–45 см та 75–80 і 80–85 см. Вісь 1 свідчить про односпрямовану тенденцію мінливості твердості й електропровідності ґрунту, що приводить до зменшення висоти травостою. Висота й очевидно, густота, травостою, негативно корелюють із потужністю підстилки. Імовірно, ця особливість є причиною того, що вісь 1 не пов'язана з температурою ґрунту. Вісь 2 також характеризується аналогічним зв'язком з такими показниками, як твердість, електропровідність ґрунту, висота травостою й потужність підстилки, але ця вісь також відбиває варіабельність температури ґрунту. RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їхньої екологічної структури й зв'язку з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дозволив виділити 5 комплексів видів, які формують функціональні групи А, В, С, D, Е (рис. 5.10).

Розташування цих функціональних груп у просторі RLQ осей представлено на рис. 5.11.

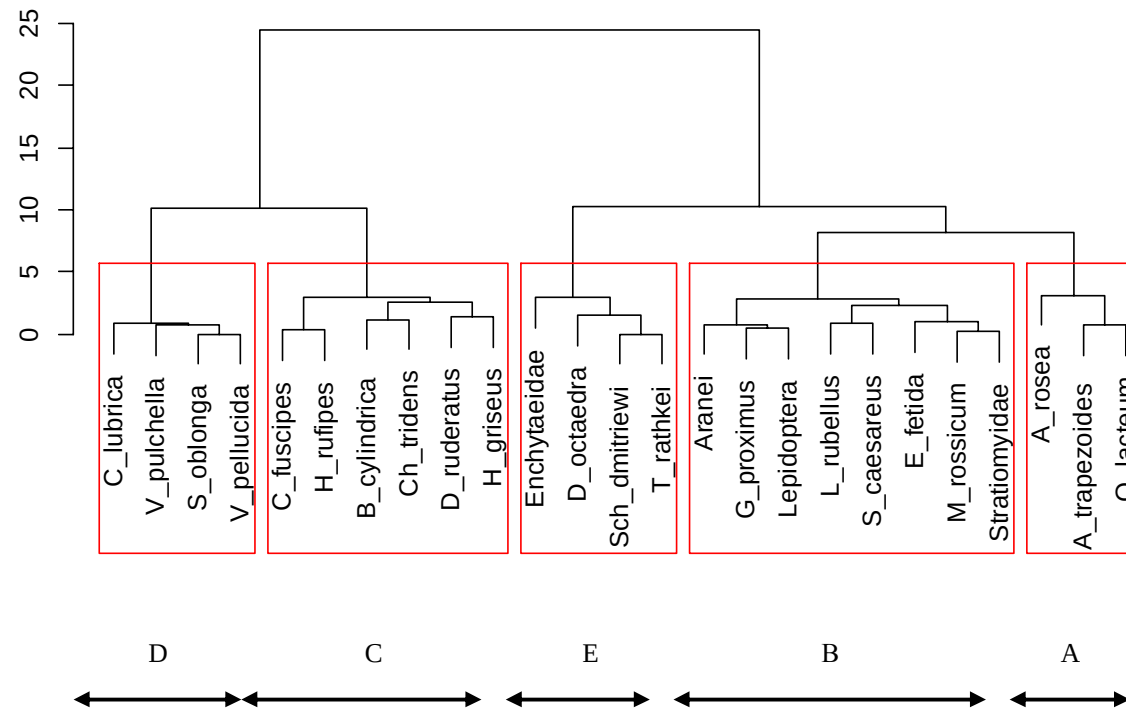


Рис. 5.10. Кластерний аналіз структури тваринного населення ґрунтової макрофауни

Центроїд функціональної групи А займає область, що відповідає негативним значенням RLQ осі 1. Як відзначалося раніше, такі значення осі 2 маркують підвищену твердість і електропровідність ґрунту, а також потужність підстилки. Функціональна група А поєднує винятково дощових черв'яків. Комбінацію факторів, які визначають значення RLQ осі 1, можна інтерпретувати як результат мікрзнижень рельєфу, у яких накопичується підстилка і які мають підвищене зволоження через перерозподіл вологи, у наслідок чого збільшується електрична провідність ґрунту. Очевидно, що локалітети, що відповідають мікрзниженням, характеризуються підвищеною твердістю ґрунту. В екологічному відношенні функціональна група А може бути охарактеризована як ендемічні сапрофаги.

Центроїд функціональної групи В знаходиться найбільш близько до початку координат, що свідчить про те, що її представники займають найбільш типові ділянки в межах полігона. Маркером цієї функціональної групи є сільвантти. Відзначимо, що за результатами загального екоморфічного аналізу сільвантти в структурі тваринного населення посідають лише друге місце після пратантів. Однак екоморфічний аналіз рослинності свідчить про те, що перед нами лісовий моноценоз. Проведений RLQ-аналіз показав, що незважаючи на своє підлегле положення в угрупованні ґрунтової макрофауни, сільвантти займають найбільш типові для полігона мікростації. Це дозволяє знайти відповідність між результатами екоморфічного аналізу проведеного для рослинності й тваринного населення ґрунту.

Центроїди функціональних груп С і D займають крайнє положення по осі, що свідчить про їхню приуроченість до мікросайтів з низькою твердістю й електропровідністю ґрунту й низькою потужністю підстилки. Маркерами цих груп є епігейні фітофаги. Функціональна група С має більш ксерофільний вигляд, що тяжіє до степової ценоморфи. Функціональна група D навпроти, більш гігрофільна й тяжіє до палюдантів.

Вісь 2 визначає антагонізм між пратантами-ультрагігрофілами з однієї сторони й степантами-ксерофілами – з іншої.

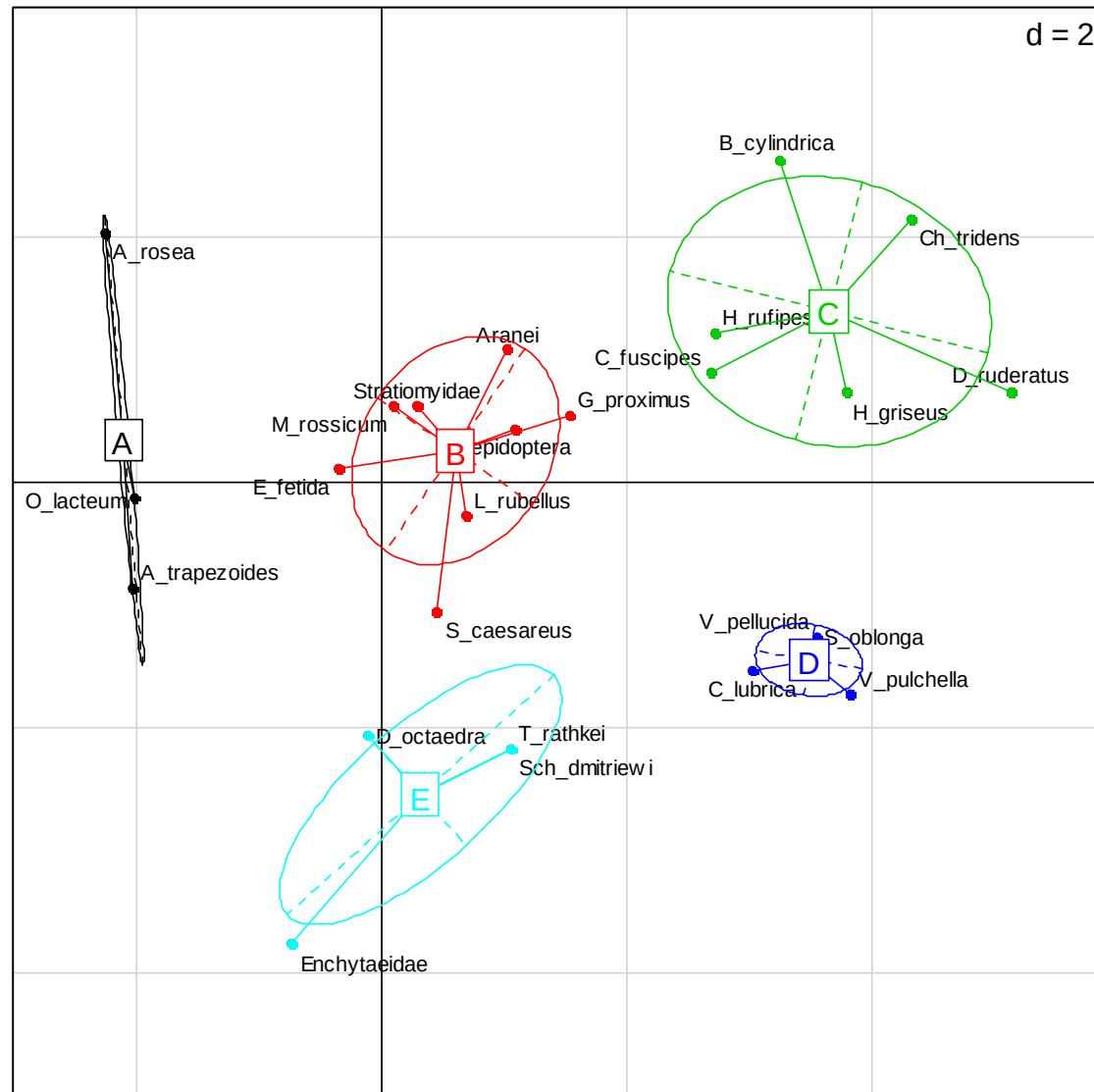


Рис. 5.11. Розташування функціональних груп у просторі RLQ-осей

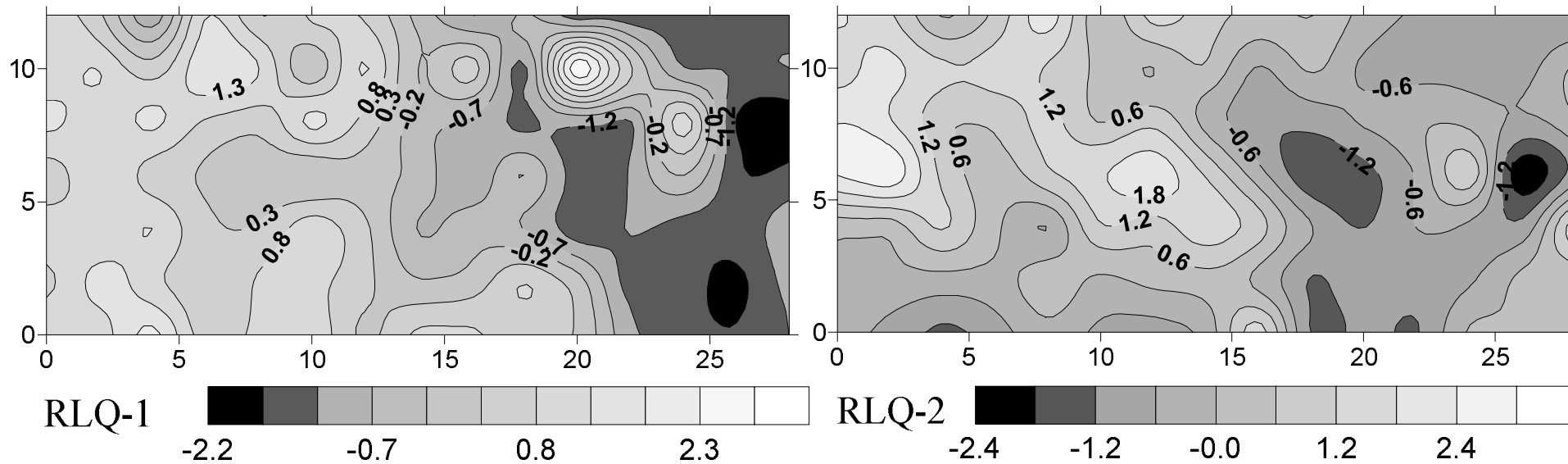


Рис. 5.12. Просторова мінливість RLQ-осей

Область пратантів-ультрагірофілів зайнята функціональною групою Е, тоді як зворотна позиція в угрупованні вакантна.

Просторове розміщення значень RLQ-осей представлено на рисунку 5.12. Вісь RLQ-1 характеризується значним лінійним трендом ($R^2 = 0,59$ для лінійної регресійної моделі з координатами у якості предикторів). На рисунку права сторона граничить із асфальтованою пішохідною доріжкою, за якої знаходиться проїжджа частина вул. Козакова. Вода, що стікає з асфальтного покриття при опадах або при конденсації, може бути причиною підвищеного зволоження й електропровідності ґрунту поблизу пішохідної доріжки. Також стик між відкритою поверхнею ґрунту й пішохідною доріжкою є місцем нагромадження підстилки.

Таким чином, вісь RLQ-1 варто розглядати як показник антропогенної трансформації тваринного населення ґрунту. Слід зазначити, що ця вісь істотно переважає за своїм значенням над наступною віссю, що свідчить про істотну трансформацію угруповання ґрунтової макрофауни. Установлені RLQ-осі мають також ще й екоморфічний зміст, що дозволяє дати пояснення розбіжностям ценоморфічної структури рослинності й тваринного населення. Тваринне населення є більш чутливим до антропогенної трансформації, що проявляється в істотній перебудові екоморфічної структури. Роль лінійного тренда у варіабельності осі RLQ-2 значно менша ($R^2 = 0,33$). Вісь 2 ділить досліджуваний полігон на дві чітко відособлених ділянки – екотоний, наближений до пішохідної доріжки (його довжина праворуч у глиб простирається на 12-13 м) і штучного лісового масиву, що знаходиться в глибині. Відмінною рисою осі 2 від осі 1 є більш тісний зв'язок з висотою травостою й висотою підстилки. Специфічний розподіл у просторі цих екологічних характеристик спричиняється просторовий паттерн RLQ-осі 2.

5.5. Просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни лісо-лугового амфіценозу з елементами остепніння й напівпроясненим світловим режимом

У даному розділі розглядається структура тваринного населення ґрунту ділянки парку ім. Ю. Гагаріна (кластер 2), що за комплексом показників віднесений до біогеоценотичного типу мега-мезотрофного (перехідні ґрунти між середньобогатими та багатими ґрунтами) ксеромезофільного (свіжуватого) лісо-лугового з елементами остепніння амфіценоза з напівпроясненим світловим режимом – 2,5СГ_{1,5}. Займає 17,32 % досліджуваної площі. У межах даної ділянки розміщено чотири експериментальних полігони – № 8, 10, 12 і 13. Матеріали по полігону № 8 представлені в нашій статті [299], по полігону № 10 – у статті [315]. У дисертації вважаємо за доцільне привести результати по полігону № 12.

Експериментальний полігон № 12

Характеристика таксономічного та екологічного різноманіття угруповання ґрунтової макрофауни досліджуваного полігона представлено в Додатку 8. На досліджуваній ділянці було виявлено 27 видів ґрунтових тварин. Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 56,38 екз./м².

Дощові черв'яки є численною й різноманітною групою сапрофагів у межах полігона й представлені 4 видами. По щільності дощові черв'яки становлять 67,03 % від загальної щільності населення ґрунтової макрофауни. Домінантом є власне-ґрунтовий верхньоярусний *Aporrectodea c. trapezoides*. Його чисельність становить 28,95 екз./м². Власне-ґрунтові дощові черв'яки представлені також *Octolasion lacteum* і *Aporrectodea r. rosea*, а ґрунтово-підстилкові – *Lumbricus rubellus*. Гігроморфи дощових черв'яків представлені гігрофілами й мезофілами. Ценоморфічний спектр також досить широкий – серед дощових черв'яків представлені степанти, пратанти й сільвантти. Таким чином, комплекс дощових черв'яків досліджуваного полігона чисельний і різноманітний як у таксономічному, так і екологічному аспектах.

Крім дощових черв'яків до трофічної групи сапрофагів належать епігейні кивсяки *Megaphyllum rossicum* (0,15 екз./м²), полідесмуси *Schizothuranius dmitriewi* (1,07 екз./м²) і мокриці *Trachelipus rathkii* (4,11 екз./м²).

Хижі губоногі багатоніжки представлені землянкою *Geophilus proximus* (4,27 екз./м²), які для свого переміщення застосовують систему ґрунтових нір і тріщин. Хижаки також представлені личинками жужелиць, імаго коротконадкрилих жуків *Staphylinus caesareus*, павуками й косариками.

Група фітофагів різноманітна й представлена личинками підгризаючих совок (Noctuidae), пластинчастовусих жуків (*Melolontha melolontha* і *Rhizotrogus aestivus*), жужелиць, жуків-вусанів (*Dorcadion fulvum*) і молюсками (5 видів).

Основу ценоморфічної структури макрофауни становлять пратанти (68,6 % за чисельністю). Частки степантів і сільвантів практично рівні (15,9 і 14,3 % відповідно) (рис. 5.13). Таким чином, ценоморфічний вигляд тваринного населення досліджуваного полігона можна охарактеризувати як луговий зі степовими й лісовими елементами.

Серед гігроморф переважають мезофіли (60,0 %), трохи менше гігрофілів (20,5 %). Зрідка зустрічаються як ксерофіли (9,5 %) так і ультрагігрофіли (10,0 %). Гігроморфічна структура населення є мезофільною. В угрупованні домінують мезотрофоценоморфи (86,5 %). У структурі топоморф ендегейні форми домінують (59,5 %) над епігейними (33,0 % відповідно). Істотно менше норників (7,6 %). У трофічній структурі безумовними домінантами є сапрофаги (76,5 %). Частка зоофагів становить 11,9 %, а фітофагів – 11,6 %.

Серед фороморф переважають тварини, що активно прокладають ходи зі зміною форми тіла (В4 – 70,0 %) і ті, які застосовують існуючу систему порожнин і розміри тіла яких більше порожнин у підстильці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті (А3 – 18,6 %).

Едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання ґрунтової макрофауни (табл. 5.8).

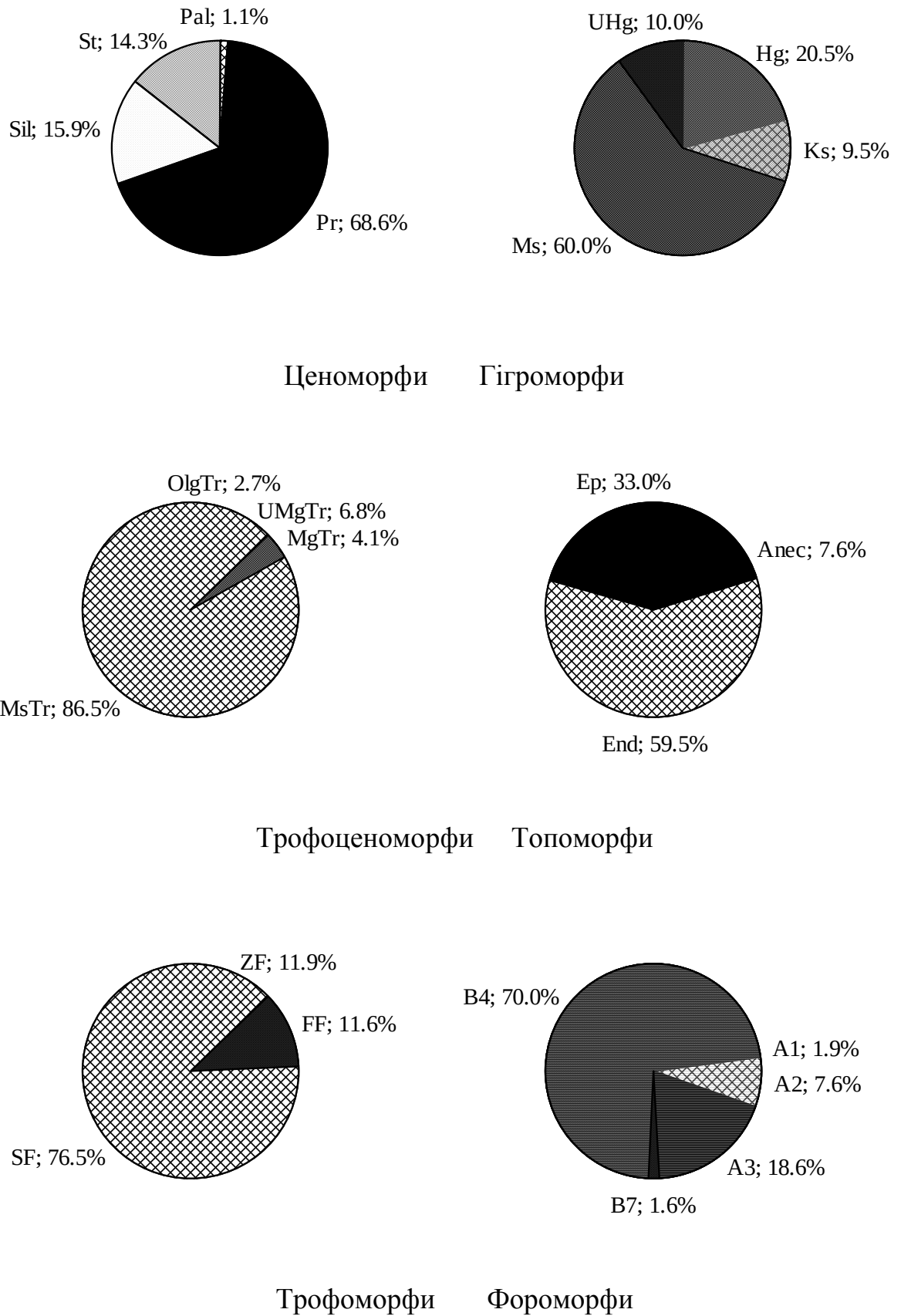


Рис. 5.13. Екологічна структура ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: см. табл. 1.

Для твердості ґрунту в досліджуваній ділянці характерно монотонне збільшення з ростом глибини. У верхньому ґрунтовому шарі твердість у середньому становить 1,78 МПа, а в нижньому – 5,00 МПа. Середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігона перевищують критичні для росту кореневих систем рослин (3–3,5 МПа) уже починаючи із ґрунтових шарів 15–20 см [334]. Це дозволяє припустити високий структуруючий вплив просторової варіабельності твердості ґрунту на організацію ґрунтового тваринного населення. Для коефіцієнта варіації твердості ґрунту характерна наявність двох локальних максимумів (на глибині 10–20 і 45–50 см) і локальних мінімумів (0–5 і 30–35 см).

Таблиця 5.8

Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %	RLQ вісь	RLQ вісь
		– 95 %	+ 95%		1	2
Твердість ґрунту на глибині, МПа						
0–5	1,78	1,69	1,87	25,06	–0,53	0,10
5–10	2,38	2,25	2,51	27,82	–0,80	–0,30
10–15	3,05	2,88	3,21	27,66	–0,90	–0,46
15–20	3,81	3,62	4,00	26,26	–0,86	–0,64
20–25	4,24	4,04	4,45	25,42	–0,87	–0,69
25–30	4,61	4,39	4,84	24,91	–0,86	–0,74
30–35	4,75	4,50	4,99	26,54	–0,86	–0,75
35–40	4,83	4,55	5,10	29,54	–0,84	–0,73
40–45	4,92	4,62	5,22	31,47	–0,83	–0,73
45–50	5,00	4,68	5,32	33,04	–0,82	–0,74
Фізичні властивості, потужність підстилки й висота травостою						
Електропровідність, дСм/см	0,48	0,45	0,51	30,39	0,23	–0,15
Температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 10.06.2012	24,71	24,12	25,29	12,22	0,38	–0,36
Потужність підстилки, см	1,81	1,07	2,54	210,06	0,18	0,25
Висота травостою, см	43,41	40,17	46,65	38,56	0,09	0,54

Електропровідність ґрунту в середньому становить 0,48 дСм/см і характеризується коефіцієнтом варіації 30,39 %. Початок негативного впливу на рослинність мегаполісу високих концентрацій електролітів починається з величин

електропровідності 1,5–2,0 дСм/м [424]. Спостережувані значення електропровідності значно нижче зазначених величин, що свідчить про відсутність гнітючого впливу ґрунтового розчину на рослинність і імовірно, на тварин.

Температура ґрунтового шару 5–7 см у період проведення дослідження становила 24,71°C при коефіцієнті варіації 12,22 %. Потужність рослинної підстилки в межах ділянки становить 1,81 см з коефіцієнтом варіації 210,06 %. Високе значення коефіцієнта варіації обумовлене тим, що в 13 пробних точках підстилка була відсутня, при цьому максимальні значення потужності досягають значень 20–22 см. Коефіцієнт варіації для висоти травостою становить 38,56 % при середньому рівні цього показника 43,41 см.

Спільне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволили оцінити властивості екологічної ніші ґрунтової макрофауни (табл. 5.9). Загальна інерція, що може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середньої маргінальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів. У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 1,67. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 52,49 %, а друга – 19,03 % інерції. Таким чином, перші дві осі описують 71,53 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб описання диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 2,88) рівень значимості становить $p = 0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни. Маргінальність, що статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 7 видів з 16, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 5.9). Таким чином, для значної кількості видів макрофауни досліджуваного полігона типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їхньої екологічної ніші. Маргінальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов для перебування виду від типових умов у межах даного місцеперебування.

Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більше толерантність, тим менше спеціалізація. Залишкова толерантність указує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки виміру. Такі види, як *Zonitoides nitidus*, *Megaphyllum rossicum*, *Octolasion lacteum* характеризуються високої маргінальністю й спеціалізацією (низкою толерантністю).

Таблиця 5.9

Аналіз маргінальності видів угруповання макрофауни

Види	Скорочення	Інерція	ОМІ	Tol	Rtol	p-рівень
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	A_trapezoides	12,94	8,70	24,20	67,10	0,02
<i>Aporrectodea rosea</i>	A_rosea	14,64	31,70	28,70	39,50	0,05
<i>Aranea</i>	Aranea	24,73	11,60	13,10	75,30	0,13
<i>Bembidion</i> sp.	Bembidion	11,86	30,60	15,00	54,40	0,21
<i>Carabidae</i>	Carabidae	18,01	31,40	34,20	34,40	0,05
<i>Chondrula tridens</i>	Ch_tridens	14,48	18,60	36,50	44,90	0,04
<i>Geophilus proximus</i>	G_proximus.	12,92	7,70	14,10	78,20	0,05
<i>Lepidoptera</i>	Lepidoptera	12,61	11,70	24,60	63,70	0,38
<i>Limax</i> sp.	Limax	8,49	45,50	24,30	30,30	0,26
<i>Lumbricus rubellus</i>	L_rubellus	11,60	4,70	8,50	86,80	0,23
<i>Megaphyllum rossicum</i>	M_rossicum	9,66	42,00	21,40	36,70	0,16
<i>Melolontha melolontha</i>	M_melolontha	9,69	10,80	13,70	75,50	0,58
<i>Octolasion lacteum</i>	O_lacteum	9,77	42,40	22,90	34,80	0,05
<i>Schizothuranius dmitriewi</i>	Sch_dmitriewi	12,93	17,90	41,20	40,80	0,32
<i>Trachelipus rathkii</i>	T_rathkii	12,94	30,60	31,00	38,40	0,05
<i>Zonitoides nitidus</i>	Z_nitidus	14,02	21,50	13,10	65,40	0,15
ОМІ		–	2,88	–	–	0,01

Умовні позначки: ОМІ – індекс середньої віддаленості (маргінальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; представлені дані індексів в % від сумарної варіабельності; p-рівень за методом Монте-Карло після 999 ітерацій.

Таким чином, досліджуване місцеперебування для даних видів є досить екстремальним, у межах якого вони займають дуже обмежене число мікростацій. Толерантними до умов даного місцеперебування є такі види, як *Schizothuranius dmitriewi*, *Chondrula tridens* і *Trachelipus rathkii*. Залишкова толерантність досить велика для ряду видів (для *Lumbricus rubellus* – 86,8 %, для *Geophilus proximus* – 78,2 %), що дозволяє припускати значну роль у структуруванні угруповання

грунтової макрофауни факторів нейтральної природи. Конфігурація екологічних ніш ґрунтової макрофауни представлена на рисунку 5.14.

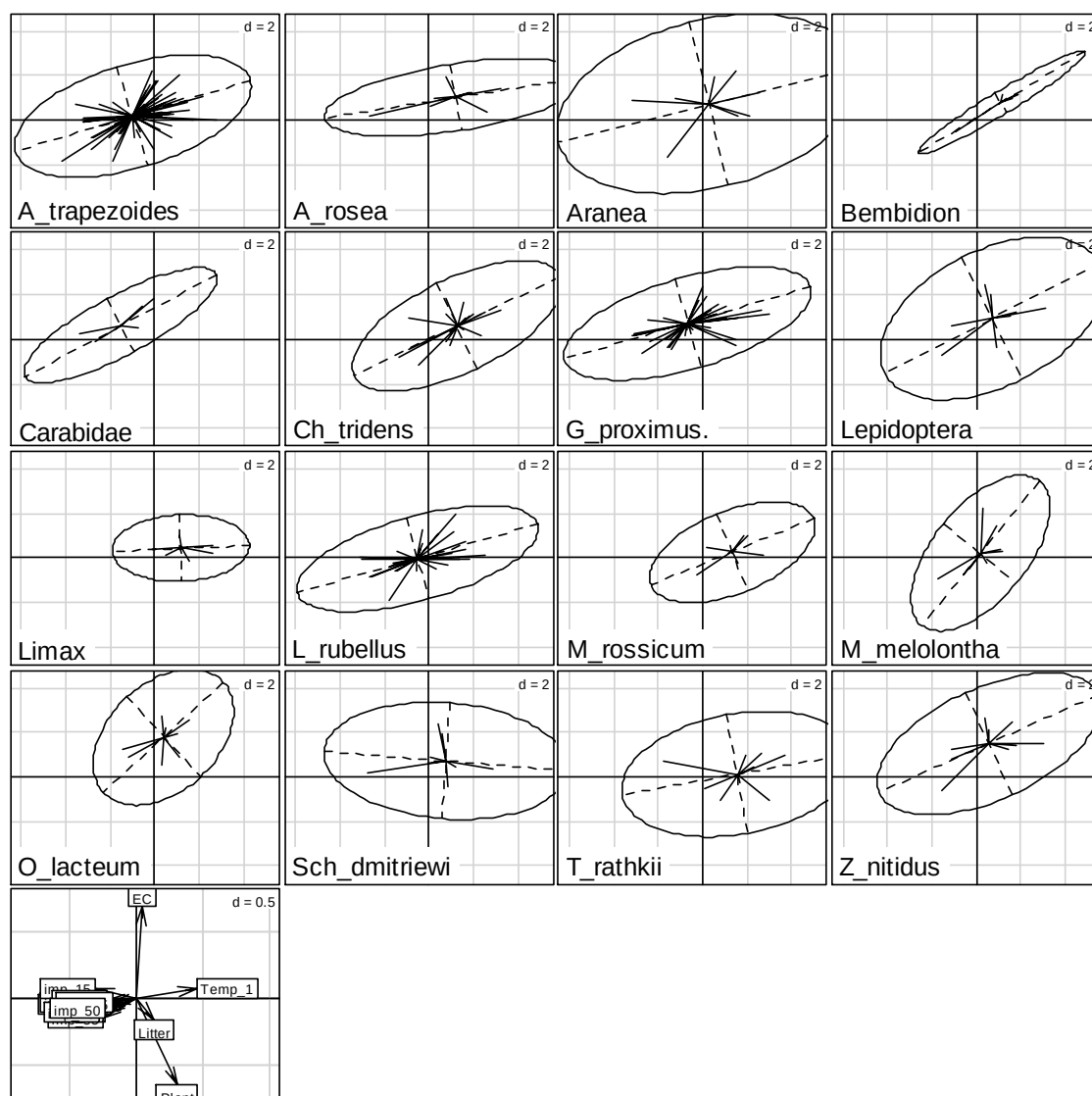


Рис. 5.14. Екологічні ніші видів ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: Координатні осі задані компонентами маргіальності; початок координат – нульова маргіальність. Еліпс позначає інерцію екологічної ніші. Промені зв'язують центроїд екологічної ніші із сайтами зустрічі виду в просторі маргіальності угруповання. У правому нижньому куті – нормовані ваги екологічних змінних; скорочення назви видів - см. табл. 3.

Аналіз даних, наведених на рисунку 5.14, свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин є твердість ґрунту у всіх обмірюваних шарах і температура ґрунту (вісь 1). Також важливу роль відіграє електропровідність ґрунту й висота травостою (вісь 2). Отримана візуалізація екологічних ніш ґрунтових тварин свідчить про те, що практично всі

ніші витиснуті в зону меншої твердості ґрунту на всіх глибинах. Це свідчить про істотний екологічний вплив твердості ґрунту на ґрунтової макрофауни.

Результати аналізу RLQ представлені на рисунку 5.14. Установлено, що 91,08 % загальної варіації (загальної інерції) описують перших дві осі RLQ (81,53 і 9,55 % відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,002.

Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища (у нашому випадку – едафічні характеристики, потужність підстилки й висота травостою), структурою угруповання і його екоморфічної організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів ґрунтової макрофауни), точки відбору проб (просторовий компонент із обліком того, що координати точок відбору фіксувалися), ваги факторів середовища й ваги екоморфічних характеристик ґрунтових тварин (рис. 3). Осі RLQ 1 і 2 визначаються мінливістю твердості ґрунту. Особливістю осі 1 є синхронний характер впливу, починаючи із глибини 10–15 см. Для осі 2 характерне наростання впливу із глибиною й досягнення максимального рівня детермінації твердістю ґрунту починаючи із глибини 25–30 см. Важливим маркером осі 1 є температура ґрунту, а осі 2 – висота травостою.

RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їхньої екологічної структури й зв'язку з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дозволив виділити чотири комплекси видів, які формують функціональні групи А, В, С и D (рис. 5.15).

Розташування цих функціональних груп у просторі RLQ осей представлене на рис. 5.16. Всі функціональні групи розташовані переважно в області позитивних значень осі 1, що відповідає ділянкам з меншою твердістю ґрунту.

Центроїди функціональних груп А и В найбільш близькі до початку координат, що свідчить про те, що представники цих груп займають найбільш типові для ділянки сайти.

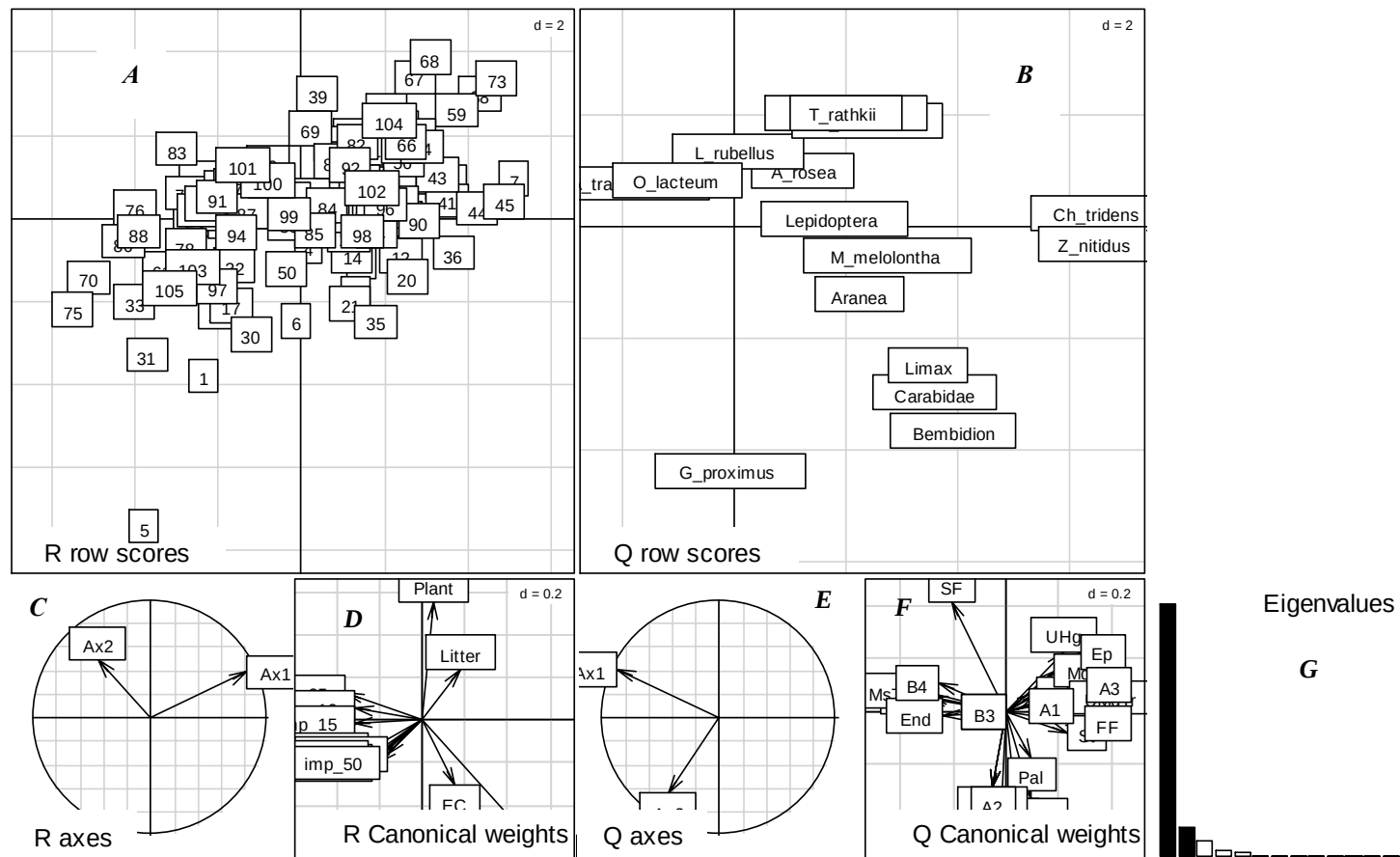


Рис. 5.14. Результати аналізу RLQ

Умовні позначки: вісь абсцис – RLQ-вісь 1, вісь ординат – RLQ-вісь 2; **A** – ваги точок відбору проб (*R*-матриця) по RLQ-осях; **B** – ваги видів (*Q*-матриця) по RLQ-осях; **C** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу змінні середовища й RLQ-осей; **D** – кореляція змінні середовища й RLQ-осей; **E** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу екоморф і RLQ-осей; **F** – кореляція екоморф і RLQ-осей; **G** – гістограма власних чисел.

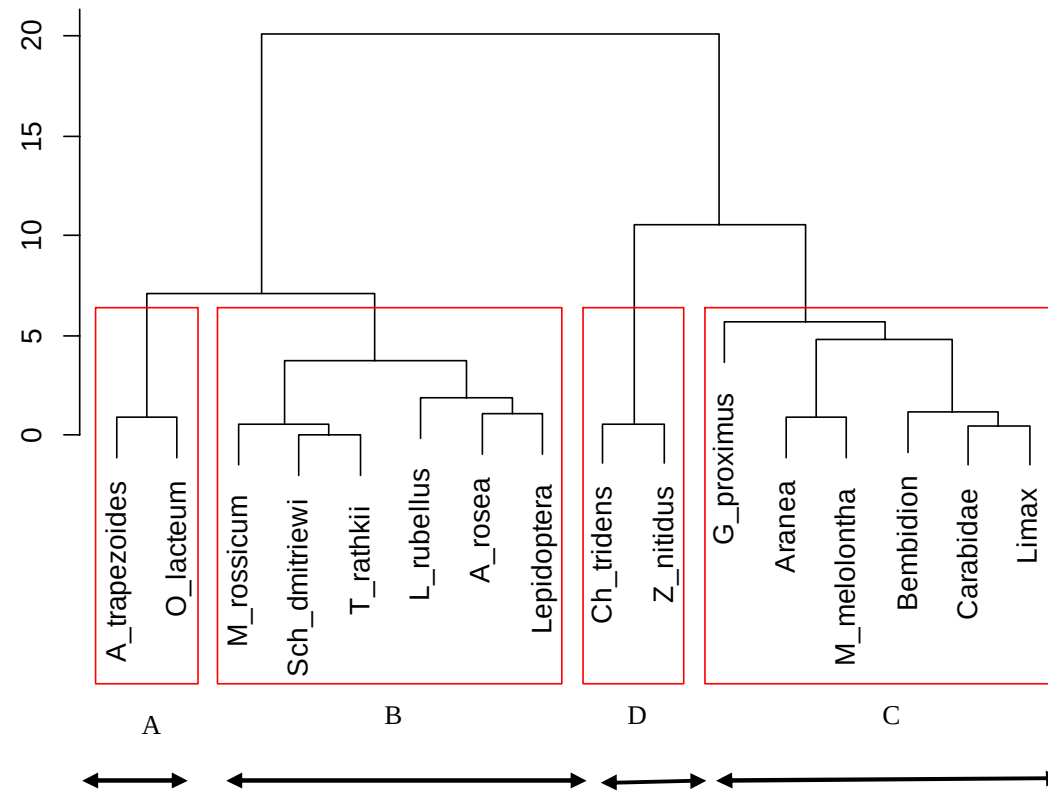


Рис. 5.15. Кластерний аналіз структури тваринного населення ґрунтової макрофауни

Функціональна група А, представлена властиво ґрунтовими дощовими черв'яками, меншою мірою, ніж інші групи, чутлива до обмежуючого впливу твердості, очевидно в наслідок здатності цих тварин самотійно прокладати ґрунтові ходи (рис. 5.16). Екологічною характеристикою цієї групи є їхня приналежність до ендегейних мезофілів, мезотрофоценоморфів, представників форморфи В4. Найбільш крайню позицію уздовж осі RLQ 1 займають представники функціональної групи D, до складу якої входять епігейні моллюски. Імовірно, з комплексу факторів, які характеризують вісь 1, для позиціювання групи D найбільш важливим є потужність підстилки. Екологічними маркерами позитивних значень осі 1 є різноманітна сукупність екологічних характеристик ґрунтових тварин, деякі з яких є протилежними – ультрагігрофіли й ксерофіли, сільванти й степанти. Очевидно, ця обставина дозволяє припустити, що гігроморфи й ценоморфи не є важливими аспектами в створенні структурних одиниць тваринного населення, позначуваних мінливістю осі 1. Важливість мають топоморфи (тісний зв'язок з підстилковим блоком) і трофоморфи (висока частка фітофагів).

Екологічна специфіка функціональних груп В и С визначається їхнім протилежним положенням по осі 2. Для групи В характерна перевага сапрофагів, а для групи С – зоофагів. Функціональна група В позитивно реагує на потужність підстилки й висоту травостою, але негативно – на твердість ґрунту. Твердість ґрунту можна розглядати не тільки як фактор, що обмежує переміщення тварин у ґрунті, але і як показник можливості зберігатися в ґрунті системи ходів і нір, якщо такі вже створені. У цьому контексті можна розглядати позитивний зв'язок твердості ґрунту функціональної групи С. Ця думка підтверджується тим обставиною, що маркерами негативних значень осі 1 є норники й форморфи А2 – вони переміщаються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, а розміри тіла менші тріщинуватості ґрунту. Просторове розміщення значень RLQ-осей представлено на рисунку 5.17. У мінливості RLQ-осі 1 лінійний тренд описує тільки 7,7 % дисперсії, при цьому в регресійній моделі, у якій як предиктор виступають географічні координати, достовірними є тільки вісь ординат.

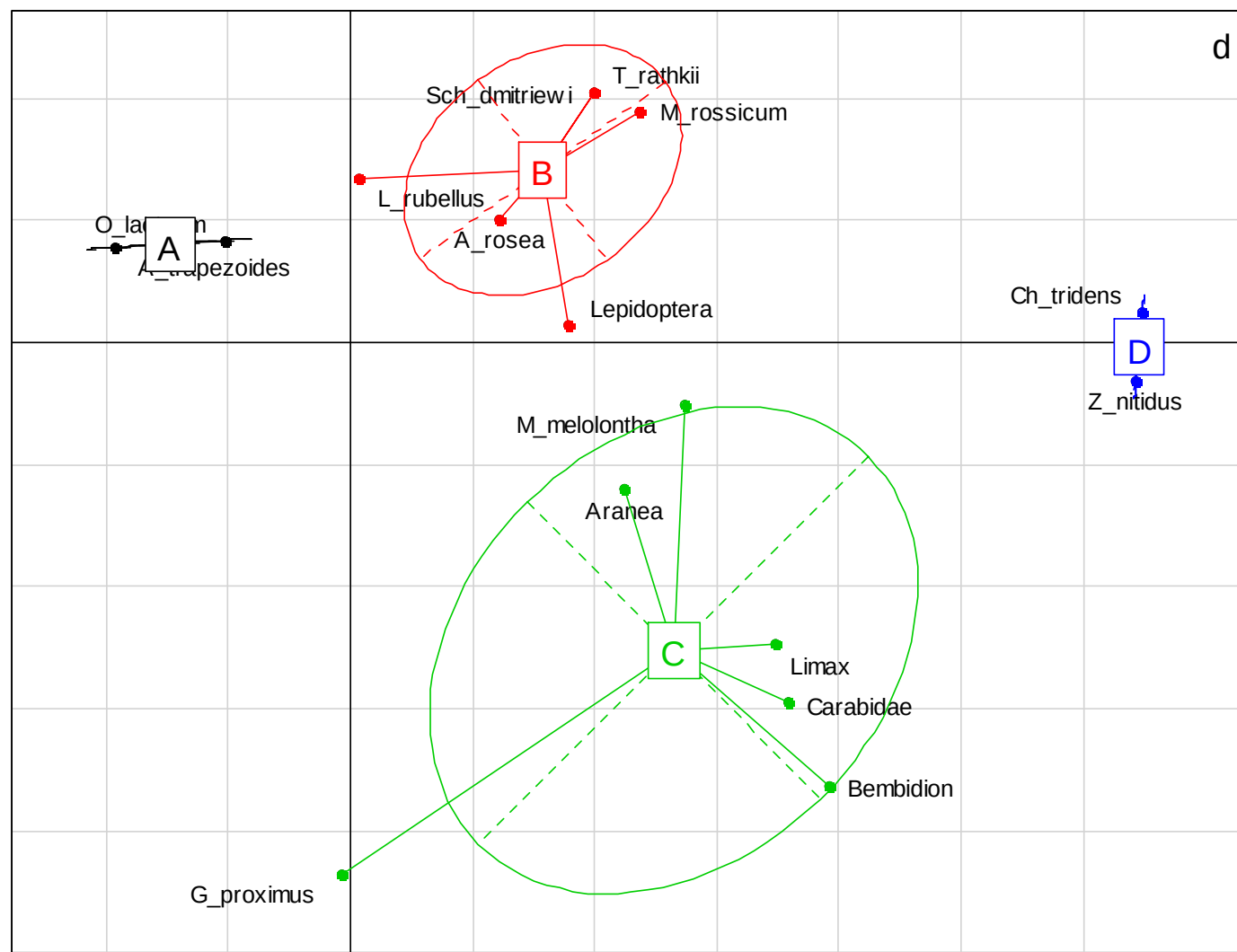


Рис. 5.16. Розташування функціональних груп у просторі RLQ-осей

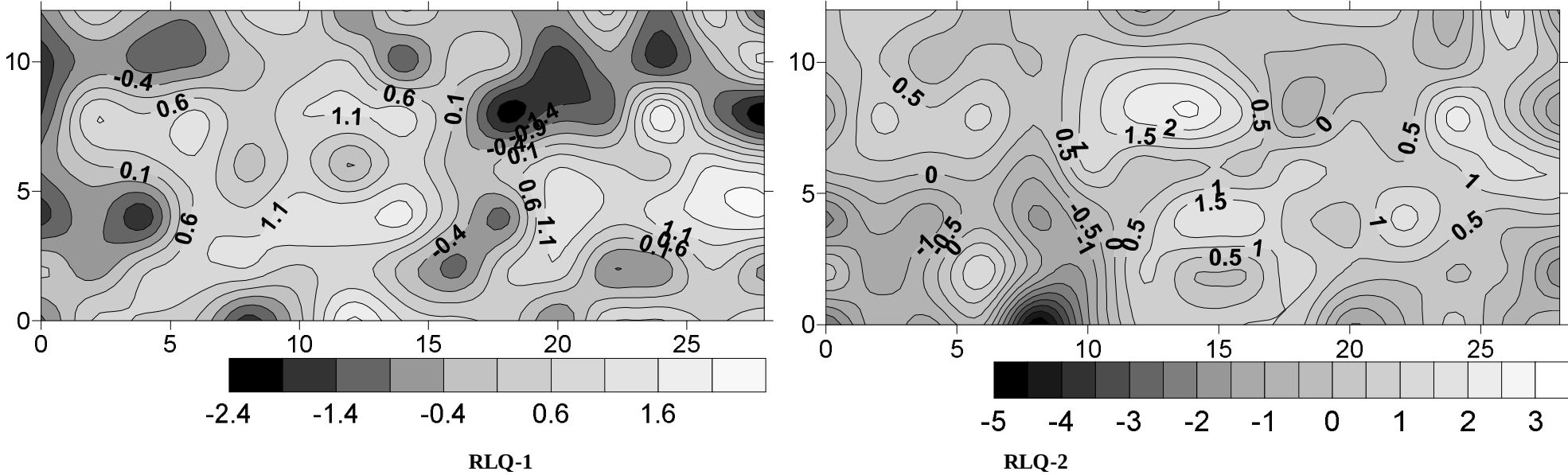


Рис. 5.17. Просторова мінливість RLQ-осей

Лінійний тренд RLQ-осі 2 описує 10,3 % дисперсії. Таким чином, для обох осей лінійний тренд не є ключовою особливістю просторової організації угруповання ґрунтової макрофауни.

На рисунках, які відбивають просторову мінливість осей RLQ-осей 1 і 2 характерними є області з високими й низькими значеннями осей, які мають неправильно-овальну (амебоїдну) форму. Аналіз даних, представлених раніше, указує на те, що просторові паттерни, які індикуються варіабельністю осі 1, найбільшою мірою пов'язані з неоднорідністю ґрунтових умов у межах вивченого полігона, тому що маркером цієї осі є твердість ґрунту в межах усього ґрунтового профілю, у межах якого проведені виміри. Імовірно, саме із цим пов'язана більша контрастність і звивистість границь структурних плям відповідного просторового паттерна. Вісь 2 також маркірується твердістю, але іншим важливим маркером є висота травостою. Можна припустити, що у випадку осі 2, твердість ґрунту є вже не причиною варіабельності екологічних умов, а наслідком просторової організації рослинного покриву. Відомо, що рослинність є істотним модулятором ряду ґрунтових властивостей, у тому числі й твердості ґрунту. Таким чином, ми можемо припустити, що RLQ-вісь 1, яка відбиває зв'язок ґрунтових умов і екологічних властивостей тваринного населення, обумовлена педогенними факторами. У свою чергу, RLQ-вісь 2 відбиває організуючу роль фітогенних факторів, які у своїй дії на ґрунтову мезофауну також переломлюються через трансформацію ґрунтових умов.

5.6. Просторова організація ґрунтової макрофауни лісового псевдомоноценоза з елементами остепніння й напівпроясненим світловим режимом

У даній главі розглядається структура тваринного населення ґрунту ділянки парку ім. Ю. Гагаріна (кластер 3), що з комплексу показників віднесений до біогеоценотичного типу мега-мезотрофного (перехідні ґрунти між середньобогатими й багатими ґрунтами) мезофільного (свіжого) лісового псевдомоноценоза з елементами остепніння з напівпроясненим світловим

режимом – D_n2. Займає 46,36 % досліджуваної площі. У межах даної ділянки розміщено п'ять експериментальних полігонів – № 2, 9, 17, 18 і 19. Матеріали по полігону № 2 представлені в нашій статті [314], по полігону № 9 – [316]. У дисертації вважаємо за доцільне привести результати по полігону № 17.

Експериментальний полігон № 17

Характеристика таксономічного й екологічного різноманіття угруповання ґрунтової макрофауни досліджуваного полігона представлена в Додатку 9.

На досліджуваній ділянці було виявлено 23 видів ґрунтових тварин. Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 611,66 екз./м².

Дощові черв'яки є численною й різноманітною групою сапрофагів у межах полігона й представлені 4 видами. По щільності дощові черв'яки становлять 93,02 % від загальної чисельності населення ґрунтової макрофауни. Домінантом є власне-ґрунтовий верхньоярусний *Aporrectodea trapezoides*. Його щільність становить 340,42 екз./м². Власне-ґрунтові дощові черв'яки представлені також *Aporrectodea rosea* і *Octolasion lacteum*, ґрунтово-підстилкові – *Lumbricus rubellus*. Гігроморфи дощових черв'яків представлені гігрофілами й мезофілами. Серед дощових черв'яків зустрічаються сільванти, пратанти й степанти. Таким чином, комплекс дощових черв'яків досліджуваного полігона чисельний і різноманітний як у таксономічному, так і екологічному аспектах.

Крім дощових черв'яків до трофічної групи сапрофагів належать полідесмуси *Schizothuranius dmitriewi* (0,76 екз./м²) і мокриці *Trachelipus rathkii* (1,52 екз./м²). Хижаки представлені губоногий багатоніжкою *Geophilus proximus* (2,13 екз./м²), імаго й личинками жужелиць (*Badister bullatus*, *Pterostichus melanarius*), личинками жуків-коваликів (*Athous haemorrhoidalis*), личинками двокрилих род. Stratiomyidae, коротконадкрилими жуками *Staphylinus caesareus* і герпетобіонтними павуками.

Група фітофагів різноманітна й представлена личинками підгризаючих совок (Noctuidae), імаго жужелиць (*Harpalus rufipes*), личинками пластинчастовусих

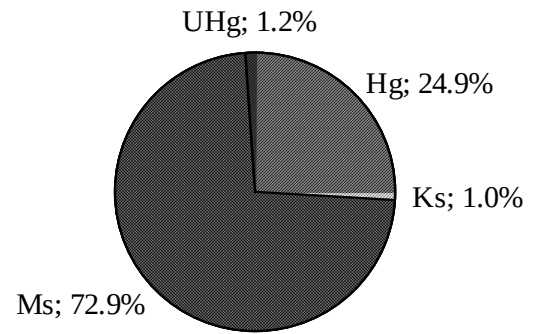
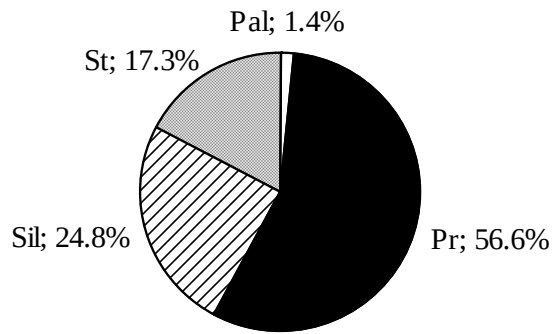
(*Melolontha melolontha*), молюсками (6 видів). Домінуючим видом молюсків є *Cochlicopa lubrica* (19,50 екз./м²).

Основу ценоморфічної структури макрофауни полігона становлять пратанти (56,6 % за чисельністю), трохи менше сільвантів (24,8 %) і степантів (17,3 %), міnorні позиції займають палюданти (1,4 %) (рис. 5.18). Таким чином, ценоморфічний вигляд тваринного населення досліджуваного полігона можна охарактеризувати як лісо-луговий.

Серед гігморморф переважають мезофіли (72,9 %), значно менше гігрофілів (24,9 %), ультрагігрофілів (1,2 %) і ксерофілів (1,0 %). Гігморморфічна структура населення є мезофільною. В угрупованні домінують мезотрофоценоморфи (82,4 %). У структурі топоморф переважають ендегейні форми (73,0 %). Характерна дуже низька представленість норників (0,3 %). У трофічній структурі безумовними домінантами є сапрофаги (93,4 %). Частка зоофагів становить 1,0 %, а фітофагів – 5,6 %. Серед фоморморф домінують тварини, які активно прокладають ґрунтові ходи зі зміною форми тіла (В4, 93,2 %). Значно менше тварин, які користуються існуючою тріщинуватістю ґрунту.

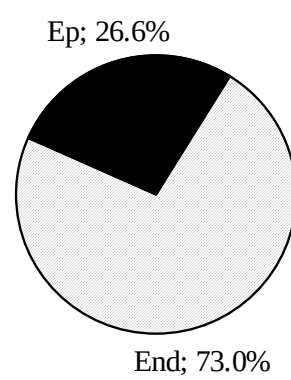
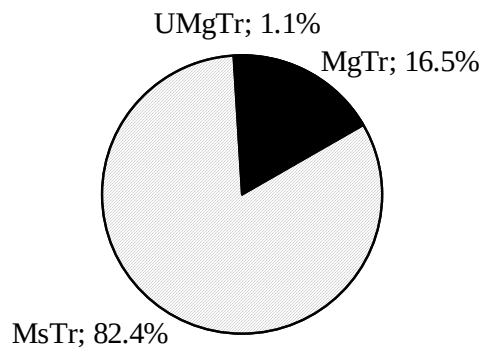
Едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання ґрунтової макрофауни (табл. 5.10).

У верхньому ґрунтовому шарі твердість ґрунту найменша й становить 1,85 МПа. Для твердості ґрунту в досліджуваній ділянці характерна наявність двох локальних максимумів – на глибині 10–15 см (2,76 МПа) і 85–90 см (3,99 МПа). Локальний мінімум твердості сполучений із глибиною 25–35 см і становить 2,55 МПа. Середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігона перевищують критичні для росту корневих систем рослин (3–3,5 МПа) уже починаючи із ґрунтових шарів 45–50 см [334]. Це дозволяє припустити високе структуруючий вплив просторової варіабельності твердості ґрунту на організацію ґрунтового тваринного населення.



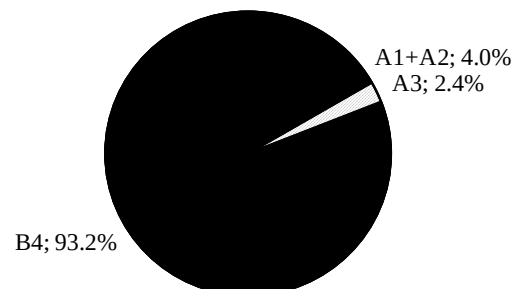
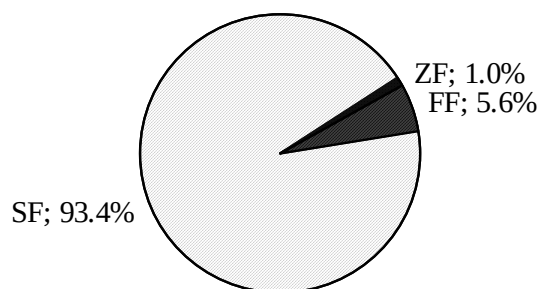
Ценоморфи

Гігроморфи



Трофоценоморфи

Топоморфи



Трофоморфи

Формоморфи

Рис. 5.18. Екологічна структура ґрунтової макрофауни

Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %	RLQ вісь 1	RLQ вісь 2
		– 95 %	+ 95%			
Твердість ґрунту на глибині, МПа						
0–5	1,85	1,76	1,94	25,38	0,03	–0,06
5–10	2,47	2,35	2,59	24,78	–0,05	–0,16
10–15	2,76	2,63	2,89	24,31	–0,28	–0,28
15–20	2,73	2,58	2,88	28,58	–0,63	–0,19
20–25	2,63	2,46	2,80	33,33	–0,80	–0,19
25–30	2,55	2,35	2,75	40,47	–0,82	–0,23
30–35	2,55	2,34	2,75	41,80	–0,87	–0,23
35–40	2,70	2,49	2,90	39,34	–0,86	–0,18
40–45	2,84	2,64	3,04	36,42	–0,86	–0,19
45–50	3,12	2,92	3,31	32,27	–0,79	–0,10
50–55	3,36	3,17	3,55	29,16	–0,75	–0,15
55–60	3,66	3,48	3,85	26,01	–0,66	–0,10
60–65	3,83	3,65	4,01	24,72	–0,55	–0,05
65–70	3,93	3,75	4,11	23,68	–0,56	–0,13
70–75	4,01	3,83	4,19	22,72	–0,61	–0,16
75–80	4,04	3,87	4,22	22,88	–0,57	–0,16
80–85	3,98	3,79	4,18	25,61	–0,56	–0,23
85–90	3,99	3,80	4,19	25,28	–0,57	–0,28
90–95	3,94	3,74	4,14	26,28	–0,58	–0,33
95–100	3,91	3,71	4,11	26,39	–0,59	–0,32
Фізичні властивості ґрунту, потужність підстилки, висота травостою й дистанція до дерев						
Електропровідність, дСм/см	0,29	0,27	0,32	42,59	–0,55	–0,19
Температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 04.05.2013	17,03	16,85	17,20	5,28	–0,01	0,18
31.08.2013	18,90	18,83	18,98	1,93	–0,55	–0,39
Потужність підстилки, см	0,99	0,88	1,09	54,08	–0,56	0,11
Висота травостою, см	13,44	11,91	14,97	58,91	–0,12	–0,04
Дистанція від найближчого дерева (Dist), м	1,90	1,70	2,10	53,41	–0,05	–0,90

Коефіцієнт варіації твердості ґрунту практично не змінюється в діапазоні глибин 0–5 – 15–20 см і знаходиться на рівні 24,31–25,38 %. Далі зі збільшенням

глибини спостерігається різке зростання варіабельності твердості ґрунту аж до 41,80 % на глибині 30,35 %. Після досягнення цього максимуму варіабельність знижується до локального мінімуму на глибині 70–75 см (22,72 %), після чого варіабельність виходить на плато зі значеннями 25,28–25,61 %. Електропровідність ґрунту в середньому становить 0,29 дСм/см і характеризується коефіцієнтом варіації 42,59 %. Цей рівень значно менше нижнього порога негативного впливу на рослинність високих концентрацій електролітів – 1,5–2,0 дСм/м [424].

Температура ґрунтового шару 5–7 см у період проведення дослідження становила 17,03°C при коефіцієнті варіації 5,28 %. Потужність рослинної підстилки в межах ділянки становить 0,99 см з коефіцієнтом варіації 54,08 %. Коефіцієнт варіації для висоти травостою становить 58,91 % при середньому рівні цього показника 13,44 см.

Спільне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволили оцінити властивості екологічної ніші ґрунтової макрофауни (табл. 5.11). Загальна інерція, що може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середньої маргінальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів. У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 1,17. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 62,98 %, а друга – 17,25 % інерції. Таким чином, перші дві осі описують 80,22 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб описання диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 4,25) рівень значимості становить $p = 0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змінні середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни.

Маргінальність, що статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 15 видів з 20, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 5.11).

Аналіз маргінальності видів угруповання макрофауни

Види	Скорочення	Інерція	ОМІ	Tol	Rtol	p-рівень
<i>Aporrectodea rosea</i>	A_rosea	21,30	2,70	10,10	87,20	0,02
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	A_trapezoides	26,43	0,80	14,60	84,60	0,01
<i>Aranea sp.</i>	Aranea	45,82	18,50	22,90	58,50	0,02
<i>Athous haemorrhoidalis</i>	A_haemorrhoidalis	28,62	18,70	14,10	67,20	0,03
<i>Carabidae</i>	Carabidae	24,14	11,60	5,10	83,30	0,43
<i>Chondrula tridens</i>	Ch_tridens	20,21	18,80	8,20	73,00	0,04
<i>Cochlicopa lubrica</i>	C_lubrica	26,87	8,20	10,70	81,10	0,35
<i>Discus rudersatus</i>	D_rudersatus	39,59	6,20	20,20	73,60	0,05
<i>Geophilus proximus</i>	G_proximus	34,20	6,60	24,80	68,60	0,02
<i>Harpalus rufipes</i>	H_rufipes	23,43	22,00	13,60	64,50	0,05
<i>Lepidoptera sp.</i>	Lepidoptera	28,69	8,40	22,70	69,00	0,44
<i>Lumbricus rubellus</i>	L_rubellus	32,17	8,10	35,50	56,40	0,01
<i>Melolontha melolontha</i>	M_melolontha	20,60	22,30	3,60	74,10	0,02
<i>Octolasion lacteum</i>	O_lacteum	25,64	37,40	16,30	46,40	0,05
<i>Schizothuranius dmitriewi</i>	Sch_dmitriewi	26,28	22,30	19,70	58,00	0,05
<i>Stratiomyidae sp.</i>	Stratiomyidae	16,49	24,00	9,30	66,80	0,30
<i>Succinea oblonga</i>	S_oblonga	30,21	15,70	36,00	48,40	0,01
<i>Trachelipus rathkii</i>	T_rathkii	39,93	20,80	26,20	53,00	0,01
<i>Vallonia pulchella</i>	V_pulchella	15,99	28,10	4,70	67,20	0,46
<i>Vitruina pellusida</i>	V_pellusida	34,72	15,00	22,80	62,20	0,01
ОМІ		–	4,25	–	–	0,01

Умовні позначки: ОМІ – індекс середньої віддаленості (маргінальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; представлені дані індексів в % від сумарної варіабельності; p-рівень за методом Монте-Карло після 999 ітерацій.

Таким чином, для значної кількості видів макрофауни досліджуваного полігона типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їхньої екологічної ніші. З іншого боку, для ряду видів маргінальність не вірогідно відрізняється від типових умов у межах полігона, що свідчить про оптимальність умов. Маргінальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов для перебування виду від типових умов у межах даного місцеперебування.

Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більша толерантність, тим менша спеціалізація. Залишкова толерантність указує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки виміру. Такі види, як *Octolasion*

lacteum, *Vallonia pulchella*, *Stratiomyidae* характеризуються високої маргінальністю. Типові екологічні умови, представлені в межах досліджуваного місцеперебування, значно відмінні від оптимальних умов для зазначених видів. Такі види, як *Succinea oblonga* і *Lumbricus rubellus* характеризуються високою толерантністю. Низька толерантність, а отже – висока спеціалізація, характерна для *Melolontha melolontha*, *Vallonia pulchella* і *Chondrula tridens*. Для цих же видів досить висока залишкова толерантність, що дозволяє припускати значну роль у структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни факторів нейтральної природи, або інших, не врахованих у даному дослідженні.

Конфігурація екологічних ніш ґрунтової макрофауни представлена на рисунку 5.19. Аналіз даних, наведених на рисунку 2, свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин у межах досліджуваного полігона є протилежна динаміка твердості ґрунту в шарах 0–5, ..., 15–20 см з однієї сторони й у більше глибоких шарах – з іншої сторони (вісь 1). Вісь 1 також відбиває збільшення твердості верхніх ґрунтових шарів при погодженому зменшенні потужності підстилки й електропровідності ґрунту.

Вісь 2 відбиває зворотну динаміку твердості ґрунту на глибині від 0 до 55 см з однієї сторони й глибше 55 см – з іншої. Аналогічно осі 1, вісь 2 також відбиває зворотну кореляцію між твердістю й електропровідністю у верхніх ґрунтових шарах. Вісь 2 не залежить від потужності підстилки, але залежить від висоти травостою й дистанції до найближчого дерева.

Результати аналізу RLQ представлені в таблиці 5.10 і на рисунку 5.19. Установлено, що 91,94 % загальної варіації (загальної інерції) описують перших дві осі RLQ (83,57 і 8,37 % відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,001.

Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища (у нашому випадку – едафічні характеристики, потужність підстилки й висота травостою), структурою угруповання і його екоморфічної організації.

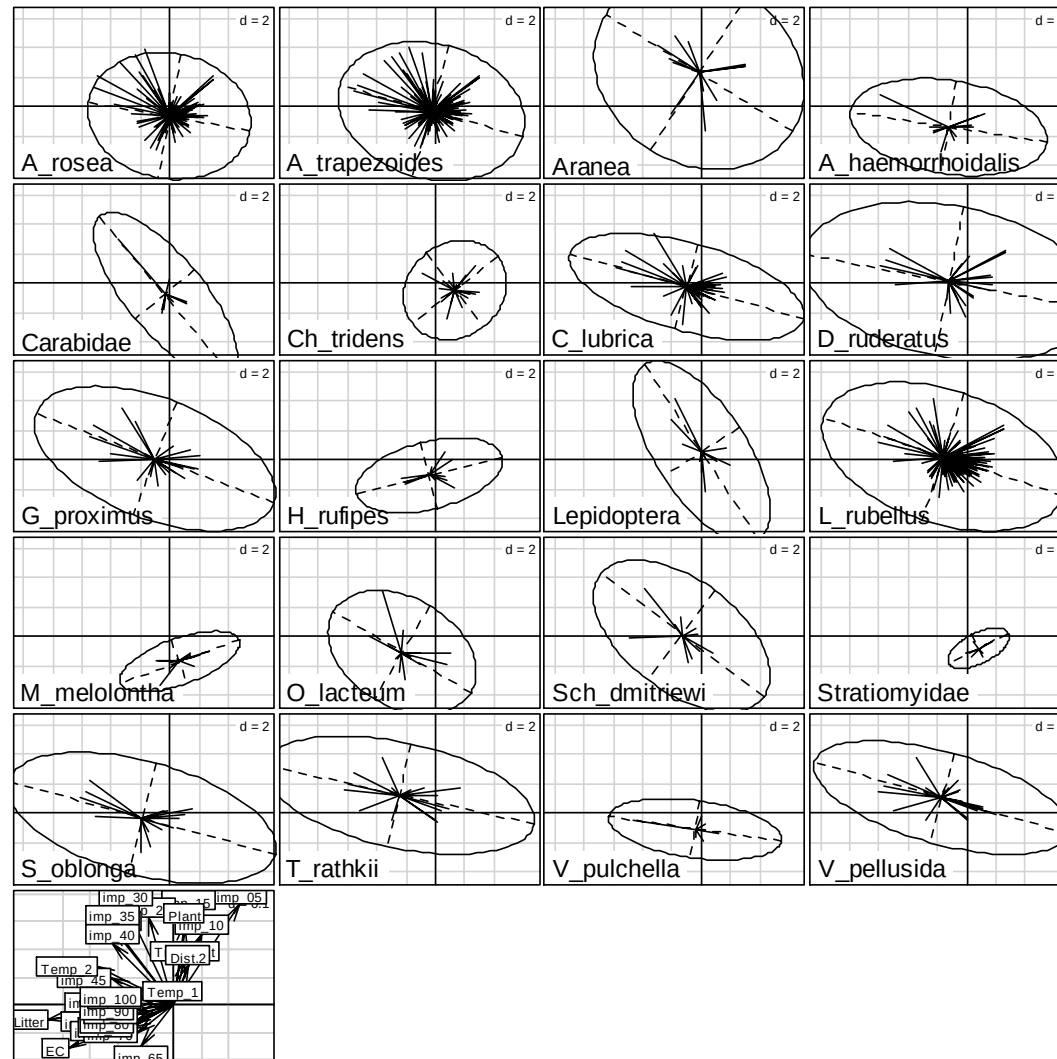


Рис. 5.19. Екологічні ніші видів ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: см. рис. 3.

В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів ґрунтової макрофауни), точки відбору проб (просторовий компонент із обліком того, що координати точок відбору фіксувалися), ваги факторів середовища й ваги екоморфічних характеристик ґрунтових тварин (рис. 5.20).

Осі 1 і 2, виділені в результаті RLQ-аналізу, характеризують значну роль твердості ґрунту в структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни на всіх обмірюваних глибинах (табл. 5.10). Максимум структуруючого впливу твердості ґрунту по осі 1 припадає на глибину 30–35 – 45–50 см. Для осі 2 характерні дві зони максимального структуруючого впливу на екоморфічну структуру тваринного населення ґрунту: 25–35 і 90–100 см.

RLQ-вісь 1 не залежить від дистанції від дерев, тоді як RLQ-вісь 2 у значній мірі визначається відстанню до найближчого дерева. Вісь 1 залежить від таких екологічних характеристик, як електропровідність ґрунту, висота травостою й потужність підстилки.

RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їхньої екологічної структури й зв'язку з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дав можливість виділити три комплекси видів, які формують функціональні групи А, В, С и D (рис. 5.20). Розташування цих функціональних груп у просторі RLQ-осей представлено на рис. 5.21. Маркерами функціональної групи А є мегатрофоценоморфи-степанти. Місце розташування центроїда цієї групи, насамперед, визначає RLQ-вісь 2. Оптимальна зона для функціональної групи А розташована в позитивній напівплощині, що свідчить про негативний вплив підвищеної твердості ґрунту на глибинах, які визначають RLQ-вісь 2. Слід зазначити роль дистанції від дерев у структуруванні екологічного простору даного угруповання. Очевидно, що плями між деревами є зоною проникнення степових ценотичних елементів у цілому лісове угруповання.

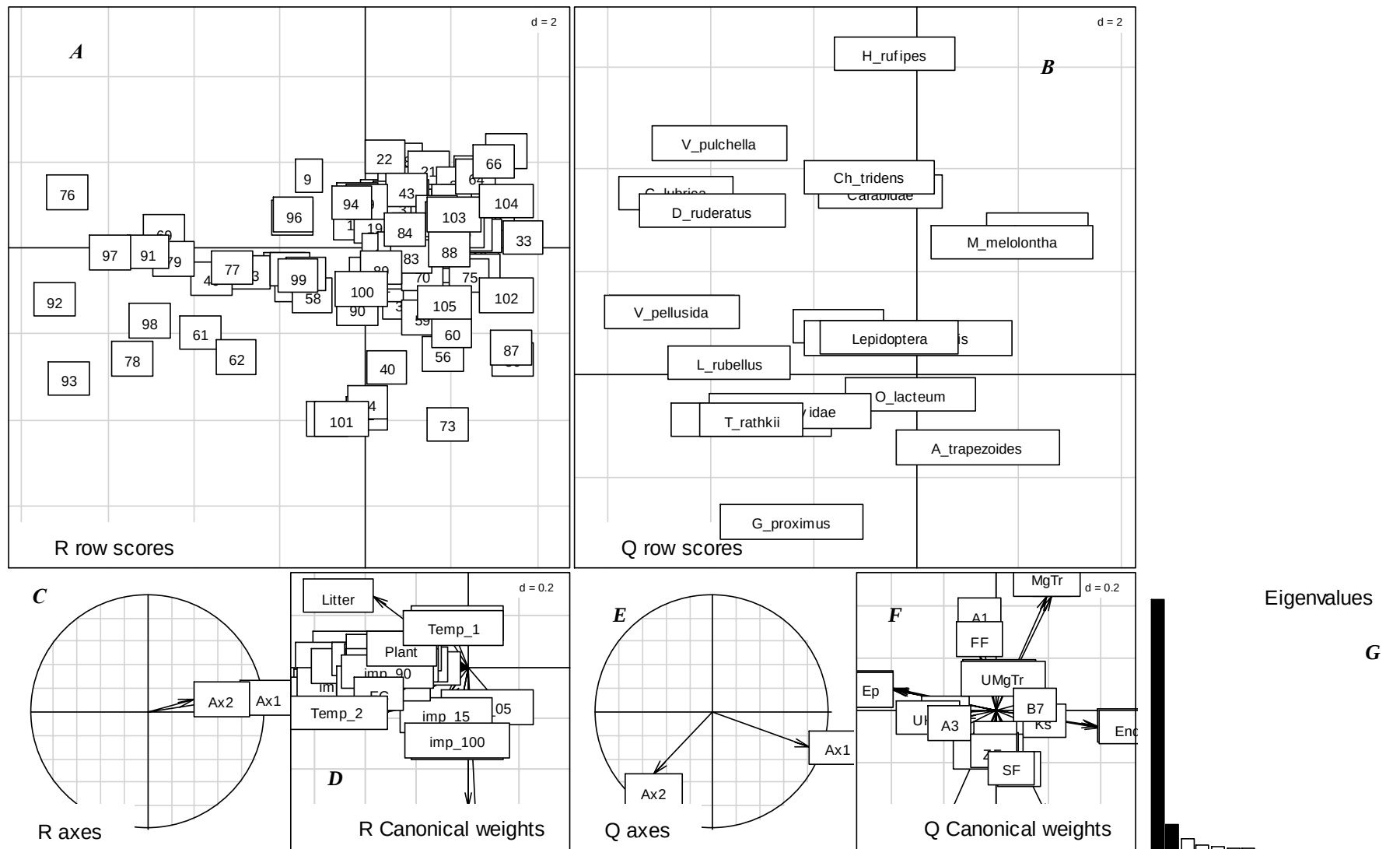


Рис. 5.20. Результати аналізу RLQ

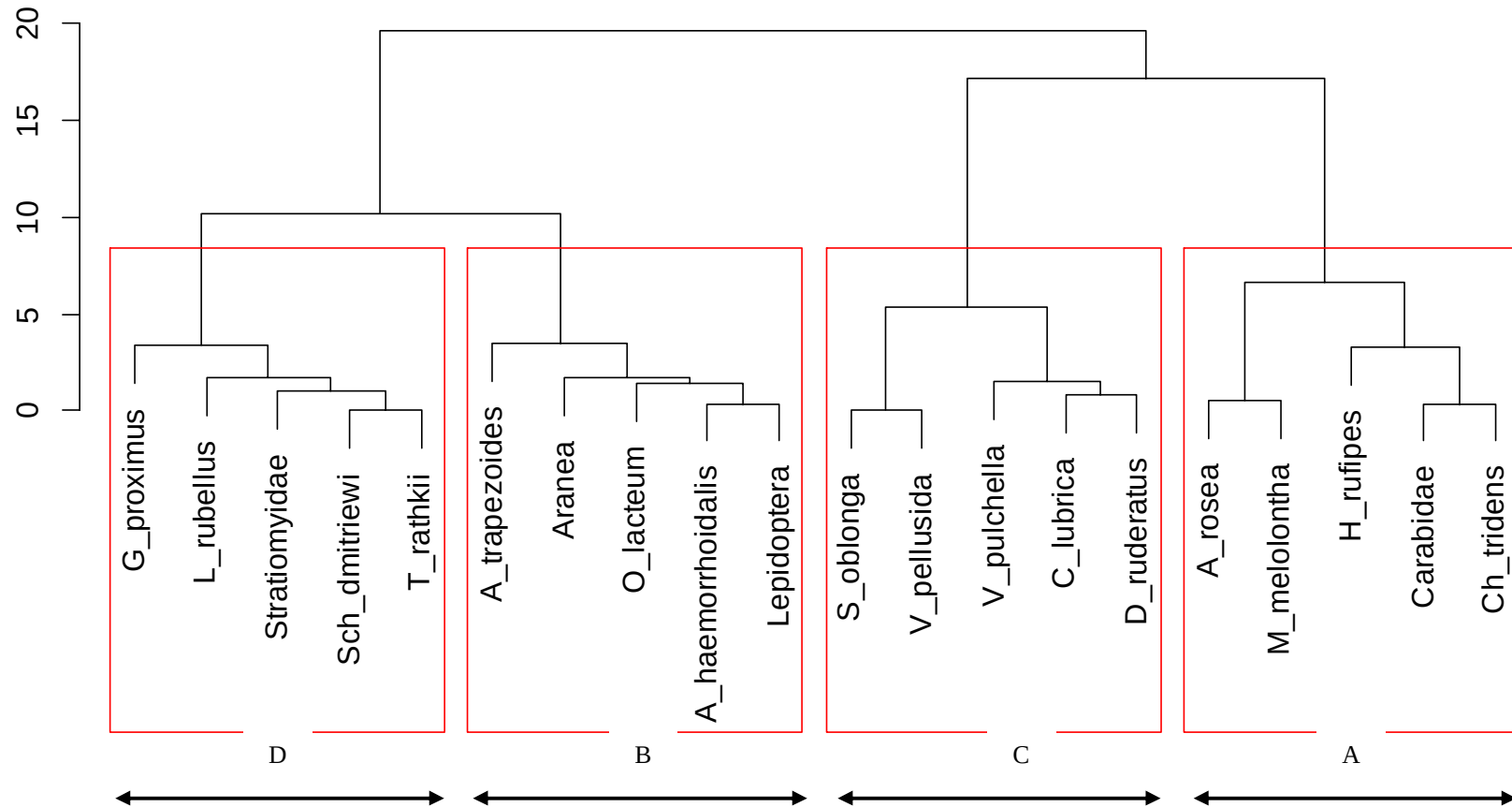


Рис. 5.21. Кластерний аналіз структури тваринного населення ґрунтової макрофауни

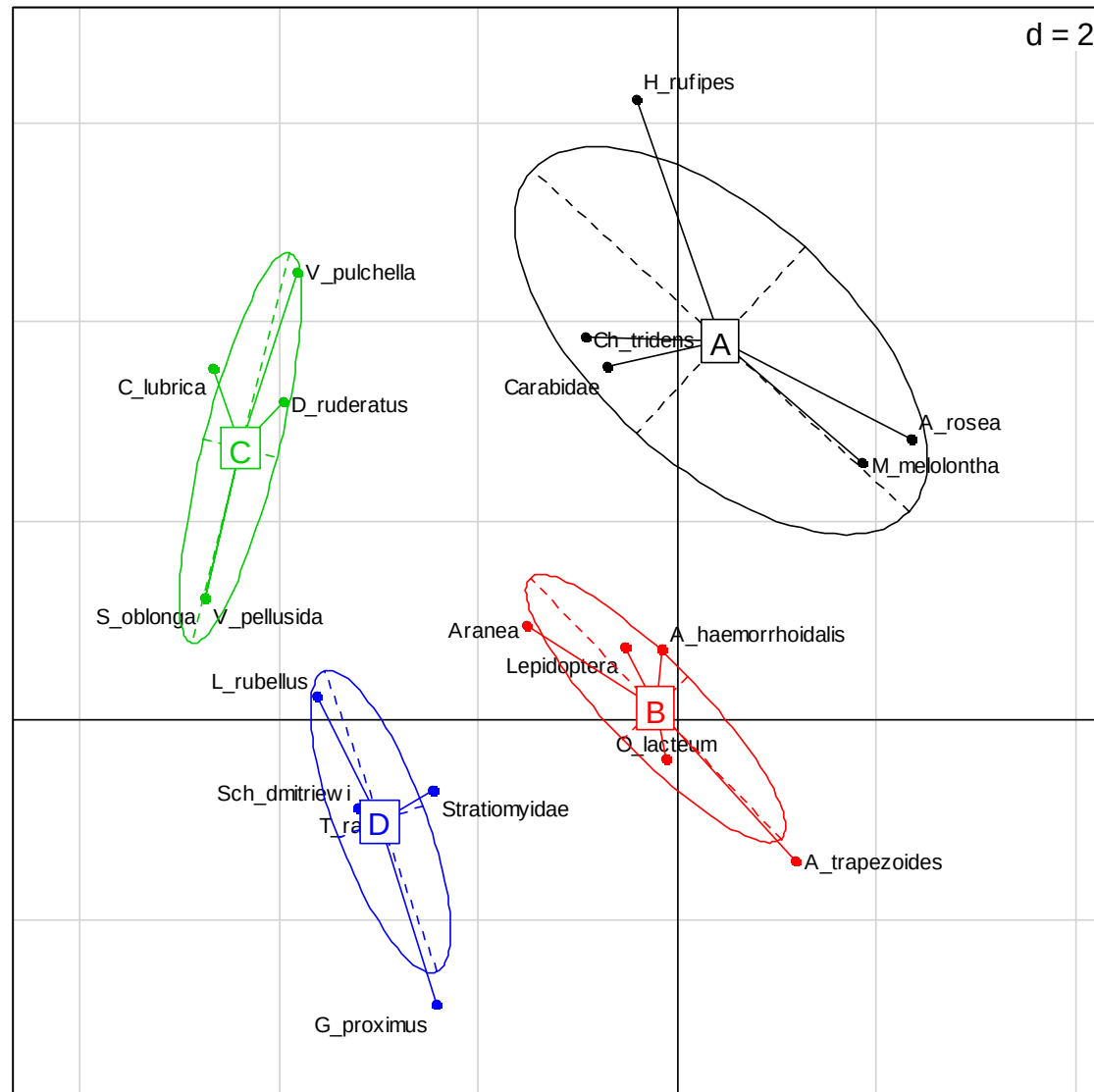


Рис. 5.22. Розташування функціональних груп у просторі RLQ-осей

Функціональна група В займає центральне положення в екологічному просторі ґрунтової макрофауни, охарактеризоване в термінах RLQ-осей. Це свідчить про те, що представники макрофауни, які становлять дане угруповання, займають найбільш типові мікростанції в межах вивченого полігона. В екоморфічному відношенні ця група досить гетерогенна. Специфіку вигляду даної групи віддає домінуючий ґрунтових безхребетних у межах полігона – *Aporrectodea trapezoides*, що, як відзначалося, є пратантом.

Функціональна група С представлена молюсками. В екоморфічному відношенні маркером цього угруповання є епігейні сільвантти. Підстилкові форми в меншому ступені чутливі до твердості ґрунту, що пояснює розташування центроїда функціональної групи С у області підвищеної твердості ґрунту (негативні значення RLQ-осі 1).

Переважа лугового компонента приводить до відокремлення функціональної групи D. Диференціація між групами С и D відбувається по RLQ-осі 2. Основною причиною є більша структуруюча роль дистанції для сільвантів (група С), ніж для пратантів (група D).

Просторове розміщення значень RLQ-осей представлено на рисунку 5.22. Вісь RLQ-1 характеризується значним трендом ($R^2 = 0,41$ для регресійної моделі другого порядку з координатами як предикторів). Область низьких значень осі RLQ-1 знаходиться в лівому верхньому куті полігона. Також окремі локалітети з низькими значеннями цієї осі перебувають у межах полігона у формі утворень опукло-овальної форми. Виконаний аналіз позначає ділянки з низькими значеннями осі RLQ-1 як мають підвищену твердість ґрунту й заселені переважно підстилковими тваринами лісовий і луговий ценоморф.

Вісь RLQ-2 також характеризується значно меншим трендом ($R^2 = 0,23$ для регресійної моделі другого порядку з координатами як предикторів). Ділянки з високим і низьким значеннями осі RLQ-2 формують мозаїку з опукло-овальних утворень. Очевидно, що розташування деревних рослин відіграє ключову роль у формуванні просторового паттерна осі RLQ-2.

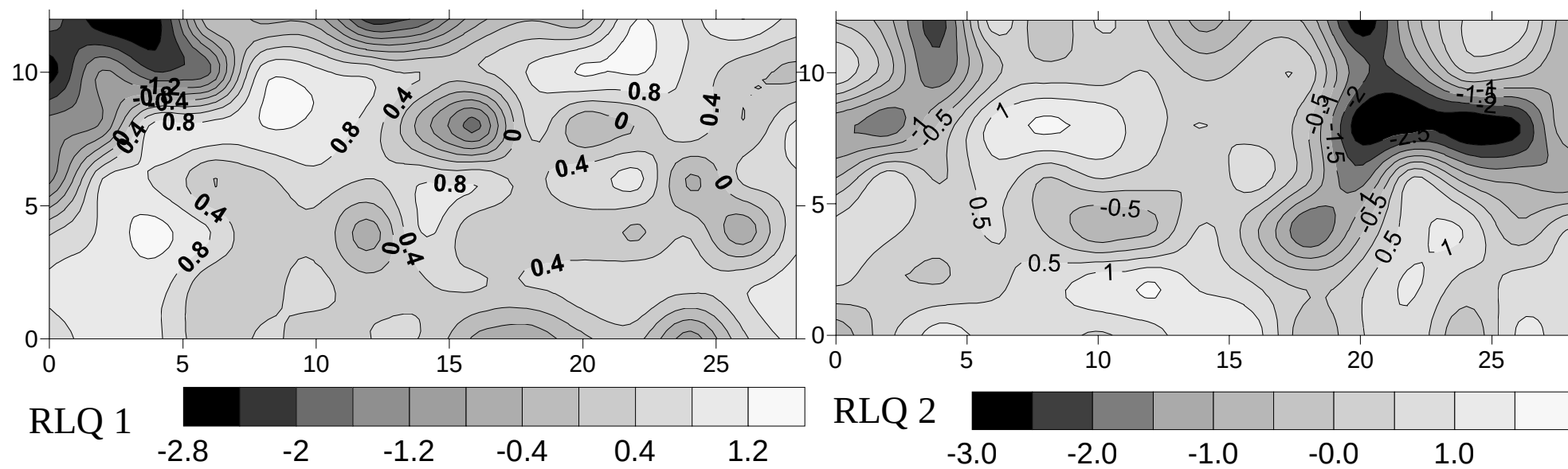


Рис. 5.23. Просторова мінливість RLQ-осей

Участки з позитивними значеннями осі RLQ-2 відповідають перевазі мегатрофоценоморфних степантів, а з негативними – мезотрофоценоморфних пратантів.

5.7. Просторова організація ґрунтової макрофауни лісового моноценоза з напівпроясненим світловим режимом

У даній главі розглядається структура тваринного населення ґрунту ділянки парку ім. Ю. Гагаріна (кластер 4), що з комплексу показників віднесений до біогеоценотичного типу мега-мезотрофного (перехідні ґрунти між середньобогатими й багатими ґрунтами) мезофільного (свіжого) лісового псевдомоноценоза з елементами остепніння з напівпроясненим світловим режимом – D_n2. Займає 46,36 % досліджуваної площі. У межах даної ділянки розміщено два експериментальні полігони – № 5 і 6. Матеріали по полігону № 5 представлені в нашій статті [312], по полігону № 6 – [306]. У дисертації вважаємо доцільно привести матеріали по полігону № 5.

Експериментальний полігон № 5

Результати вивчення ґрунтової макрофауни й едафічних характеристик експериментального полігона № 5 наведені в нашій публікації [305].

Характеристика таксономічного й екологічного різноманіття угруповання ґрунтової макрофауни досліджуваного полігона представлено в Додатку 10.

Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 161,68 екз./м². Дощові черв'яки є численною й різноманітною групою сапрофагів у межах полігона й представлені 5 видами. Домінантом є ґрунтово-підстилковий *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843. Його чисельність становить 46,63 екз./м². Трохи за чисельністю цьому виду уступає властиво ґрунтовий дощовий черв'як *Aporrectodea c. trapezoides* (Duges, 1828) із чисельністю 42,82 екз./м². Поряд із зазначеним видом до екологічної групи ендегейних черв'яків належать

Aporrectodea r. rosea (Savigny, 1826) і *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885). До екологічної групи норників належить *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884).

Діапазон гігморф дощових черв'яків знаходиться в межах від ультрагігрофілів до мезофілів. Ценоморфічний спектр також досить широкий – серед дощових черв'яків представлені пратанти, степанти палюданти й сильванти. Таким чином, комплекс дощових черв'яків досліджуваного полігона чисельний і різноманітний як у таксономічному, так і екологічному аспектах.

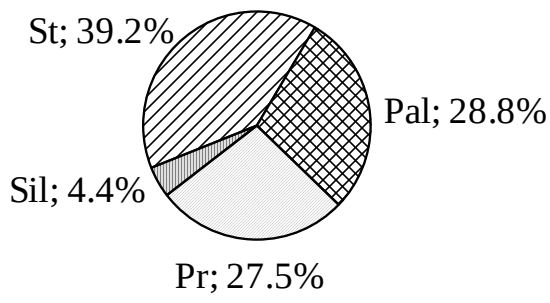
Крім дощових черв'яків до трофічної групи сапрофагів належить мокриця *Trachelipus rathkii* (Brandt 1833), чисельність якої становить 1,07 екз./м². Мокриці поряд з дощовим черв'яком *O. lacteum* (Oerley, 1885) формують комплекс кальцефілів.

Хижі губоногі багатоніжки представлені ендегейною землянкою *Geophilus proximus* C.L.Koch 1847 (5,49 екз./м²). Слід зазначити відсутність у комплексі звичайних для лісових угруповань підстилкових кістянок. Хижаки також представлені личинками жуків-коваликів *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius 1801), імаго жужелиць (при ручному розборі проб зустрінутий *Badister bullatus* (Schrank, 1798)), коротконадкрилих жуків (*Staphylinus caesareus* Cederhjelm 1798) і павуками.

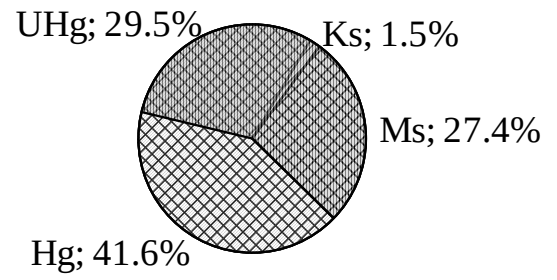
Фітофаги нечисленні й представлені личинками підгризаючих совок (Noctuidae) і личинками пластинчастовусих жуків (*Amphimallon assimilis* (Herbst, 1790)).

Основу ценоморфічної структури макрофауни становлять степанти (39,2 % за чисельністю), трохи менше палюдантів (28,8 %) і пратантів (27,5 %), зрідка зустрічаються сильванти (4,4 %) (рис. 5.23). У цілому, ценоморфічна структура є досить вирівняною, що свідчить про амфіценотичний характер угруповання ґрунтових тварин.

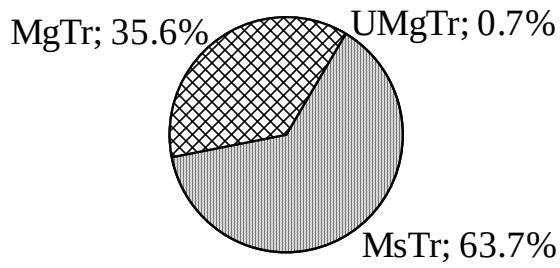
Серед гігморф переважають гігрофіли (41,6 %), трохи менше ультрагігрофілів (29,5 %) і мезофілів (27,4 %). Дуже низька частка в угрупованні ксерофілів (1,5 %). В угрупованні домінують мезотрофоценоморфи (63,7 %).



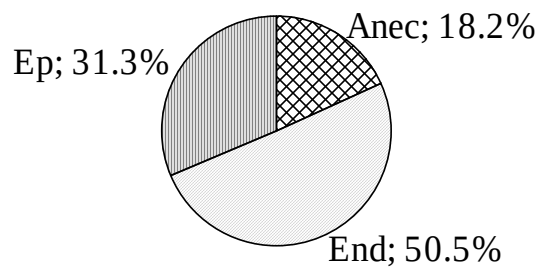
Ценоморфи



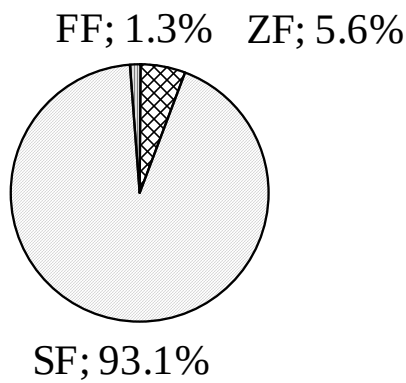
Гігроморфи



Трофоценоморфи



Топоморфи



Трофоморфи

Рис. 5.23. Екологічна структура ґрунтової макрофауни

Умовні позначення: см. табл. 1.

У структурі топоморф очевидним є перевага ендегейних форм (50,5 %). Істотно менше епігейних форм (31,3 %) і норників (18,2 %). У трофічній структурі безумовними домінантами є сапрофаги (93,1 %). Частка зоофагів становить 5,6 %, а фітофагів – 1,3 %.

Едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання ґрунтової макрофауни (табл. 5.12). Для твердості ґрунту в досліджуваній ділянці характерно поступове збільшення значень із зростанням глибини. У верхньому ґрунтовому шарі твердість становить 1,31 МПа, а в нижньому – 2,10 МПа. На глибині 10–15 – 25–30 см твердість виходить на плато зі значеннями 1,60–1,65 МПа.

Коефіцієнт варіації твердості найменший у верхніх ґрунтових шарах 0–5 і 5–10 см (23,91 і 23,30 % відповідно). При подальшому збільшенні глибини спостерігається тенденція по росту варіабельності твердості, що виходить на плато починаючи із глибини 20–25 см і знаходиться на рівні 32,08–34,98 %. Таким чином, середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігона невеликі й не перевищують критичних рівнів для росту кореневих систем рослин (3–3,5 МПа) [334]. Однак рівень варіабельності дозволяє припускати високе структуруючий вплив твердості на просторову організацію угруповання ґрунтової макрофауни.

Електропровідність ґрунту в середньому становить 0,64 дСм/см і характеризується коефіцієнтом варіації 14,40 %. Основним модулятором електропровідності ґрунту в межах даного полігона можна визнати вологість ґрунту. При вимірюванні температури ми більшою мірою мали на меті вивчити просторовий аспект цього важливого екологічного показника. Коефіцієнт варіації температури в різні періоди вимірів знаходиться в діапазоні 1,21–3,12 %. Потужність підстилки в середньому становить 0,51 см і варіює в досить широких межах (коефіцієнт варіації 84,20 %). Трохи нижче коефіцієнт варіації для висоти травостою (27,89 %) при середньому рівні цього показника 40,12 см.

Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %	RLQ вісь 1	RLQ вісь 2
		– 95 %	+ 95%			
Твердість ґрунту на глибині, МПа						
0–5	1,31	1,25	1,37	23,91	–0,72	–0,47
5–10	1,52	1,46	1,59	23,30	–0,86	–0,47
10–15	1,60	1,52	1,68	25,35	–0,83	–0,56
15–20	1,60	1,51	1,70	30,26	–0,77	–0,54
20–25	1,66	1,55	1,76	32,51	–0,64	–0,62
25–30	1,65	1,55	1,75	32,08	–0,62	–0,74
30–35	1,74	1,63	1,86	33,72	–0,55	–0,78
35–40	1,87	1,74	1,99	34,98	–0,46	–0,68
40–45	1,97	1,84	2,10	33,39	–0,35	–0,63
45–50	2,10	1,97	2,23	32,42	–0,35	–0,55
Фізичні властивості						
Електропровідність, дСм/см	0,64	0,62	0,65	14,40	0,53	–0,43
Температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 30.08.2011	19,12	19,08	19,16	0,98	–0,19	0,34
– 15.09.2011	16,29	16,25	16,33	1,21	0,16	0,20
– 25.10.2011	8,08	8,03	8,13	3,12	–0,48	–0,15
– 31.08.2013	18,02	17,98	18,06	1,26	–0,33	0,29
Висота травостою й потужність підстилки						
Потужність підстилки, см	0,51	0,42	0,59	84,20	0,09	–0,41
Висота травостою, см	40,12	37,95	42,28	27,89	0,34	0,52

Спільне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволили оцінити властивості екологічної ніші ґрунтової макрофауни (табл. 5.13). Загальна інерція, що може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середньої маргінальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів. У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 0,68. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 55,71 %, а друга – 21,85 % інерції.

Аналіз маргінальності видів угруповання макрофауни

Види	Скорочення	Інерція	OMI	Tol	Rtol	omi	tol	rtol	p-рівень
<i>A. assimilis</i> (larv.)	A_assimilis_larv	17,22	3,62	2,00	11,60	21,00	11,60	67,40	0,03
<i>A. c. trapezoides</i>	A_trapezoides	17,95	0,17	4,08	13,70	1,00	22,70	76,30	0,22
<i>A. r. rosea</i>	A_rosea	18,66	0,41	3,30	14,95	2,20	17,70	80,10	0,08
<i>Aranea</i>	Aranea	17,54	3,01	2,97	11,57	17,20	16,90	65,90	0,03
<i>A. haemorrhoidalis</i>	A_haemorrhoidalis	19,11	5,54	1,77	11,80	29,00	9,20	61,70	0,01
<i>B. bullatus</i>	B_bipustulatus	14,65	1,69	2,40	10,56	11,60	16,40	72,10	0,61
<i>G. proximus</i>	G_proximus	15,92	0,74	2,35	12,84	4,60	14,70	80,60	0,17
<i>Lepidoptera</i>	Lepidoptera	20,80	2,44	5,11	13,26	11,70	24,60	63,70	0,02
<i>L. rubellus</i>	L_rubellus	15,60	0,74	3,40	11,46	4,70	21,80	73,50	0,01
<i>O. transpadanus</i>	O_transpadanus	15,74	0,25	2,56	12,93	1,60	16,30	82,10	0,11
<i>O. lacteum</i>	O_lacteum	17,46	1,61	1,67	14,18	9,20	9,50	81,20	0,08
<i>Staphylinus</i>	Staphylinus	14,26	4,30	1,12	8,83	30,20	7,90	61,90	0,12
<i>T. rathkii</i>	T_rathkii	15,03	2,88	0,93	11,22	19,20	6,20	74,60	0,04
OMI		–	2,11	–	–	–	–	–	0,01

Умовні позначки: см. табл. 1

Таким чином, перші дві осі описують 77,56 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб описання диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання ($ОМІ = 2,11$) рівень значимості становить $p = 0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни.

Маргінальність, що статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 6 видів з 13, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 5.13). Таким чином, для більшості видів досліджуваного полігона типові едафічні умови збігаються із центроїдом їхньої екологічної ніші.

Аналіз даних, наведених на рисунку 5.24 свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин є твердість верхніх ґрунтових шарів і температура ґрунту, а також висота травостою, потужність підстилки й електропровідність ґрунту.

Результати аналізу RLQ представлені в таблиці 5.12 і на рисунку 5.25. Установлено, що 87,00 % загальної варіації (загальної інерції) описують перших дві осі RLQ (62,05 і 24,95 % відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на p -рівні 0,02.

Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища (у нашому випадку – едафічні характеристики, потужність підстилки й висота травостою), структурою угруповання і його екоморфічної організації. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів ґрунтової макрофауни), точки відбору проб (просторовий компонент із обліком того, що координати точок відбору фіксувалися), ваги факторів середовища й ваги екоморфічних характеристик ґрунтових тварин (рис. 5.25).

Фактори навколишнього середовища, які структурують угруповання, мають складну інтегральну природу й відбиваються через вимірювані характеристики. Комплекси зв'язаних характеристик у багатомірних техніках виділяються за різними критеріями, тому що число факторних рішень нескінченно.

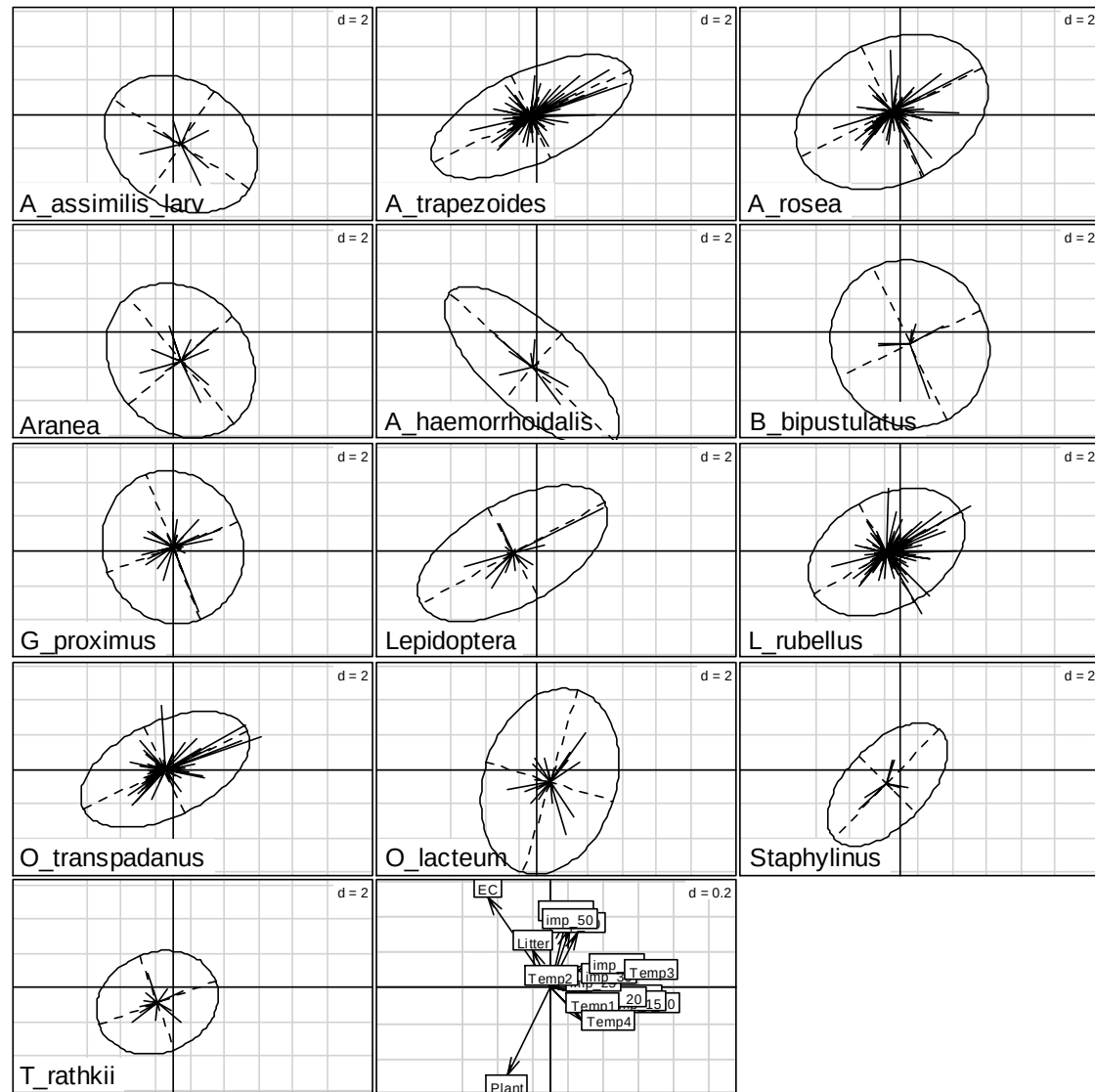


Рис. 5.24. Екологічні ніші видів ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: см. рис. 1

Максимізація описуваної факторами дисперсії або кореляції є цільовими критеріями в багатовимірному факторному аналізі й аналізі головних компонент. Очевидно, що такий критерій має загальний характер і не відбиває специфіки екологічних завдань. Критерієм максимізації в RLQ-аналізі є рішення, що щонайкраще описує зв'язок між різними екологічними явищами – середовищем, угрупованням і його формальними екологічними властивостями. Вісь 1, виділена в результаті RLQ-аналізу, характеризується кореляцією із твердістю ґрунту на всіх глибинах, максимум якої спостерігається на глибині 5–10 і 10–15 см (табл. 5.12). Ця вісь указує на протилежний характер впливу твердості й електропровідності на структурування угруповання ґрунтової макрофауни, що дозволяє припустити під спостережуваними змінами динаміку умов зволоження: підвищена вологість ґрунту відбивається в більшій електропровідності й меншій твердості. Це припущення підтверджується характером зв'язку осі 1 з температурою. Для більшості дат виміру температура позитивно корелює зі значеннями осі 1. Імовірно, висота травостою робить свій внесок у динаміку комплексу факторів, які в інтегрованому виді описує вісь 1, або є наслідком дії цього комплексу, виконуючи індикативну роль, про що свідчить високий рівень кореляції висоти травостою й значень осі 1.

Вісь 2 корелює із твердістю ґрунту в нижніх ґрунтових шарах (25–50 см). Також вісь 2 відбиває негативну кореляцію між твердістю ґрунту й висотою травостою. Якщо вісь 1 практично не залежить від потужності підстилки, то вісь 2 сильно корелює із цим показником. Зв'язок із твердістю ґрунту на досить великій глибині й потужністю підстилки на поверхні можна пояснити в такий спосіб. Підстилка на поверхні ґрунту перерозподіляється в мікророзниження, які, імовірно, відрізняються більшою твердістю на глибині 25–50 см.

RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їхньої екологічної структури й зв'язку з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дозволив виділити чотири комплекси видів, які формують функціональні групи А, В, С и D (рис. 5.26).

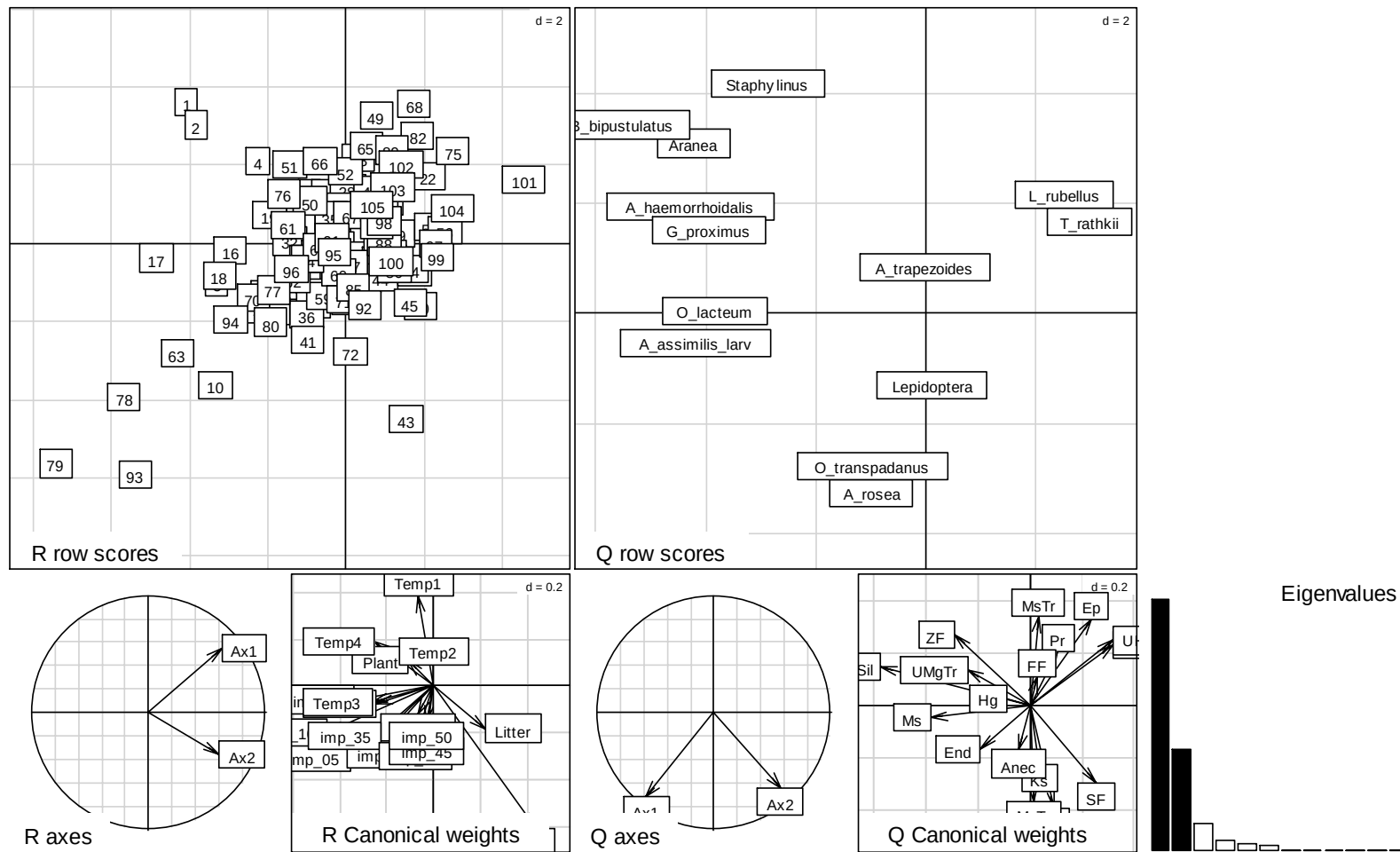


Рис. 5.25. Результати аналізу RLQ

Розташування цих функціональних груп у просторі RLQ осей представлено на рис. 5.27. Функціональна група А включає мезофільних ендегейних сільвантів (*Octolasion lacteum* і *Amphimallon assimilis*). Дана функціональна група має здатність заселяти більше тверді ґрунти (вісь 1). Близька до групи А функціональна група С, що включає сільвантів-зоофагів ультрамегатрофоценоморф. Ця функціональна група віддає перевагу мікросайтам, які відрізняються негативними значеннями осі 1 і позитивними – осі 2. Така комбінація відповідає високій твердості ґрунту у верхніх шарах і низкою – у більше глибоких. Частина представників функціональної групи С є герпетобіонтами (*Aranea spp.*, *B. bullatus*, *S. caesareus*), а частина – мешканцями ґрунтової товщі (ендегейний *A. haemorrhoidalis* і норник *G. proximus*).

Для герпетобіонтної компоненти істотною є висота травостою, що корелює з віссю 2. Імовірно, особливості вертикальної мінливості твердості ґрунту сприятливі для збереження норної інфраструктури, що застосовують мешканці ґрунтової товщі. У цілому, комплекс функціональних груп А і С є маркером процесів сільватизації в межах досліджуваного полігона. Функціональна група D представлена ультрагігрофілами: палюдантом *L. rubellus* і пратантом *T. rathkii*. Позитивні значення осі 1 відбивають такі властивості мікросайтів, до яких тяжіють представники групи D, як підвищена вологість і знижена твердість ґрунту в сполученні з великою висотою травостою. Функціональна група В найбільш численна в межах досліджуваного полігона й поєднує мегатрофних сапрофагів, серед яких широко представлені степанти. Низька твердість ґрунту на середній глибині (вісь 2), цілком імовірно, є не причиною, а наслідком чисельності дощових чер'вяків-почворіїв, які переважно становлять групу В.

Таким чином, екологічна спеціалізація ґрунтової макрофауни, що установлена в масштабі межбіогеоценотичного різноманіття й екологічних градієнтів, переломлюється в контексті конкретних умов і приймає форму функціональних угруповань. Екоморфічний аналіз дозволяє встановити природу цих локальних утворень і провести інтерпретацію з погляду умов конкретного біотопу.

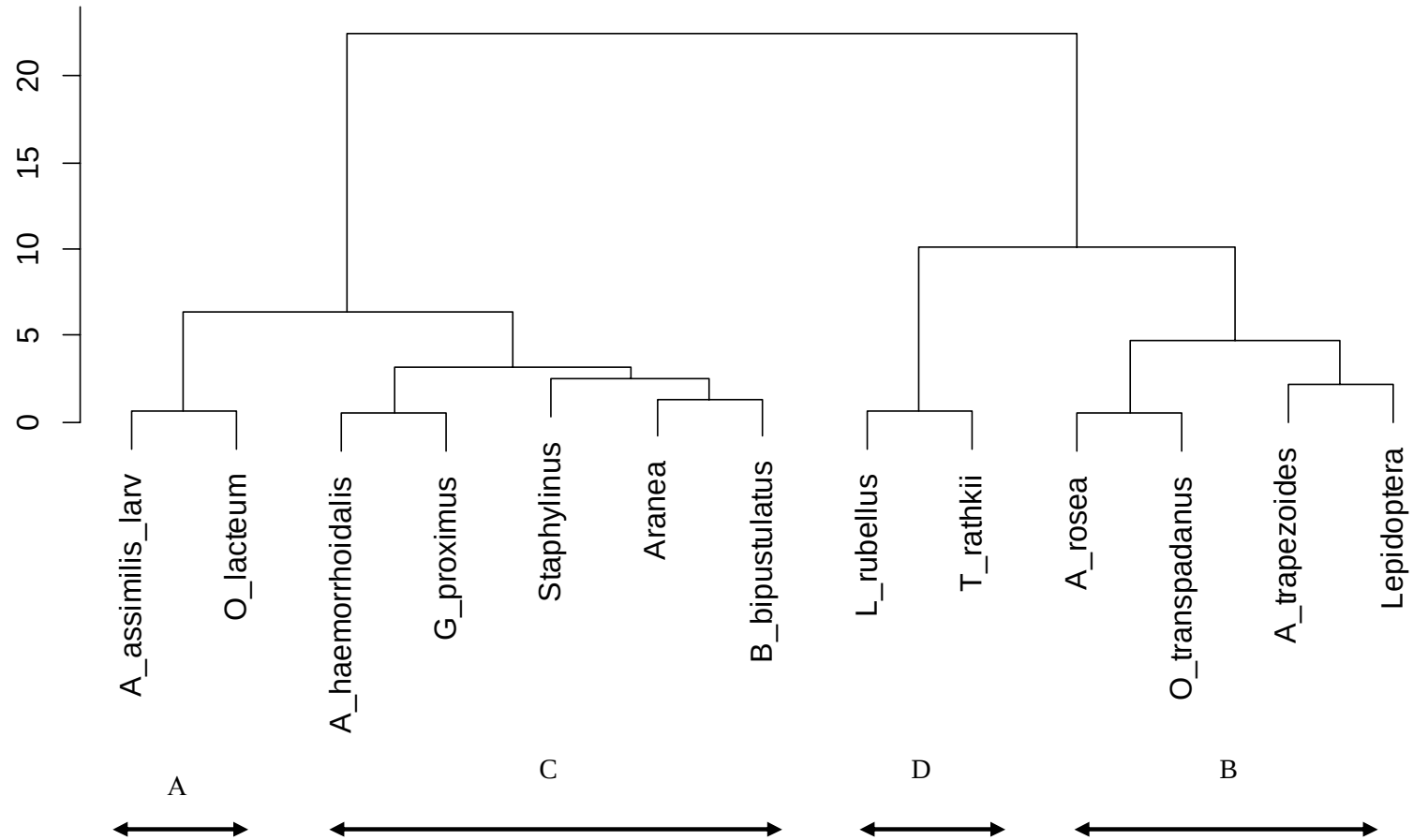


Рис. 5.26. Кластерний аналіз структури тваринного населення ґрунтової макрофауни

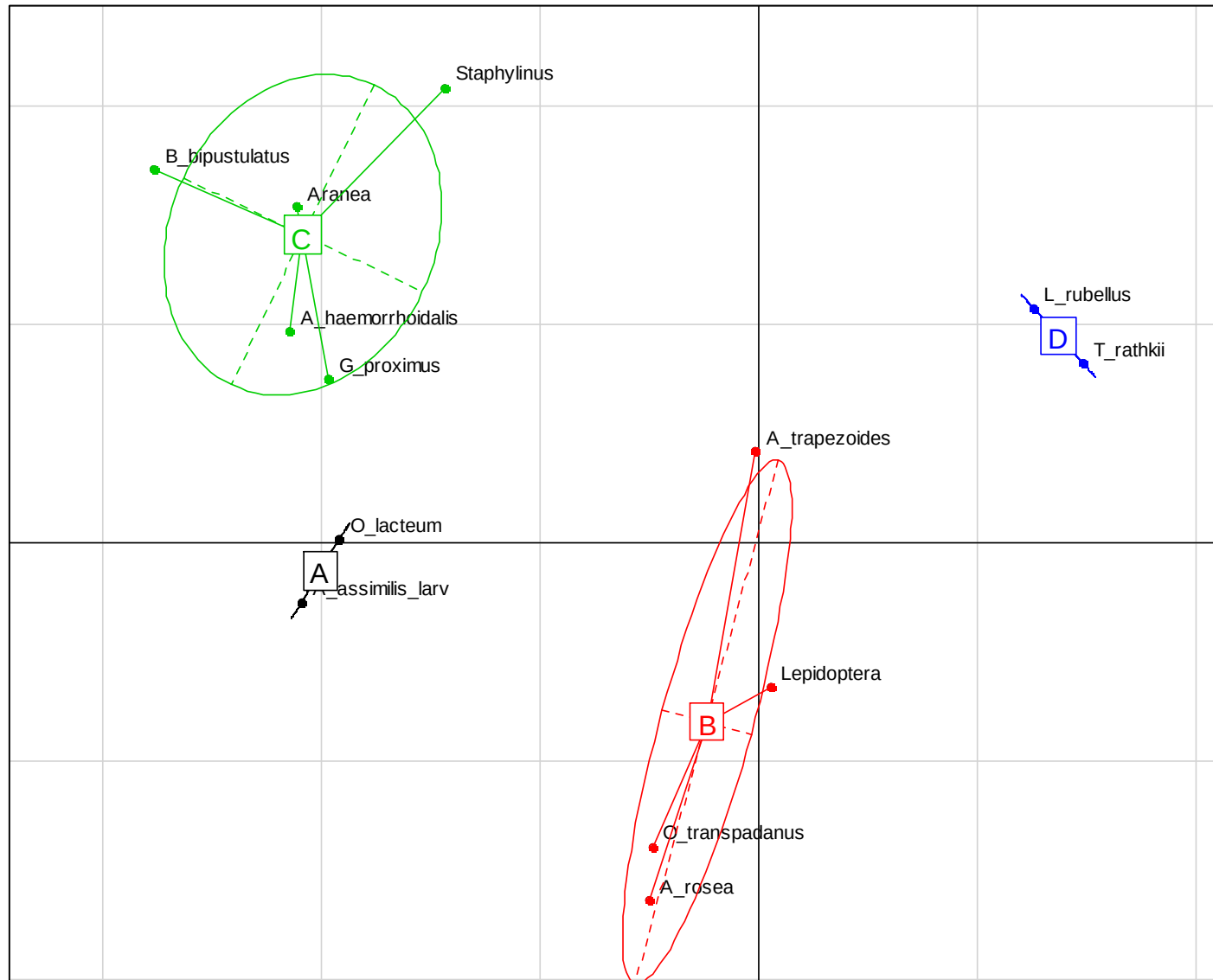


Рис. 5.27. Розташування функціональних груп у просторі RLQ-осей

Важливим інструментом описання екологічної структури тваринного населення є її відображення в географічному просторі. Просторова мінливість RLQ-осей представлена на рис. 5.28.

Загальна конфігурація мінливості осей 1 і 2 має мозаїчний характер: області підвищеного (або зниженого) значень осей характеризуються округло-амебоїдною формою, які разом створюють складну мозаїку. Відносна однорідність досліджуваної ділянки, що знаходиться практично в центрі лісопаркового масиву, виражається у відсутності чітко виділюваних трендів мінливості як едафічних факторів, так і структури угруповання ґрунтової макрофауни. Імовірно, просторова організація фітоценозу й ґрунтового покриву є провідними причинами структурування ґрунтового тваринного населення.

Таким чином, процедура RLQ-аналізу дозволяє оцінити взаємозв'язок трьох найважливіших характеристик ґрунтової екосистеми: едафічних факторів, видівової різноманітності і його екоморфічної структури. Екоморфи відбивають особливості адаптації тварин до різних аспектів біогеоценотичного оточення. У реаліях конкретного угруповання спостерігається сполучена мінливість екоморф, що відкриває можливість дати об'ємну характеристику його екоморфічної організації. У межах щодо однорідної ділянки спостерігається чітка диференціація тваринного населення на функціональні угруповання. Реальність їхнього існування підтверджується не тільки статистично, але, що особливо важливо, змістовною інтерпретацією взаємозв'язку екоморфічних маркерів угруповань і індикаторів екологічних властивостей ґрунту як середовища існування. Варіювання властивостей у межах мікросайтів приводить до перебудови екологічної структури тваринного населення ґрунту. Гетерогенність ґрунтового тіла й мозаїчність рослинного покриву приводять до формування паттернів просторової організації тваринного населення ґрунту, які індицирують ценотичну неоднорідність ґрунтової макрофауни, що проявляє себе також на рівні гігроморф, топоморф, трофоценоморф і трофоморф.

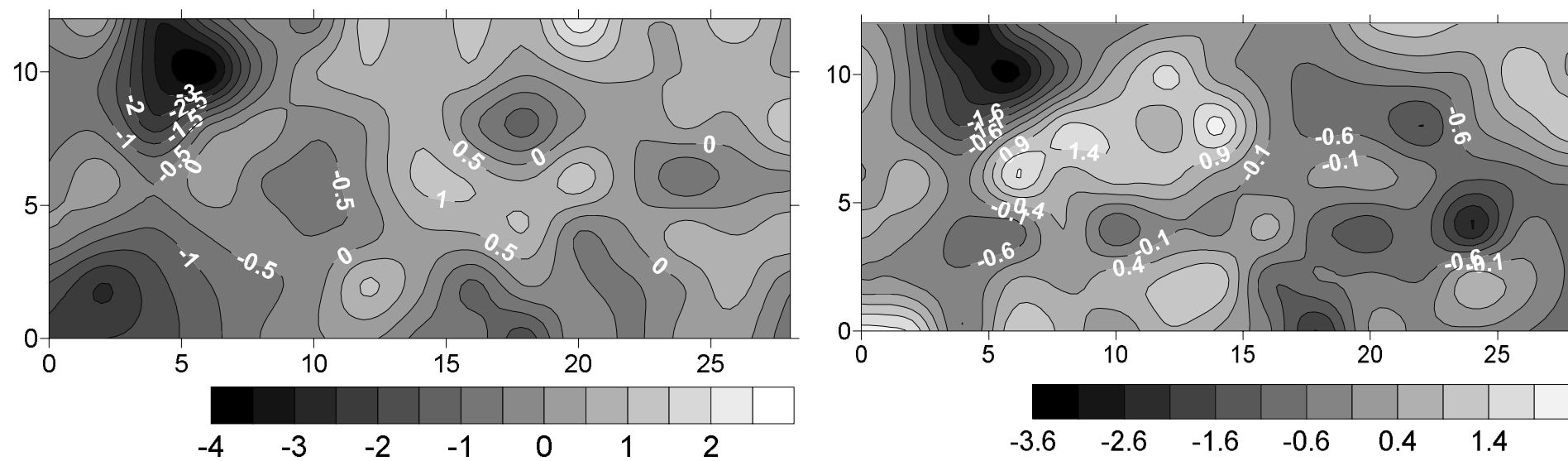


Рис. 5.28. Просторова мінливість RLQ-осей (ліворуч - верхня частина схилу, праворуч – нижня)

5.8. Просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни лучно-степового амфіценоза з рудеральною компонентою і проясненим світловим режимом

У даній главі розглядається структура тваринного населення ґрунту ділянки парку ім. Ю. Гагаріна (кластер 5), що з комплексу показників віднесений до біогеоценотичного типу мегатрофного (на багатих ґрунтах) перехідного між мезоксеро- і ксеромезофільним (між сухуватим і свіжуватим режимом вологості) лучно-степовим амфіценозом зі значним рудеральним компонентом із проясненим світловим режимом – ЗСГ_{1,25}. Займає 3,68 % досліджуваної площі. У межах даної ділянки розміщено два експериментальних полігони – № 7 і 11. Матеріали по полігону № 7 розглянуті в статті [299]. У дисертації вважаємо за доцільне привести матеріали по полігону № 11.

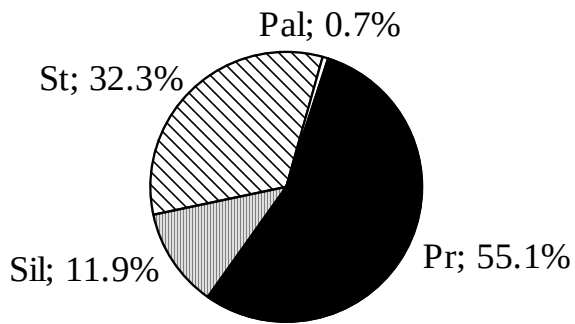
Експериментальний полігон № 11

Характеристика таксономічного й екологічного різноманіття угруповання ґрунтової макрофауни досліджуваного полігона представлено в Додатку 10. На досліджуваній ділянці було виявлено 22 види ґрунтових тварин. Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 46,17 екз./м². Дощові черв'яки є численною й різноманітною групою сапрофагів у межах полігона й представлені 4 видами. По щільності дощові черв'яки становлять 66,67 % від загальної щільності населення ґрунтової макрофауни. Домінантом є власне-ґрунтовий верхньоярусний *Aporrectodea s. trapezoides*. Його чисельність становить 22,55 екз./м². Власне-ґрунтові дощові черв'яки представлені також *Octolasion lacteum* і *Aporrectodea r. rosea*, а ґрунтово-підстилкові – *Lumbricus rubellus*. Гігроморфи дощових черв'яків представлені гігрофілами й мезофілами. Ценоморфічний спектр також досить широкий – серед дощових черв'яків представлені степанти, пратанти й сільвантти. Таким чином, комплекс дощових черв'яків досліджуваного полігона чисельний і різноманітний як у таксономічному, так і екологічному аспектах. Крім дощових черв'яків до

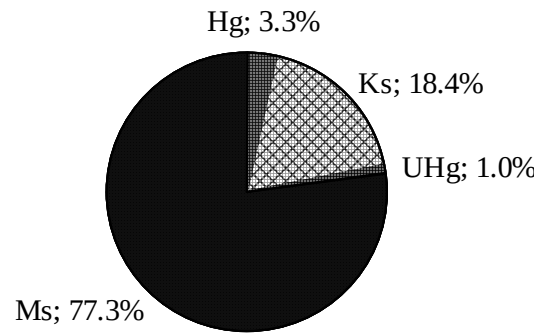
трофічної групи сапрофагів належать епігейні кивсяки *Megaphyllum rossicum* (2,29 екз./м²), личинки перетинчастокрилих *Scoliidae* (0,30 екз./м²) і мокриці *Trachelipus rathkii* (0,15 екз./м²). Хижі губоногі багатоніжки представлені землянками *Geophilus proximus* (0,46 екз./м²) і *Pachimerium ferrugineum* (0,15 екз./м²). Хижаки також представлені личинками жужелиць і павуками. Група фітофагів різноманітна й представлена в основному личинками підгризаючих совок (*Noctuidae*), пластинчастовусих жуків (*Amphimallon solstitiale*), жужелиць (*Harpalus affinis*, *Ophonus azureus* і ін.), жуків-вусанів (*Dorcadion carinatum*) і молюсками (*Cochlicopa lubrica*, *Chondrula tridens*, *Zonitoides nitidus*). Основу ценоморфічної структури макрофауни становлять пратанти (55,1 % за чисельністю), трохи менше степантів (32,3 %) і сільвантів (11,9 %) (рис. 5.29). Таким чином, ценоморфічний вигляд тваринного населення досліджуваного полігона можна охарактеризувати як луговий зі степовими елементами.

Серед гігроморф переважають мезофіли (77,3 %), набагато менше ксерофілів (18,4 %). Гігроморфічна структура населення є мезофільною. В угрупованні домінують мезотрофоценоморфи (73,3 %). У структурі топоморф частка ендегейних перевищує частку епігейних форм (69,0 і 30,0 % відповідно). Істотно менше норників (1,0 %). У трофічній структурі безумовними домінантами є сапрофаги (72,7 %). Частка зоофагів становить 6,3 %, а фітофагів – 21,1 %. Серед форморф переважають тварини, які активно прокладають ходи зі зміною форми тіла (В4 – 68,7 %) і а також ті, які переміщуються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту й розміри тіла яких більше порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті (А3 – 18,1 %).

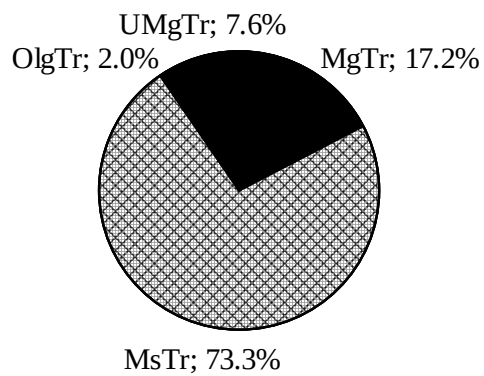
Едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання ґрунтової макрофауни (табл. 5.14). Для твердості ґрунту в досліджуваній ділянці характерно монотонне збільшення з ростом глибини. У верхньому ґрунтовому шарі твердість у середньому становить 2,58 МПа, а в нижньому – 5,00 МПа. Середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігона перевищують критичні для росту корневих систем рослин (3–3,5 МПа) уже починаючи із ґрунтових шарів 5–10 см [334].



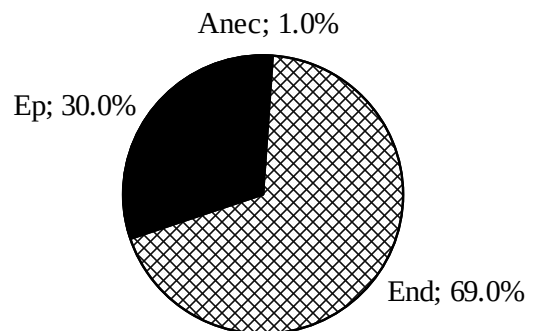
Ценоморфи



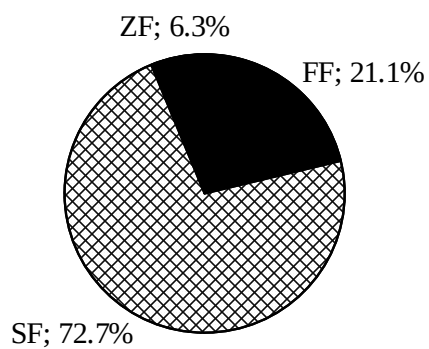
Гігроморфи



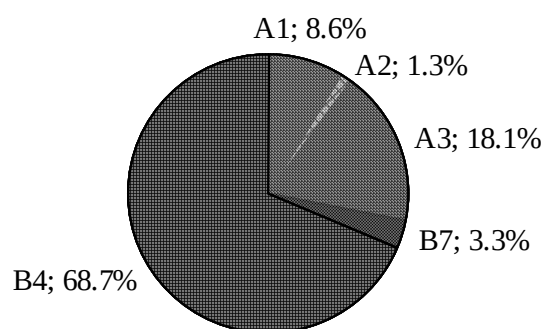
Трофоценоморфи



Топоморфи



Трофоморфи



Фороморфи

Рис. 5.29. Екологічна структура ґрунтової макрофауни.

Умовні позначки: см. табл. 1.

Це дозволяє припустити високий структуруючий вплив просторової варіабельності твердості ґрунту на організацію ґрунтового тваринного населення. Установлено, що максимум коефіцієнта варіації твердості спостерігається в ґрунтових шарах 0–5 і 5–10 см і становить 32,45 і 32,53 % відповідно. На глибині 20–25 і 25–30 см спостерігається локальний мінімум варіабельності твердості ґрунту, що становить 20,47–20,34 %, після чого відбувається збільшення варіабельності із глибиною аж до рівня 25,33 % на глибині 45–50 см. Електропровідність ґрунту в середньому становить 0,53 дСм/см і характеризується коефіцієнтом варіації 21,16 %. Початок негативного впливу на рослинність мегаполіса високих концентрацій електролітів починається з величин електропровідності 1,5–2,0 дСм/м [424]. Спостережувані значення електропровідності значно нижче зазначених величин, що свідчить про відсутність гнітючого впливу ґрунтового розчину на рослинність та імовірно, на тварин. Температура ґрунтового шару 5–7 см у період проведення дослідження становила 22,13°C при коефіцієнті варіації 10,90 %. Потужність рослинної підстилки в межах ділянки становить 0,58 см з коефіцієнтом варіації 57,88 %. Коефіцієнт варіації для висоти травостою становить 25,60 % при середньому рівні цього показника 37,06 см.

Спільне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволили оцінити властивості екологічної ніші ґрунтової макрофауни (табл. 5.15). Загальна інерція, що може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середньої маргінальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів. У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 3,10. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 88,14 %, а друга – 4,27 % інерції. Таким чином, перші дві осі описують 92,42 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб описання диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей.

Таблиця 5.14

Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %	RLQ вісь 1	RLQ вісь 2
		– 95 %	+ 95%			
Твердість ґрунту на глибині, МПа						
0–5 див	2,58	2,42	2,74	32,45	–0,72	–0,47
5–10 див	3,04	2,85	3,23	32,53	–0,86	–0,47
10–15 див	3,63	3,44	3,81	26,38	–0,83	–0,56
15–20 див	4,22	4,05	4,38	20,47	–0,77	–0,54
20–25 див	4,46	4,28	4,63	20,34	–0,64	–0,62
25–30 див	4,56	4,37	4,76	22,39	–0,62	–0,74
30–35 див	4,70	4,49	4,91	23,16	–0,55	–0,78
35–40 див	4,80	4,57	5,02	24,43	–0,46	–0,68
40–45 див	4,92	4,68	5,16	25,12	–0,35	–0,63
45–50 див	5,00	4,75	5,24	25,33	–0,35	–0,55
Фізичні властивості, потужність підстилки й висота травостою						
Електропровідність, дСм/см	0,53	0,51	0,55	21,16	–0,19	0,34
Температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 10.06.2012	22,13	21,66	22,60	10,90	0,16	0,20
Потужність підстилки, див	0,58	0,52	0,65	57,88	–0,48	–0,15
Висота травостою, див	37,06	35,22	38,90	25,60	–0,33	0,29

Таблиця 5.15

Аналіз маргінальності видів угруповання макрофауни

Види	Скорочення	Інерція	OMI	Tol	Rtol	<i>p-рівень</i>
<i>Amara aenea</i>	A_aenea	10,43	5,70	13,50	80,90	0,98
<i>Amphimallon solstitiale</i>	A_solstitiale	9,73	42,20	25,40	32,40	0,18
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	A_trapezoides	15,96	6,50	57,50	36,00	0,01
<i>Aporrectodea rosea</i>	A_rosea	7,85	4,70	29,30	66,00	0,68
<i>Aranea</i>	Aranea	14,58	6,50	12,40	81,00	0,60
<i>Carabidae</i>	Carabidae	16,63	75,70	7,30	17,00	0,01
<i>Chondrula tridens</i>	Ch_tridens	13,22	9,90	30,70	59,40	0,14
<i>Clytra quadripunctata</i>	C_quadripunctata	8,79	11,90	21,90	66,20	0,56
<i>Cochlicopa lubrica</i>	C_lubrica	16,18	26,30	38,40	35,30	0,11
<i>Dorcadion carinatum</i>	D_carinatum	17,27	7,90	0,70	91,40	0,60
<i>Geophilus proximus</i>	G_proximus	23,53	32,70	38,00	29,30	0,15
<i>Harpalus affinis</i>	H_affinis	12,95	4,40	24,50	71,10	0,56
<i>Lepidoptera</i>	Lepidoptera	18,00	63,00	3,20	33,70	0,01
<i>Lumbricus rubellus</i>	L_rubellus	28,86	57,10	24,70	18,20	0,00
<i>Megaphyllum rossicum</i>	M_rossicum	10,35	18,10	34,70	47,20	0,05
<i>Octolasion lacteum</i>	O_lacteum	24,73	37,70	43,20	19,20	0,00
<i>Ophonus azureus</i>	O_azureus	13,68	20,60	4,60	74,80	0,44
<i>Pachimerium ferrugineum</i>	P_ferrugineum	11,61	22,50	28,50	49,00	0,27
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	P_rufipes	11,45	61,70	12,30	26,00	0,05
<i>Trachelipus rathkii</i>	T_rathkii	19,05	64,60	16,90	18,40	0,01
<i>Zonitoides nitidus</i>	Z_nitidus	11,14	8,50	2,60	88,90	0,84
OMI		4,79	–	–	–	0,00

Умовні позначки: см. табл. 1.

Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 4,79) рівень значимості становить $p = 0,001$, що свідчить про важливу роль обраних змінні середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни. Маргінальність, що статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 8 видів з 21, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 5.15). Таким чином, для значної кількості видів макрофауни досліджуваного полігона типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їхньої екологічної ніші. Маргінальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов для перебування виду від типових умов у межах даного місцеперебування. Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більше толерантність, тим менше спеціалізація. Залишкова толерантність указує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки виміру. Такі види, як *T. rathkii*, *L. rubellus*, личинки *Lepidoptera* характеризуються високої маргінальністю й спеціалізацією (низкою толерантністю). Таким чином, досліджуване місцеперебування для даних видів є досить екстремальним, у межах якого вони займають дуже обмежене число мікростацій. Толерантними до умов даного місцеперебування є такі види, як *D. carinatum*, *Z. nitidus* і *O. azureus*. Залишкова толерантність досить велика для ряду видів (для *D. carinatum* – 91,4 %, для *Z. nitidus* – 88,9 %), що дозволяє припускати значну роль у структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни факторів нейтральної природи.

Конфігурація екологічних ніш ґрунтової макрофауни представлена на рисунку 5.30. Аналіз даних, наведених на рисунку 2, свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин є твердість ґрунту в усіх шарах (вісь 1). Також важливу роль відіграє твердість ґрунту на глибині 0–5, ..., 5–10 см, а також потужність підстилки, висота травостою й електропровідність ґрунту (вісь 2). Отримана візуалізація екологічних ніш ґрунтових тварин свідчить про те, що практично всі ніші витиснуті в зону меншої твердості ґрунту на всіх глибинах. Це свідчить про істотний екологічний вплив твердості ґрунту на ґрунтової макрофауни.

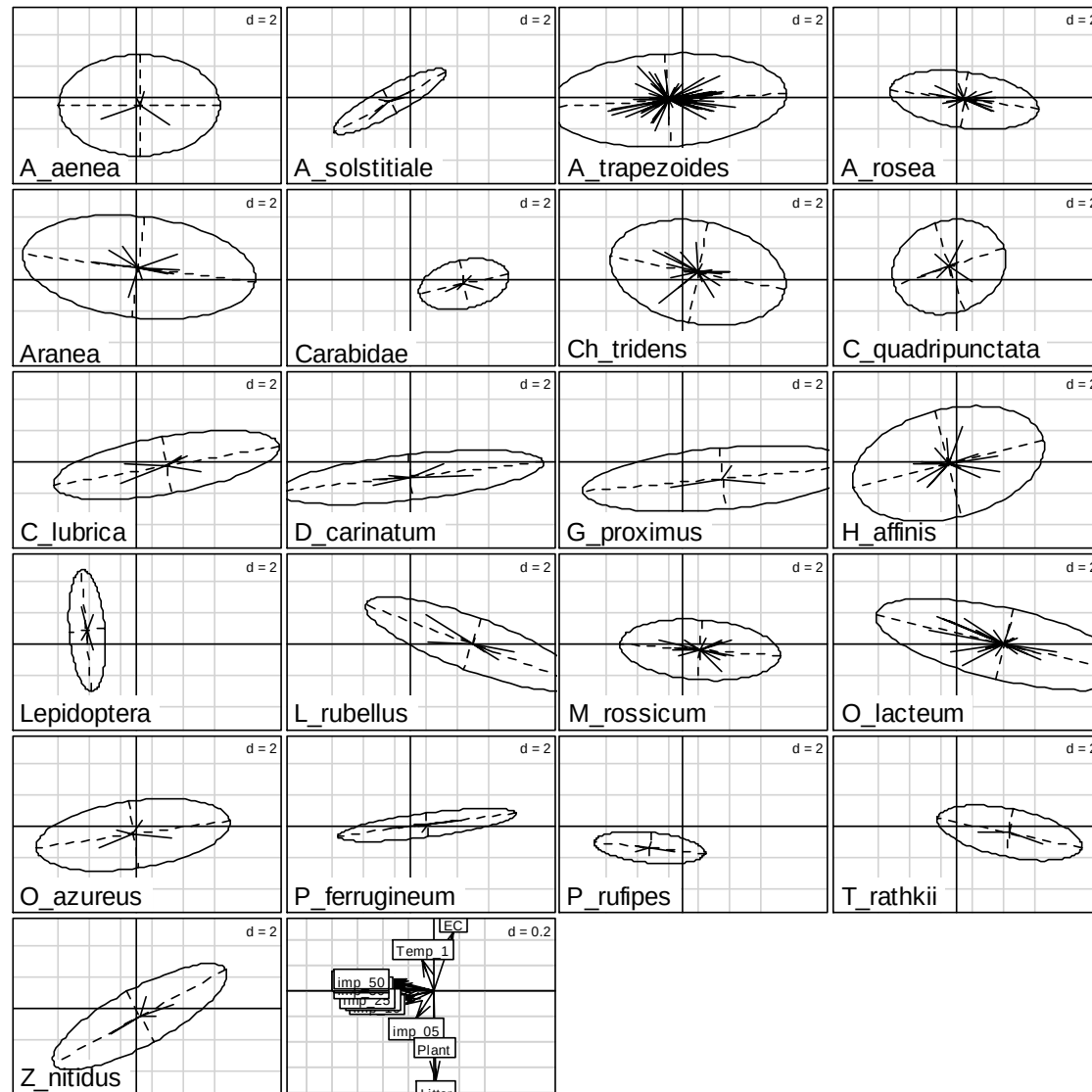


Рис. 5.30. Екологічні ніші видів ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: см. мал. 1.

Результати аналізу RLQ представлені в таблиці 5.14 і на рисунку 5.31. Установлено, що 94,91 % загальної варіації (загальної інерції) описують перших дві осі RLQ (91,38 і 3,53 % відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,002.

Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища (у нашому випадку – едафічні характеристики, потужність підстилки й висота травостою), структурою угруповання і його екоморфічної організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів ґрунтової макрофауни), точки відбору проб (просторовий компонент із обліком того, що координати точок відбору фіксувалися), ваги факторів середовища й ваги екоморфічних характеристик ґрунтових тварин (рис. 5.31).

Вісь 1, виділена в результаті RLQ-аналізу, характеризує значну роль твердості ґрунту в структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни на всіх обмірюваних глибинах, особливо починаючи із глибини 10–15 см (табл. 5.14). Ця вісь поряд із твердістю ґрунту позитивно корелює й з її електропровідністю. Очевидно, що просторова варіабельність вологості ґрунту в межах ділянки приводить до спостережуваного взаємозв'язку характеристик середовища: зі зменшенням вологості твердість закономірно збільшується. Електропровідність є маркером вологості. Вісь 2 також відбиває важливу роль твердості як екологічного фактора. Однак ця вісь найбільшою мірою залежить від твердості від поверхні аж до глибини 20-25 см. Також вісь відбиває зворотну кореляцію твердості й електропровідності.

RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їхньої екологічної структури й зв'язку з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дозволив виділити три комплекси видів, які формують функціональні групи А, В и С (рис. 5.32). Розташування цих функціональних груп у просторі RLQ осей представлено на рис. 5.33.

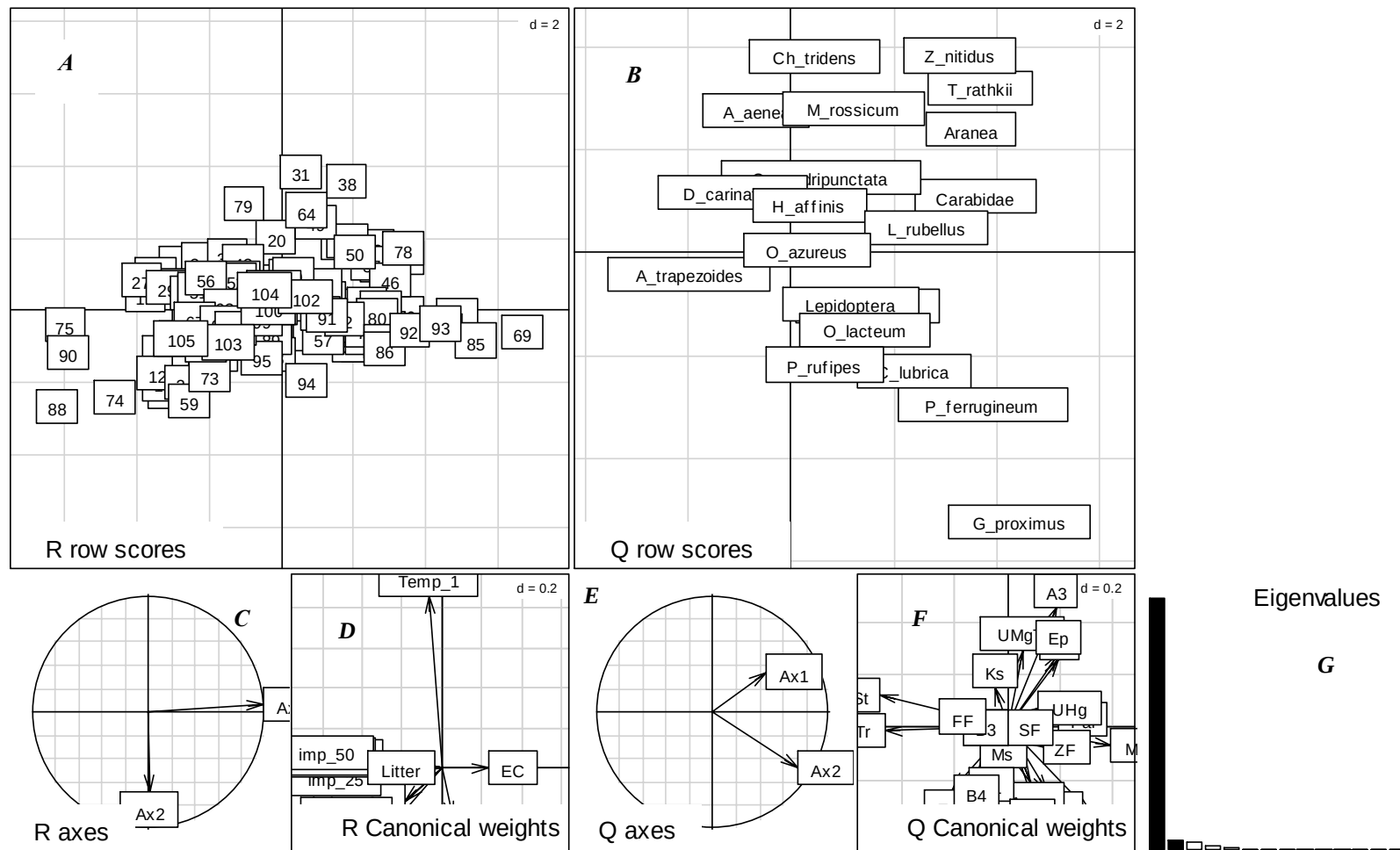


Рис. 35.31. Результати аналізу RLQ

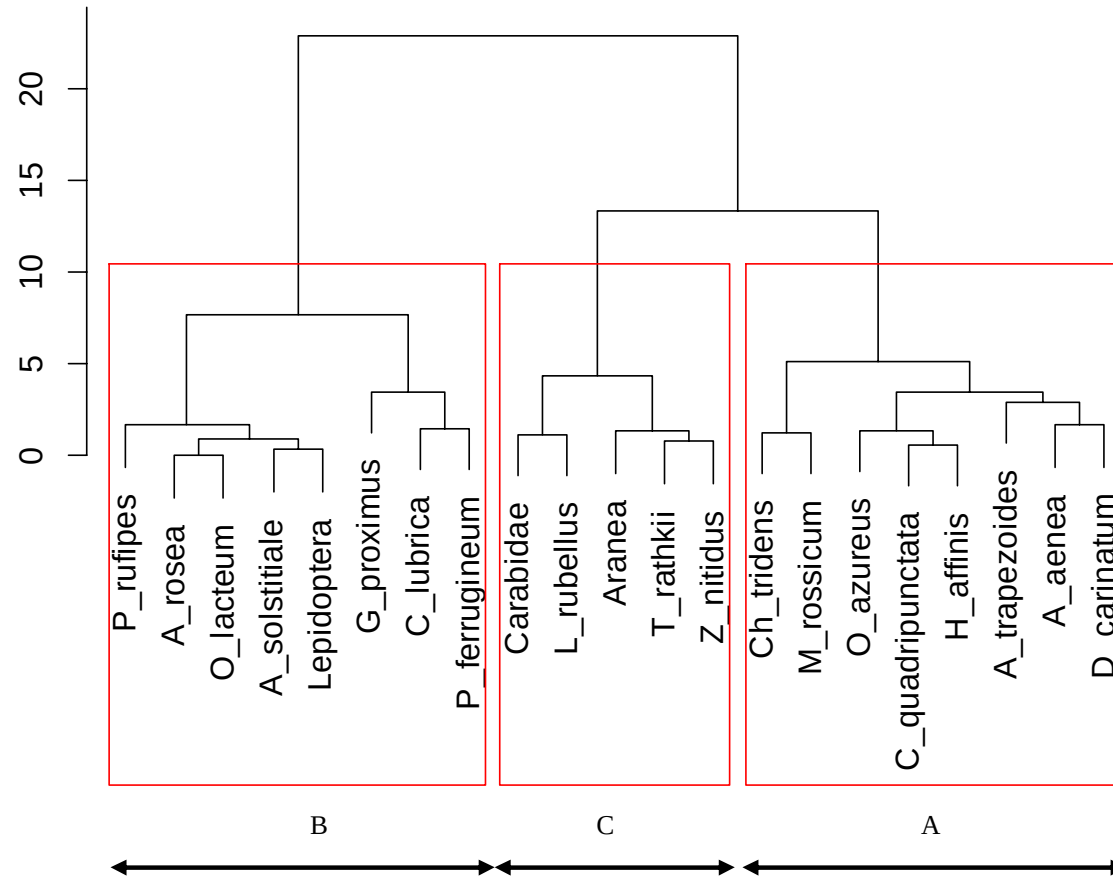


Рис. 5.32. Кластерний аналіз структури тваринного населення ґрунтової макрофауни

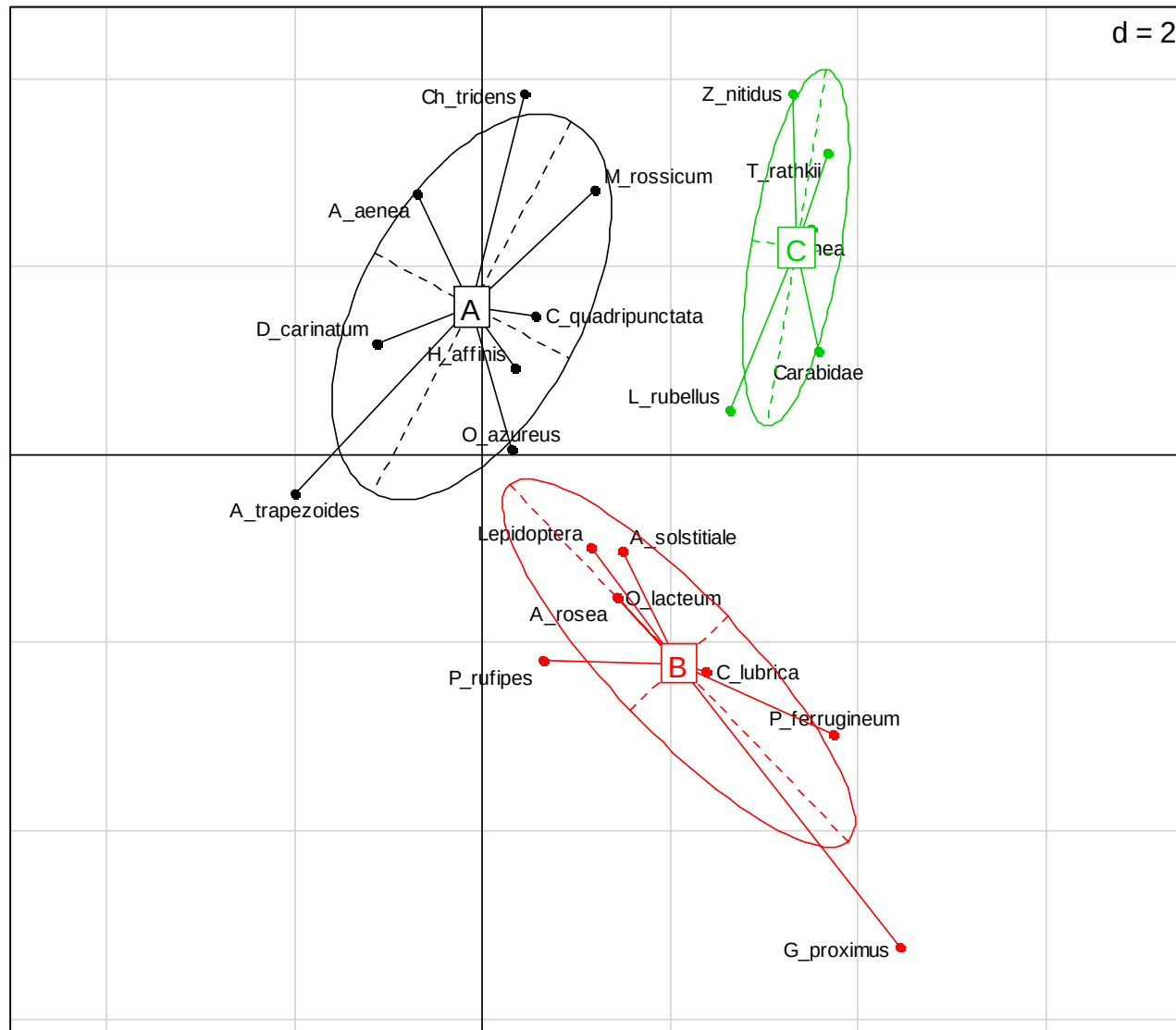


Рис. 5.33. Розташування функціональних груп у просторі RLQ-осей

Центроїд функціональної групи А найбільш близький до початку координат, що свідчить про те, що представники цієї групи займають найбільш типові для ділянки сайти. Основними маркерами цієї функціональної групи є ксерофіли, фітофаги, представники степового ценотичного комплексу. Слід зазначити, що функціональна група А не є екологічно однорідною й представлена діапазоном трофоценоморф від мега- до ультрамегатрофоценоморф. Маркерами функціональної групи В є гігрофільні сільвантти, представники фоморфи А2. Маркерами функціональної групи С є епігейні пратанти й палюданти.

Просторове розміщення значень RLQ-осей представлено на рисунку 5.34. У мінливості RLQ-осі 1 лінійний тренд описує 15,7 % дисперсії, при цьому в регресійній моделі, у якій як предиктор виступають географічні координати, достовірними є як вісь абсцис, так і вісь ординат. Імовірно, що лінійний тренд обумовлений неоднорідністю складу технологічної суміші ґрунту при закладці технозема. Візуально ділянка являє собою вирівняну площадку, тому тільки вихідну неоднорідність ґрунтової маси можна розглядати як головну причину просторової варіабельності умов у межах досліджуваного полігона.

Антропогенний характер створення ґрунту на досліджуваній ділянці має кілька рівнів гетерогенності, що обумовило існування мінливості екологічної обстановки для ґрунтових тварин, відбитої в RLQ-осі 2. Як відзначено раніше, ця вісь також пов'язана із твердістю ґрунту. Лінійний тренд описує 18,3 % дисперсії, при цьому тільки вісь абсцис вірогідно впливає на даний показник.

У результаті проведеного дослідження встановлено, що ґрунтова макрофауна характеризується високим ступенем структурування екологічної ніші, що охарактеризована за допомогою обраних у роботі показників – твердість і електропровідність ґрунту, висота травостою й потужність підстилки. Характеристики екологічної ніші ґрунтової макрофауни свідчать про те, що ґрунтові тварини уникають тих ділянок технозема, де твердість ґрунту досягає високих значень. Представники різних екологічних груп по-різному реагують на вертикальний розподіл твердості ґрунту, що приводить до формування відособлених функціональних груп.

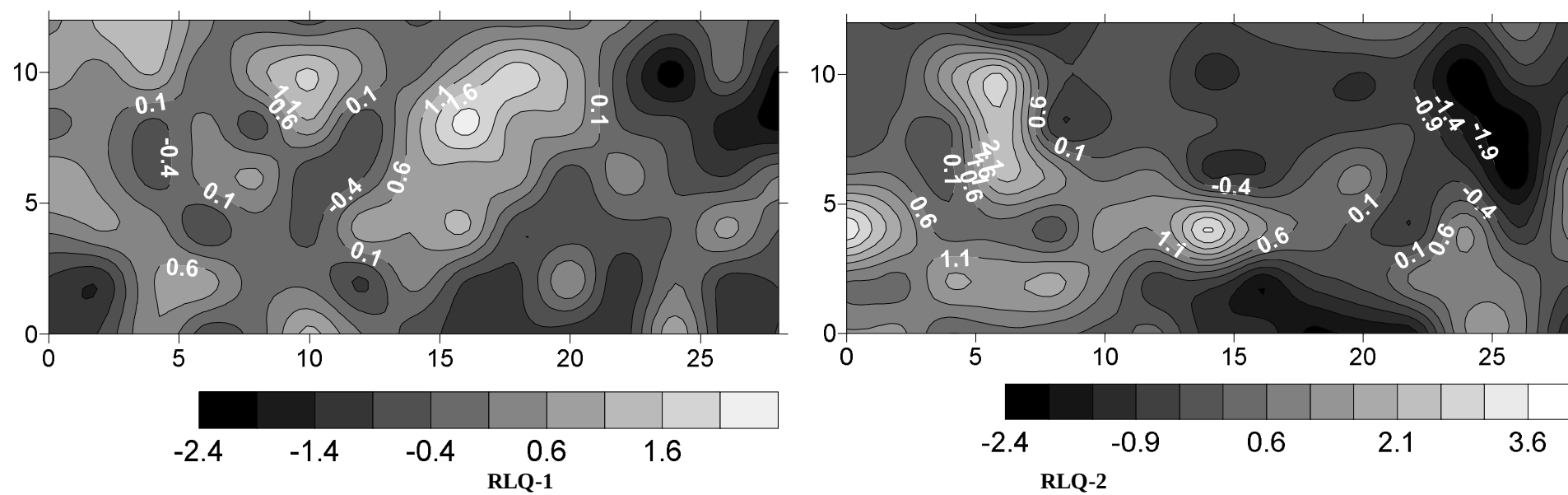


Рис. 5.34. Просторова мінливість RLQ-осей

Ці групи можуть бути змістовно інтерпретовані за допомогою екоморфічного аналізу. Ключовим аспектом диференціації тварини населення даного полігона є виділення підстилкового й властиво ґрунтового блоків.

5.9. Просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни лісо-лугового амфіценоза з напівпроясненим світловим режимом

У даній главі розглядається структура тваринного населення ґрунту ділянки парку ім. Ю. Гагаріна (кластер 6), що з комплексу показників віднесений до біогеоценотичного типу мегатрофного (на багатих ґрунтах) мезофільного (свіжого) лісо-лугового амфіценоза з напівпроясненим світловим режимом – D_n 2. Займає 6,20 % досліджуваної площі. У межах даної ділянки розміщено два експериментальних полігони – № 4 і 20. Матеріали по полігону № 4 представлені в нашій публікації [314]. У дисертації вважаємо за доцільне привести матеріали по полігону № 20.

Експериментальний полігон № 20

Характеристика таксономічного й екологічного різноманіття угруповання ґрунтової макрофауни досліджуваного полігона представлено в Додатку 12. На досліджуваній ділянці було виявлено 36 видів ґрунтових тварин. Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 797,87 екз./м². Дощові черв'яки є численною й різноманітною групою сапрофагів у межах полігона й представлені 8 видами. По щільності дощові черв'яки становлять 42,84 % від загальної щільності населення ґрунтової макрофауни. Домінантом є власне-ґрунтовий верхньоярусний *A. trapezoides*. Його щільність становить 194,74 екз./м². Власне-ґрунтові дощові черв'яки представлені також *A. rosea* і *O. lacteum*, ґрунтово-підстилкові – *Lumbricus rubellus*, підстилкові – *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus r. tenuis*, *Eisenia fetida*, норники – *Lumbricus terrestris*. Гігроморфи дощових черв'яків представлені ультрагігрофілами, гігрофілами й мезофілами. Серед дощових черв'яків зустрічаються сільвантти, пратанти й степанти. Таким чином, комплекс дощових черв'яків досліджуваного полігона чисельний і

різноманітний як у таксономічному, так і екологічному аспектах. Крім дощових черв'яків до трофічної групи сапрофагів належать мокриці *Trachelipus rathkii* (26,51 екз./м²), кивсяки *Megaphyllum kievense* (0,15 екз./м²), полідесмуси *Schizothuranius dmitriewi* (11,89 екз./м²), личинки бронзівок *Cetonia aurata* (0,30 екз./м²) і енхитреїди (16,61 екз./м²).

Хижаки представлені губоногими багатоніжками *Geophilus proximus* (11,28 екз./м²), *Lithobius forficatus* (0,15 екз./м²), *Cryptops hortensis* (0,15 екз./м²), імаго жужелиць *Bembidion* sp. (0,15 екз./м²), личинками жуків-коваликів *Athous haemorrhoidalis* і *Melanotus brunnipes*, коротконадкрилими жуками (5 видів), личинками двокрилих Stratiomyidae (4,88 екз./м²) і герпетобіонтними павуками (2,13 екз./м²).

Група фітофагів різноманітна й представлена личинками підгризаючих совок (Noctuidae), імаго жужелиць (*Harpalus griseus*), личинками пластинчастовусих (*Melolontha melolontha*), молюсками (7 видів). Домінуючим видом молюсків є *Discus ruderratus* (319,70 екз./м²).

Основу ценоморфічної структури макрофауни полігона становлять палюданти (41,2 % за чисельністю), трохи менше пратантів (34,0 %) і сільвантів (17,1 %), міnorні позиції займають степанти (7,7 %) (рис. 5.35). Таким чином, ценоморфічний вигляд тваринного населення досліджуваного полігона можна охарактеризувати як лучно-болотний.

Серед гігроморф переважають гігрофіли (55,7 %), трохи менше мезофілів (33,8 %), значно менше ультрагігрофілів (9,1 %) і ксерофілів (1,4 %). Гігроморфічна структура населення є мезо-гігрофільною. В угрупованні спостерігається паритет мезотрофоценоморф (49,2 %) і ультрамегатрофоценоморф (41,2 %). У структурі топоморф переважають епігейні форми (60,9 %). Характерна дуже низька представленість норників (3,6 %). У трофічній спостерігається паритет сапрофагів (49,8 %) і фітофагів (46,6 %). Частка зоофагів становить 3,6 %.

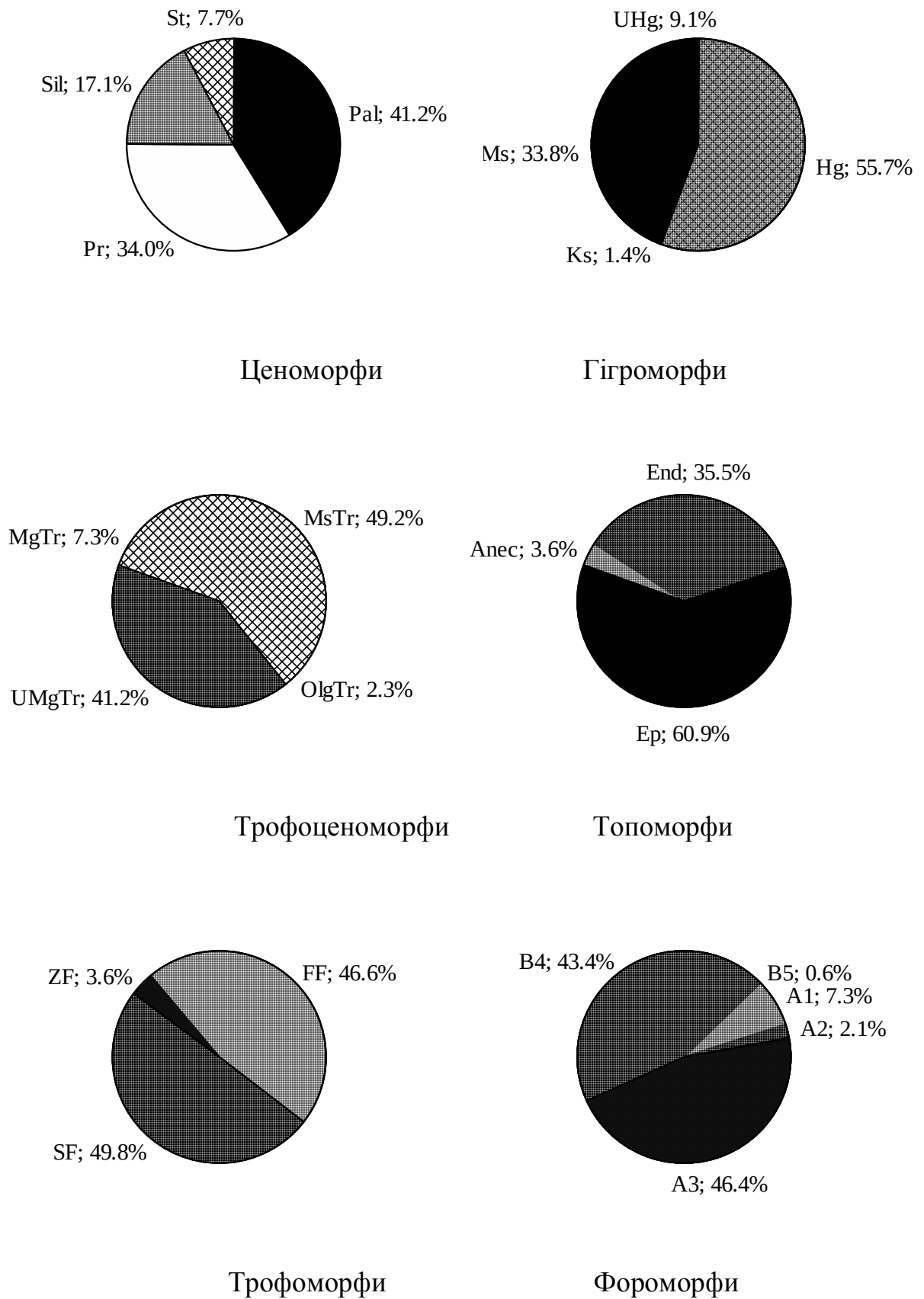


Рис. 5.35. Екологічна структура ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: см. табл. 1; чисельність трофічних груп наведена в логарифмічному масштабі.

Серед фороморф домінують тварини, які переміщаються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, а розміри тіла яких більші порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті (А3, 46,4 %). Важливий компонент у фороморфічній структурі становлять тварини, які активно прокладають ходи й переміщаються зі зміною товщини тіла (фороморфи В4).

Едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання ґрунтової макрофауни (табл. 5.16). У верхньому ґрунтовому шарі твердість ґрунту найменша й становить 1,58 МПа. Динаміка твердості ґрунту по профілю характеризується монотонним збільшенням цього показника аж до значення 3,58 МПа на глибині 95–100 см. Середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігона перевищують критичні для росту кореневих систем рослин (3–3,5 МПа) [334] починаючи із глибини 50–55 см. Коефіцієнт варіації твердості ґрунту мінімальний на глибині 0–5 см і становить 29,02 %. На глибині 10–50 см цей показник знаходиться в діапазоні 38,88–41,22 %, а при подальшому збільшенні глибини коефіцієнт варіації поступово знижується до рівня 34,70–36,36 %.

Електропровідність ґрунту в середньому становить 0,49 дСм/см і характеризується коефіцієнтом варіації 44,74 %. Цей рівень значно менше нижнього порога негативного впливу на рослинність високих концентрацій електролітів – 1,5–2,0 дСм/м [424].

Температура ґрунтового шару 5–7 см у період проведення дослідження становила 15,39°C при коефіцієнті варіації 4,97 %.

Потужність рослинної підстилки в межах ділянки становить 1,85 см з коефіцієнтом варіації 51,25 %. Коефіцієнт варіації для висоти травостою становить 36,11 % при середньому рівні цього показника 27,34 см.

Спільне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволили оцінити властивості екологічної ніші ґрунтової макрофауни (табл. 5.17). Загальна інерція, що може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середньої маргінальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію

видів. У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 1,37. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 52,27 %, а друга – 17,06 % інерції.

Таблиця 5.16

Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %	RLQ вісь 1	RLQ вісь 2
		– 95 %	+ 95%			
Твердість ґрунту на глибині, МПа						
0–5	1,58	1,49	1,67	29,02	0,70	0,24
5–10	2,03	1,87	2,18	38,88	0,78	0,46
10–15	2,28	2,10	2,45	39,96	0,73	0,43
15–20	2,34	2,16	2,53	40,79	0,81	0,51
20–25	2,44	2,25	2,63	40,81	0,82	0,56
25–30	2,52	2,33	2,72	40,02	0,77	0,54
30–35	2,70	2,48	2,92	41,22	0,75	0,60
35–40	2,81	2,59	3,03	40,62	0,73	0,69
40–45	2,89	2,67	3,11	39,22	0,64	0,72
45–50	3,11	2,88	3,33	36,71	0,54	0,81
50–55	3,25	3,02	3,49	37,72	0,36	0,90
55–60	3,31	3,08	3,55	36,33	0,38	0,90
60–65	3,35	3,12	3,58	35,12	0,36	0,93
65–70	3,40	3,17	3,63	34,75	0,34	0,92
70–75	3,44	3,19	3,69	37,47	0,34	0,88
75–80	3,45	3,21	3,70	36,36	0,35	0,90
80–85	3,45	3,21	3,70	36,74	0,34	0,89
85–90	3,52	3,27	3,76	35,89	0,32	0,87
90–95	3,56	3,32	3,80	34,70	0,29	0,84
95–100	3,58	3,34	3,82	34,74	0,28	0,84
Фізичні властивості ґрунту, потужність підстилки, висота травостою						
Електропровідність, дСм/см	0,49	0,45	0,53	44,74	0,11	–0,26
Температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 04.05.2013	15,39	15,24	15,54	4,97	0,08	–0,10
31.08.2013	18,33	18,22	18,43	2,97	0,72	0,17
Потужність підстилки, см	1,85	1,67	2,03	51,25	–0,21	0,10
Висота травостою, см	27,34	25,43	29,25	36,11	0,27	–0,01

Таким чином, перші дві осі описують 69,34 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб описання диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей.

Аналіз маргінальності видів угруповання макрофауни

Види	Скорочення	Інерція	ОМІ	Tol	Rtol	<i>p</i> -рівень
<i>Aporrectodea rosea</i>	A_rosea	18,50	0,70	12,90	86,30	0,11
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	A_trapezoides	14,70	7,20	7,90	84,90	0,05
<i>Aranea</i>	Aranea	16,82	12,60	11,60	75,70	0,08
<i>Athous haemorrhoidalis</i>	A_haemorrhoidalis	11,95	14,50	8,30	77,10	0,13
<i>Chondrula tridens</i>	Ch_tridens	30,80	4,70	4,60	90,70	0,19
<i>Cochlicopa lubrica</i>	C_lubrica	21,55	4,10	17,80	78,10	0,03
<i>Dendrobaena octaedra</i>	D_octaedra	11,95	14,70	6,00	79,30	0,10
<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i>	D_tenuis	21,33	12,40	10,70	76,90	0,32
<i>Discus rudratus</i>	D_rudratus	20,80	1,30	19,90	78,80	0,05
<i>Eisenia fetida</i>	E_fetida	18,50	14,90	4,80	80,30	0,57
<i>Enchytraeidae</i>	Enchytraeidae	11,50	15,90	46,20	37,90	0,01
<i>Geophilus proximus</i>	G_proximus	19,00	2,20	23,40	74,30	0,23
<i>Lepidoptera sp.</i>	Lepidoptera	19,04	4,90	43,80	51,30	0,23
<i>Limax sp.</i>	Limax	17,86	29,30	20,30	50,40	0,02
<i>Lumbricus rubellus</i>	L_rubellus	16,21	4,60	18,40	76,90	0,01
<i>Lumbricus terrestris</i>	L_terrestris	10,21	27,70	33,20	39,10	0,01
<i>Melanotus brunnpipes</i>	M_brunnpipes	13,27	13,30	33,50	53,20	0,32
<i>Octolasion lacteum</i>	O_lacteum	12,67	16,80	16,00	67,20	0,05
<i>Schizothuranius dmitriewi</i>	Sch_dmitriewi	17,23	3,20	8,20	88,50	0,22
<i>Stratiomyidae sp.</i>	Stratiomyidae	11,31	6,10	13,30	80,60	0,61
<i>Trachelipus rathkii</i>	T_rathkii	17,99	2,20	8,40	89,40	0,49
<i>Vallonia pulchella</i>	V_pulchella	18,72	15,60	8,70	75,70	0,05
<i>Vitrinia pellusida</i>	V_pellusida	22,31	3,80	8,80	87,40	0,34
<i>Aporrectodea rosea</i>	A_rosea	18,50	0,70	12,90	86,30	0,11
ОМІ		–	2,51	–	–	0,01

Умовні позначки: ОМІ – індекс середньої віддаленості (маргінальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; представлені дані індексів в % від сумарної варіабельності; *p*-рівень за методом Монте-Карло після 999 ітерацій.

Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 3,07) рівень значимості становить $p = 0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змінні середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни.

Маргінальність, що статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 8 видів з 13, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 5.17). Таким чином, для значної кількості видів макрофауни досліджуваного полігона типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їхньої екологічної ніші.

З іншого боку, для ряду видів маргінальність не вірогідно відрізняється від типових умов у межах полігона, що свідчить про оптимальність умов. Маргінальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов для перебування виду від типових умов у межах даного місцеперебування. Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більше толерантність, тим менше спеціалізація. Залишкова толерантність указує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки виміру. Екологічні ніші таких видів, як *Aporrectodea rosea*, *Lepidoptera*, *Harpalus rufipes*, характеризуються високою маргінальністю.

Типові екологічні умови, представлені в межах досліджуваного місцеперебування, значно відмінні від оптимальних умов для зазначених видів. Такі види, як *Geophilus proximus* і *Aporrectodea rosea* характеризуються високою толерантністю. Низька толерантність, а отже – висока спеціалізація, характерна для *Harpalus griseus*, *Aporrectodea trapezoides* і *Aranea*. Для цих же видів досить висока залишкова толерантність, що дозволяє припускати значну роль у структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни факторів нейтральної природи, або інших, не врахованих у даному дослідженні.

Конфігурація екологічних ніш ґрунтової макрофауни представлена на рисунку 5.36.

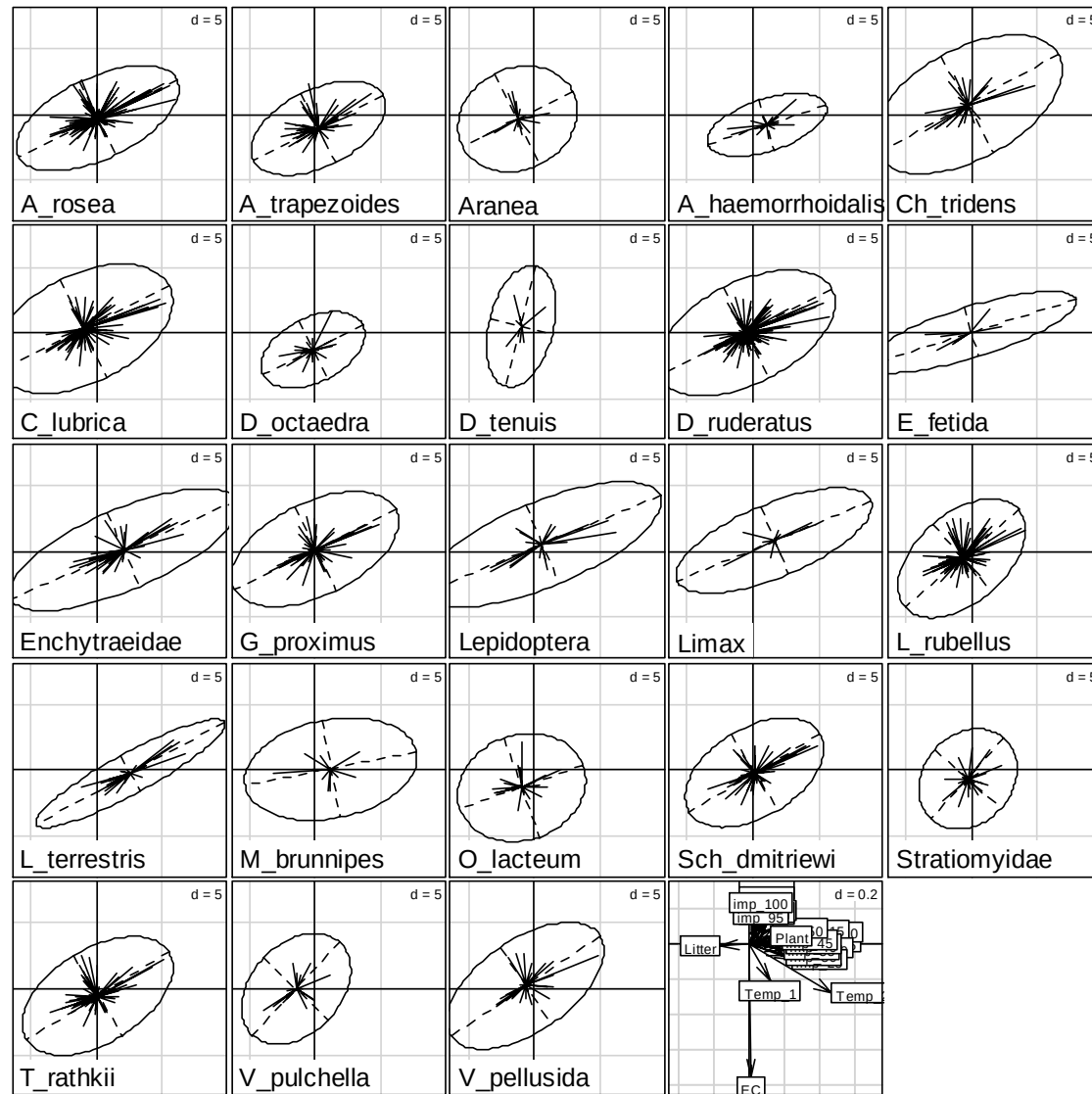


Рис. 5.36. Екологічні ніші видів ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: Координатні осі задані компонентами маргінальності; початок координат – нульова маргінальність. Еліпс позначає інерцію екологічної ніші. Промені зв'язують центроїд екологічної ніші із сайтами зустрічі виду в просторі маргінальності угруповання. У правому нижньому куті – нормовані ваги екологічних змінних; скорочення назви видів – см. табл. 3.

Аналіз даних, наведених на рисунку 5.36, свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин у межах досліджуваного полігона є твердість ґрунту на глибині 0–50 см, потужність підстилки, а також температура в жаркий літній період (вісь 1). Вісь 2 обумовлена динамікою зміни твердості ґрунту на глибині 50–100 см і електропровідністю ґрунту.

Результати аналізу RLQ представлені в таблиці 5.16 і на рисунку 5.37. Установлено, що 94,31 % загальної варіації (загальної інерції) описують перших дві осі RLQ (84,86 і 9,45 % відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,001.

Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища (у нашому випадку – едафічні характеристики, потужність підстилки й висота травостою), структурою угруповання і його екоморфічної організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів ґрунтової макрофауни), точки відбору проб (просторовий компонент із обліком того, що координати точок відбору фіксувалися), ваги факторів середовища й ваги екоморфічних характеристик ґрунтових тварин (рис. 5.37). Осі 1 і 2, виділені в результаті RLQ-аналізу, характеризують значну роль твердості ґрунту в структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни на всіх обмірюваних глибинах (табл. 5.16). Вісь 1 визначається динамікою зміни твердості ґрунту на всіх глибинах, максимальний вплив робить твердість на глибині 0–50 см. Також осі 1 визначається зворотною динамікою потужності підстилки й висоти травостою. Вісь 2 також залежить від твердості ґрунту, але найбільший вплив робить варіабельність твердості на глибині 50–100 см. Вісь 1 маркірується електричною провідністю ґрунту.

RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їхньої екологічної структури й зв'язку з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дозволив виділити чотири комплекси видів, які формують функціональні групи А, В, С и D (рис. 5.38).

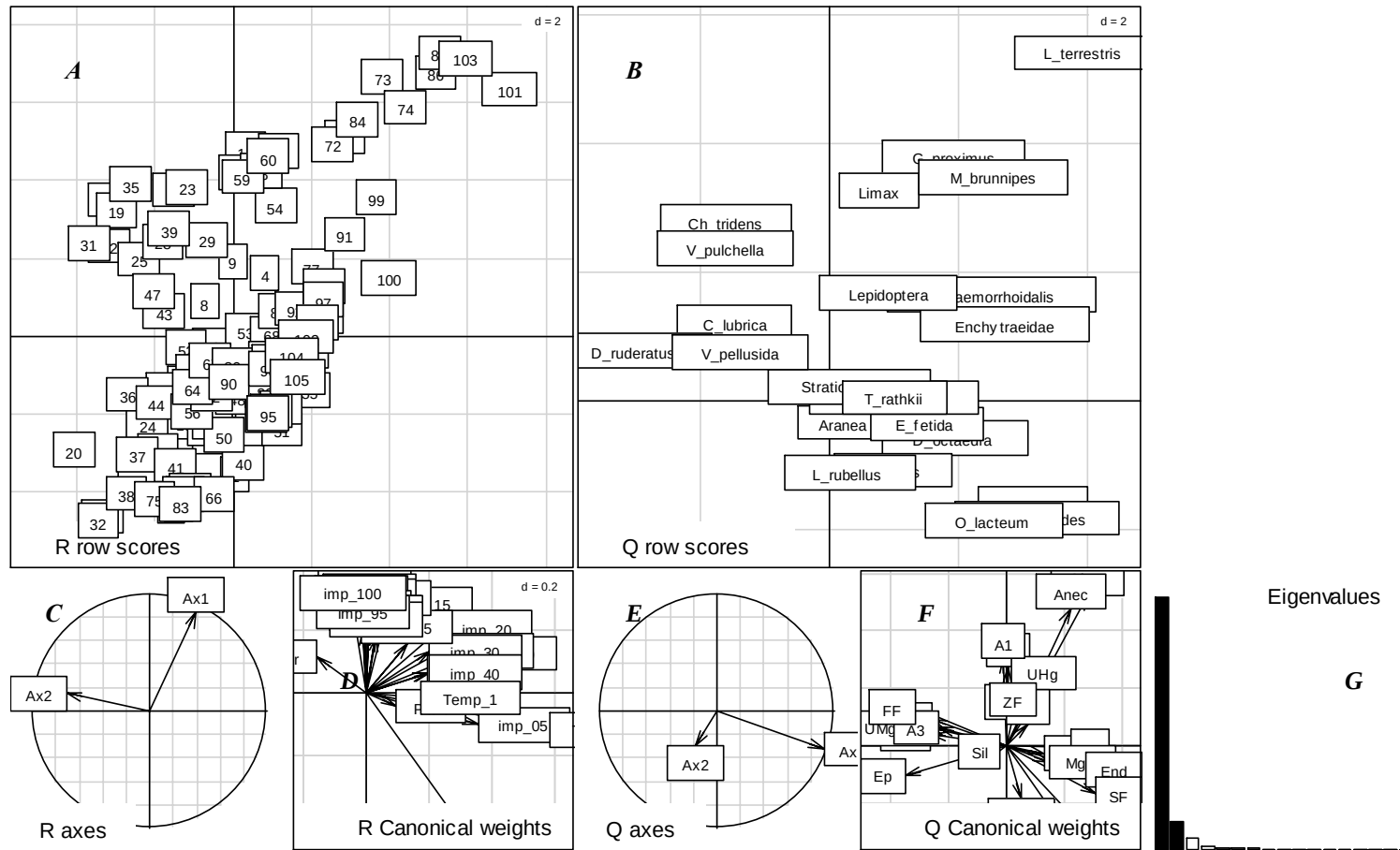


Рис. 5.37. Результати аналізу RLQ

Умовні позначки: вісь абсцис – RLQ-вісь 1, вісь ординат – RLQ-вісь 2; **A** – ваги точок відбору проб (*R-матриця*) по RLQ-осях; **B** – ваги видів (*Q-матриця*) по RLQ-осях; **C** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу змінні середовища й RLQ-осей; **D** – кореляція змінні середовища й RLQ-осей; **E** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу екоморф і RLQ-осей; **F** – кореляція екоморф і RLQ-осей; **G** – гістограма власних чисел.

Розташування цих функціональних груп у просторі RLQ-осей представлено на рис. 5.39. Аналіз результатів, наведених на рисунку 5 свідчить про те, що вісь 1 розділяє функціональні групи А, В, С (позитивна напівплощина) від функціональної групи D (негативна напівплощина). Зона активності функціональної групи D пов'язана з ділянками з високою потужністю підстилки й низкою твердістю ґрунту на глибині 0–50 см. Імовірно, остання обставина менш істотна для тварин, які об'єднані в групу D, тому що вони переважно представлені епігейними формами, для яких більш важлива роль, що екранує, підстилкового блоку. Функціональні групи А, В і С диференціюються по осі 2. Група А поєднує ендегейних мезофільних сапрофагів. Для цих тварин у межах полігона істотним є відносно більш низька твердість на глибині 50–100 см. Центроїд функціональної групи В найбільш наближений до початку координат RLQ-осей, що свідчить про те, що дана група займає найбільш типові мікросайти в межах полігона.

Група В характеризується високою видовою насиченістю й екологічною однорідністю. Всі представники даної функціональної групи належать до мешканців підстилки. Характерними маркерами функціональної групи В є норники-оліготрофоценоморфи. Ця група займає ділянки з підвищеною твердістю по всьому профілі. Можна припустити, що підвищена твердість ґрунту забезпечує тривале існування системи ходів животних-норників тривалий період часу.

Просторове розміщення значень RLQ-осей представлено на рисунку 5.40. Вісь RLQ-1 характеризується просторовим трендом ($R^2 = 0,52$ для регресійної моделі другого порядку з координатами як предикторів). Область низьких значень осі RLQ-1 знаходиться в нижній частині полігона, що відповідає верхній брівці схилу балки. Таким чином, ділянки з підвищеним значенням осі 1 пов'язані з крутим схилом. На брівці, що характеризується відносно пологим рельєфом, накопичується підстилка, що сприятливо позначається на розвитку підстилкового блоку ґрунтової макрофауни, представленого в тому числі функціональною групою D. Ця група в таксономічному відношенні представлена винятково молюсками. На схилі балки спостерігається горизонтальний знос як підстилки, так і верхнього ґрунтового шару.

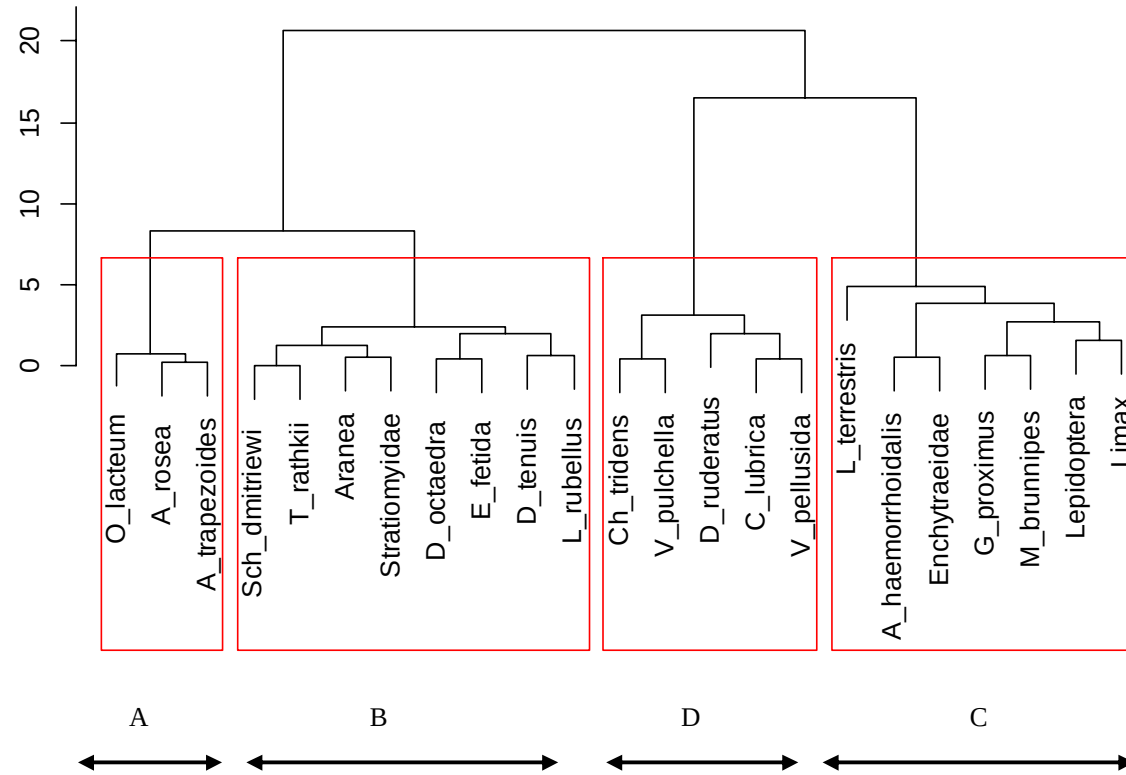


Рис. 5.38. Кластерний аналіз структури тваринного населення ґрунтової макрофауни

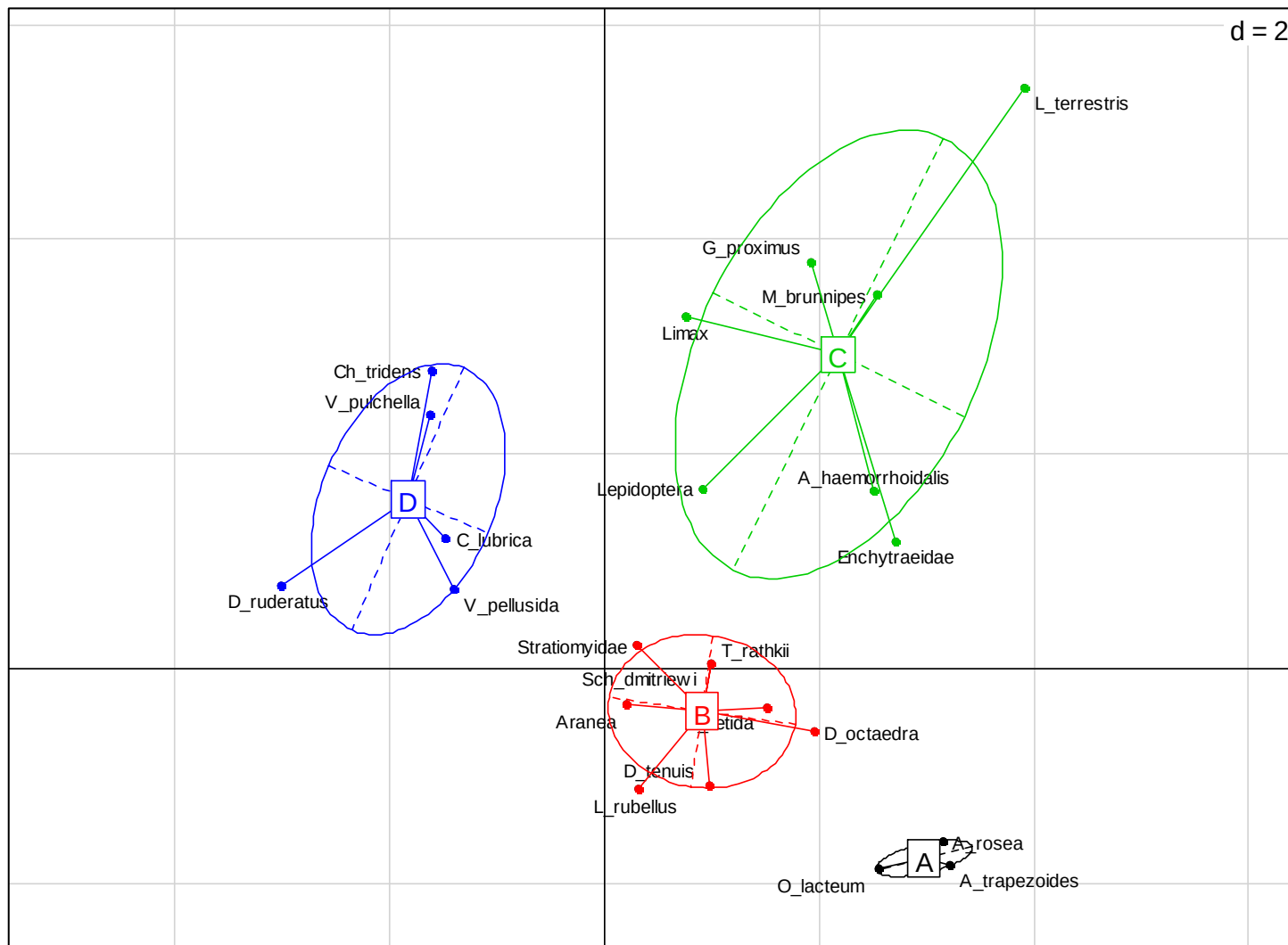


Рис. 5.39. Розташування функціональних груп у просторі RLQ-осей

Потужність верхнього гумусового горизонту, що має сприятливі фізичні властивості, у наслідок ерозії зменшується, а перехідні горизонти наближаються до денної поверхні ґрунту. Тому на схилі спостерігається підвищення твердості ґрунту, що відбивається віссю 1. Однак схил займає значну частину полігона, тому основне функціональне різноманіття угруповання ґрунтової макрофауни зосереджено саме тут. Звертає увагу той факт, що зони з негативними й позитивними значеннями осі 1 мають різну просторову конфігурацію. Негативні значення формують зону, витягнуту уздовж брівки схилу балки. Ця зона відносно однорідна й компактна. У свою чергу, зона позитивних значень має конфігурацію язиків, які розсікають полігон у вертикальному (по відношенню розташування полігона) напрямку. Ці язики вказують на напрямок ерозійних процесів і на їхню просторову неоднорідність. Важливо відзначити, що ерозійна неоднорідність ґрунту призводить до трансформації структури тваринного населення, що проявляється при її відображенні в термінах екоморф.

Вісь RLQ-2 характеризується відсутністю тренда ($R^2 = 0,03$ для регресійної моделі другого порядку з координатами як предикторів, при цьому жоден із предикторів не має значимих регресійних коефіцієнтів). Ділянки з високими й низькими значеннями осі RLQ-2 формують мозаїку з овальних утворень, витягнутих уздовж напрямку найбільшого ухилу рельєфу. Можна припускати, що конфігурацію ерозійних вимоїн на схилі балки відбиває вісь 2. Як було відзначено, ця вісь сильно залежить від варіабельності твердості на глибині 50–100 см. Дане припущення також підтверджується результатами відображення просторового розміщення значень цієї осі. Латеральне переміщення ґрунту внаслідок менш інтенсивних ерозійних процесів приводить до формування просторових паттернів, описуваних значеннями осі 1. Необхідно відзначити, що оцінка RLQ-осей виконується на основі даних по мінливості змінні середовища, структури й екоморфічних особливостей тваринного населення ґрунту.

Умови життя для ґрунтових тварин найсильнішим чином залежать від обстановки, що складається в підстилковому ярусі й верхніх ґрунтових горизонтах.

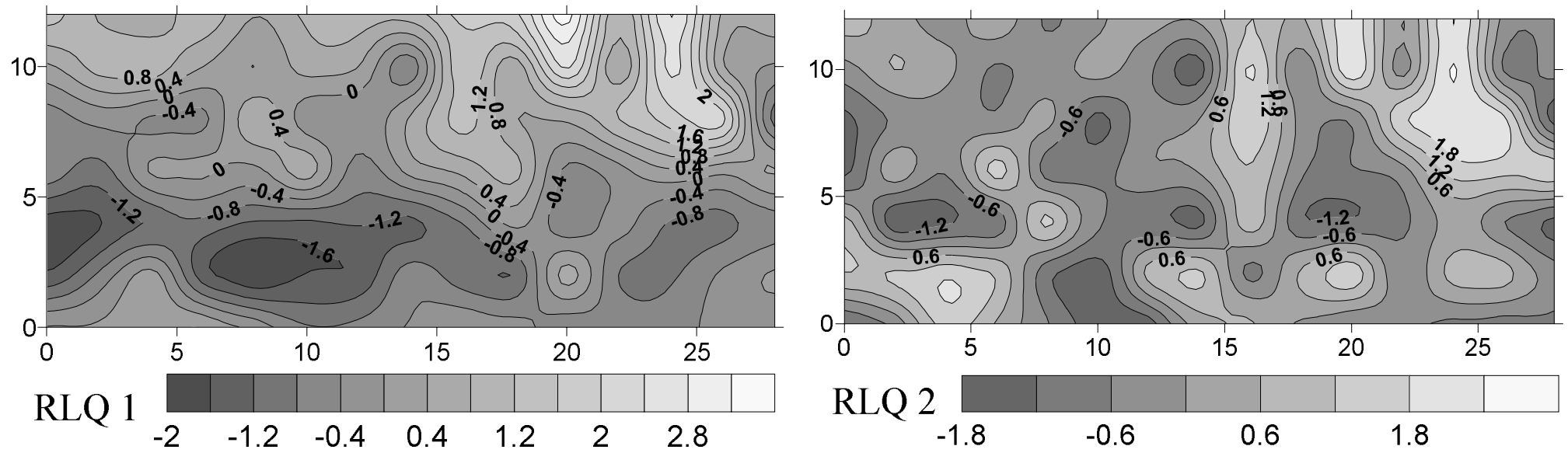


Рис. 5.40. Просторова мінливість RLQ-осей

Очевидно, саме тому едафічна компонента, що описує екологічний простір ґрунтової макрофауни, що залежить від напрямку почвообразовательного процесу, що торкає верхніх ґрунтових горизонтів і підстилки, відбита в осі 1, порядок який установлює пріоритет у формуванні структури тваринн населення.

5.10. Екоморфічна організація ґрунтової макрофауни на різних масштабних рівнях

Мегарран [351] для вивчення просторового розміщення ґрунтових тварин були виділені наступні ієрархічні рівні просторового розподілу: рівень досліджуваної точки, рівень біогеоценозу, рівень ландшафту.

Рівень досліджуваної точки

Усі види строкатості ґрунтів Л. О. Карпачевський із соавт. [254] підрозділяє на дві групи: внутрибіогеоценотичну та міжбіогеоценотичну. До першої групи належить мінливість властивостей ґрунтів на основі з анізотропності у межах однієї парцелли. Внутрибіогеоценотична мінливість – фактично мінливість на рівні однієї точки [393].

Нами встановлений характер статистичного розподілу кількості особин і видів ґрунтових тварин на рівні досліджуваної проби – в одній ґрунтово-зоологічній пробі (рис. 5.41).

Отримані дані свідчать про те, що розподіл кількості екземплярів ґрунтових тварин у пробі та кількості видів підкоряються лог-нормальному розподілу (для кількості екземплярів – тест Колмогорова-Смірнова $d = 0,05$, $p < 0,01$, тест Лілієфорса $p < 0,01$; для кількості видів – тест Колмогорова-Смірнова $d = 0,13$, $p < 0,01$, тест Лілієфорса $p < 0,01$).

У середньому в одній пробі була встановлена щільність ґрунтових тварин $204,66 \text{ екз./м}^2$ ($\pm 95 \%$ довірчий інтервал – $195,95\text{--}213,76$, діапазон мінливості – $16\text{--}2864,00 \text{ екз./м}^2$). В одній пробі було виявлено 3,87 видів ґрунтових тварин ($\pm 95 \%$ довірчий інтервал – $3,78\text{--}3,97$, діапазон мінливості – $1\text{--}18$).

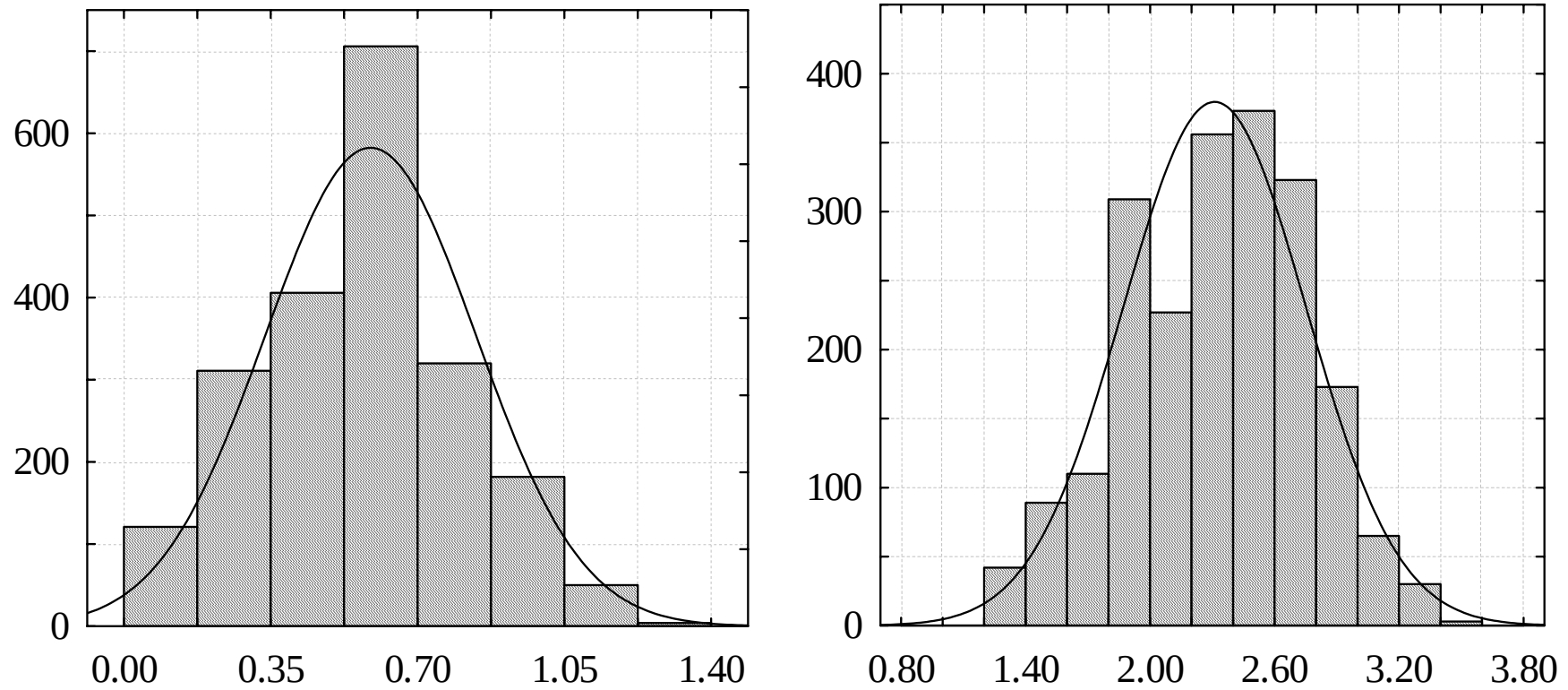


Рис. 5.41. Розподіл на рівні досліджуваної точки логарифма кількості видів (А) і логарфма чисельності угруповання ґрунтової макрофауни (Б, $\log_{10}\text{екз./м}^2$) (обсяг вибірки – 2100 проб)

Умовні позначки: по осі абсцис – значення ознаки, по осі ординат – кількість досліджуваних точок

Експериментальні полігони й типи біогеоценозів (кластери) на рівні досліджуваної точки розрізняються за чисельністю ґрунтової макрофауни (рис. 5.42). Кластери характеризуються в цілому однорідними значеннями чисельності на рівні індивідуальної точки. Для кластера 1 установлені відносно високі значення чисельності ґрунтової макрофауни, для кластерів 5 і 6 цей показник є найбільш низьким. Відповідно, кластери 2–4 займають перехідне положення. Кореляційний аналіз показав, що кількість екземплярів ґрунтових тварин в одній пробі позитивно корелює із часткою сільвантів у рослинному угрупованні ($r = 0,51$, $p = 0,02$) і негативно – із часткою степантів ($r = -0,61$, $p = 0,01$). Рівень зволоження едафотопу позитивно позначається на чисельності угруповання ґрунтової макрофауни.

Установлено позитивну кореляцію кількості особин на рівні досліджуваної точки й частки гігрофільних видів у рослинному угрупованні ($r = 0,83$, $p = 0,02$). Чисельність ґрунтових тварин негативно корелює із часткою геліофітів у рослинному угрупованні ($r = -0,58$, $p = 0,01$).

Таким чином, едафічні особливості біогеоценозу визначають кількісні характеристики угруповання ґрунтової макрофауни на рівні досліджуваної точки. Росту чисельності ґрунтової макрофауни сприяють процеси сільватизації, які сполучені з оптимізацією режиму зволоження й формуванням тіньової світлової структури лісового культурбіогеоценозу.

Видове багатство на рівні досліджуваної точки залежить від чисельності ґрунтової макрофауни (рис. 5.43). Коефіцієнт кореляції між кількістю видів і чисельністю угруповання ґрунтової макрофауни дуже високий і достовірний ($r = -0,61$, $p = 0,01$). Тому для характеристики різноманіття нами використані залишки регресійної моделі, що зв'язує різноманіття і чисельність ґрунтової макрофауни (рис. 5.44).

Із цього показника вичленована компонентна мінливості різноманіття, що визначається чисельністю угруповання. Результати представлені на рисунку 1. Результати свідчать про те, що ґрунтова макрофауна в межах кластерів 1 і 2 характеризується значної варіабельністю показників різноманіття.

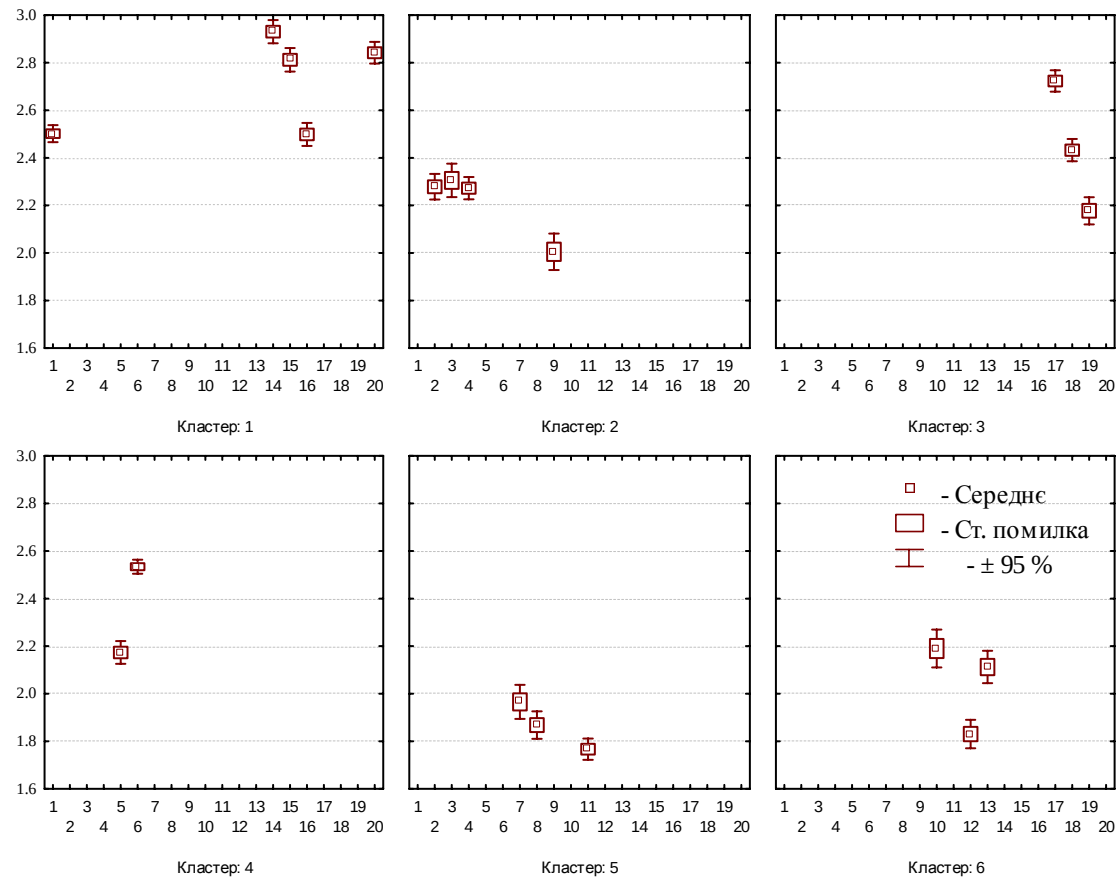


Рис. 5.42. Чисельність угруповання ґрунтової макрофауни на рівні експериментальної точки в експериментальних полігонах

Умовні позначки: по осі абсцис – номерация експериментальних полігонів, по осі ординат – логарифм чисельності

Для кластера 3 різноманіття угруповання нижче середнього рівня, для кластера 4 і 6 – вище за середнє, для кластера 5 цей показник близький до середнього рівня. Едафічними властивостями, які визначають відхилення різноманіття від рівня, що обумовлений чисельністю, є режим трофності едафотопу й частка пратантів. Залишок кількості видів позитивно корелює із часткою мегатрофів у рослинному угрупованні ($r = 0,46$, $p = 0,04$) і із часткою пратантів ($r = 0,45$, $p = 0,05$).

У результаті проведеного аналізу встановлено, що процеси сільватизації, пов'язані з оптимізацією режиму зволоження й формуванням тіньової світлової структури лісового культурбіогеоценозу сприяють росту чисельності угруповання ґрунтової макрофауни на рівні досліджуваної точки. Видове багатство тісно позитивно пов'язане з чисельністю угруповання на рівні досліджуваної точки. Режим трофності едафотопу й частка пратантів у рослинному угрупованні пояснюють відхилення видового багатства від рівня, яке визначається чисельністю угруповання ґрунтової макрофауни.

Рівень біогеоценозу

У попередньому розділі показана значна варіабельність кількісних характеристик ґрунтової макрофауни на рівні досліджуваної точки. Виникає питання про характер організації угруповання ґрунтової макрофауни на більш високому просторовому рівні – рівні біогеоценозу.

Під такою організацією ми розуміємо закономірне розташування видів ґрунтових тварин у просторі, яке можна деякою мірою пояснити властивостями ґрунту як середовища існування або міжвидових взаємодій.

Завдання виявлення організації угруповання ґрунтової макрофауни були розділені на два компоненти. Перший компонент – це з'ясування властивостей екологічних ніш ґрунтових тварин і їхнього взаємного розташування, тобто впакування екологічних ніш.

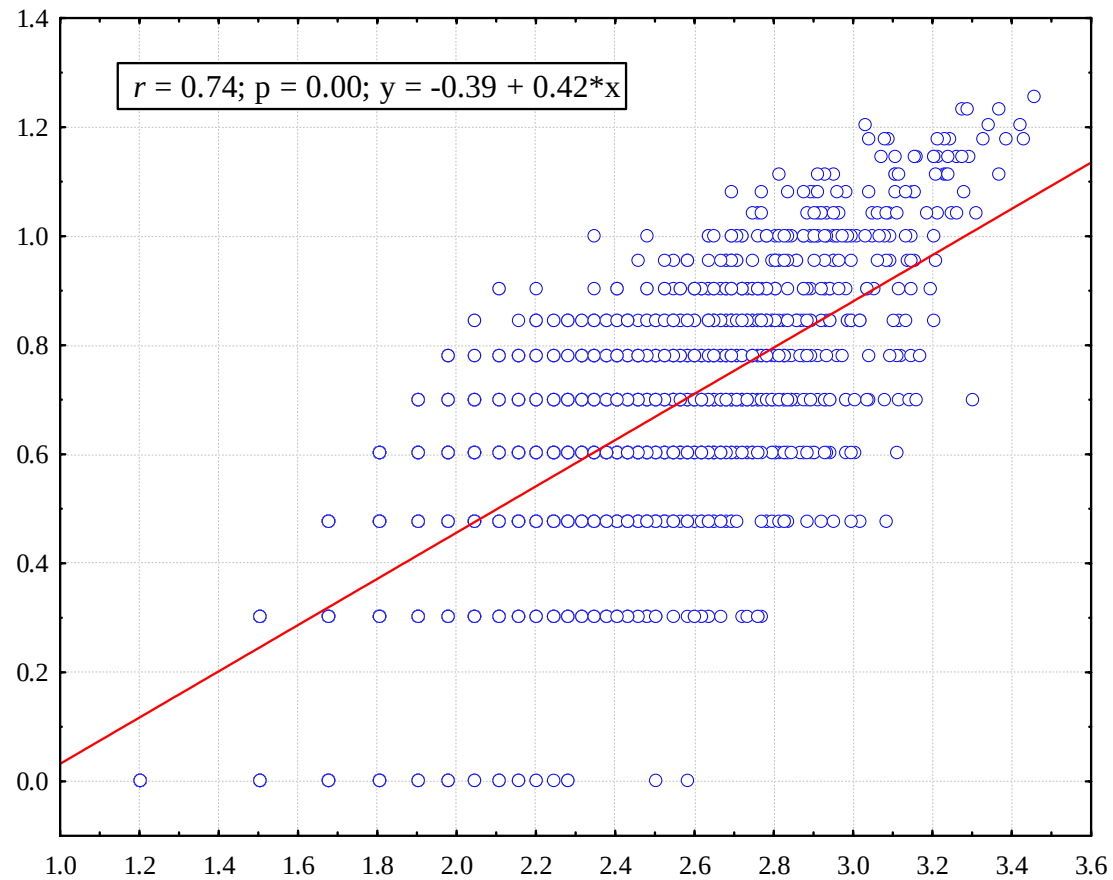


Рис. 5.43. Залежність видівого багатства від чисельності угруповання ґрунтової макрофауни на рівні експериментальної точки

Умовні позначки: по осі абсцис – логарифм чисельності ґрунтової макрофауни, по осі ординат – логарифм кількості видів.

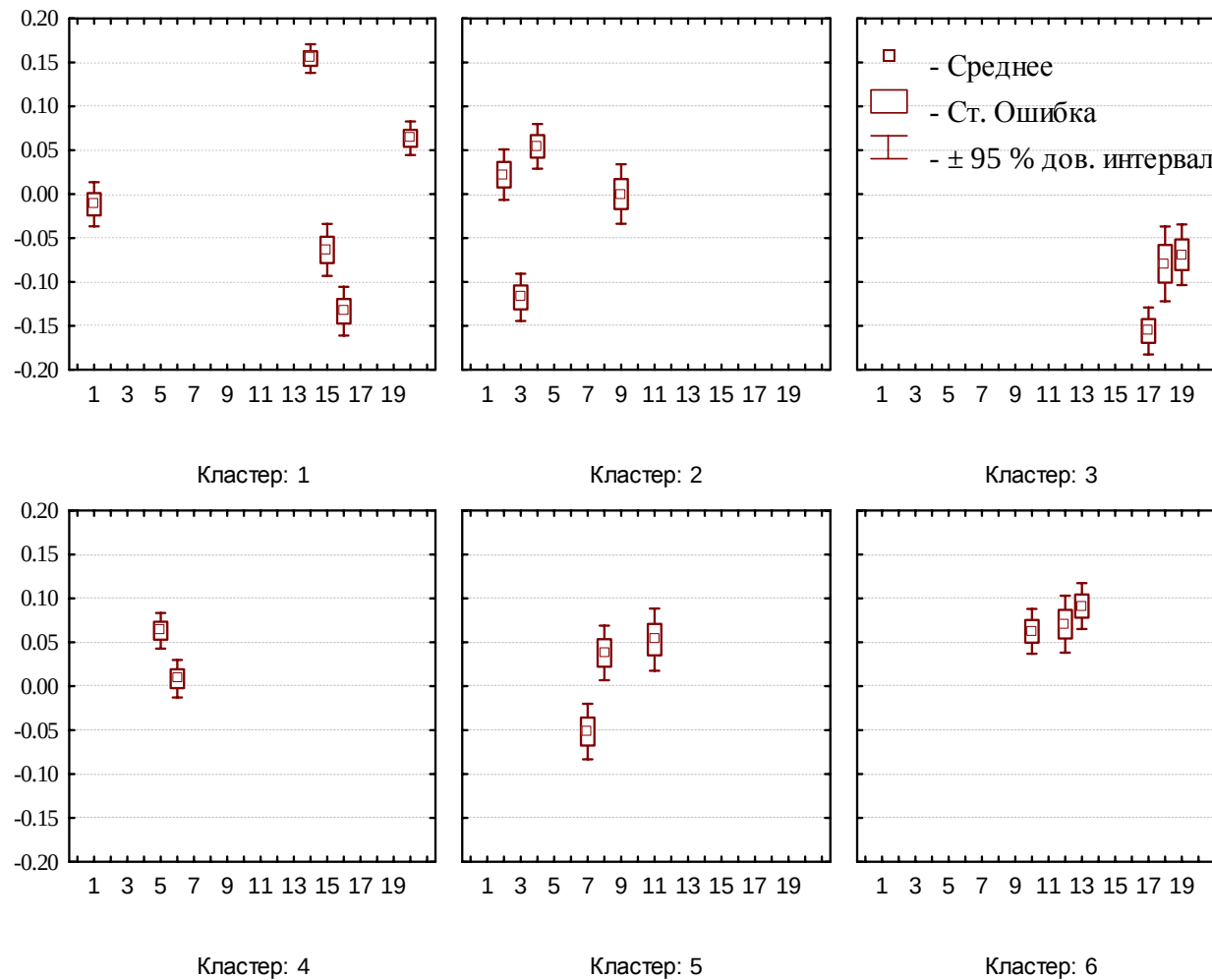


Рис. 5.44. Залишки регресійної моделі залежності видівого багатства від чисельності угруповання ґрунтової макрофауни на рівні експериментальної точки в експериментальних полігонах

Умовні позначки: по осі абсцис – номерация експериментальних полігонів, по осі ординат – логарифм чисельності

Другий компонент – це пояснення просторової організації угруповання ґрунтових тварин як за допомогою едафічних факторів, так і екоморфічних особливостей ґрунтової макрофауни. У цьому зв'язку була сформульована гіпотеза про те, що просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу визначається просторовою варіабельністю властивостей ґрунту як середовища існування тварин і може бути пояснена в термінах екоморф ґрунтових тварин. Наукова новизна цієї ідеї полягає в тому, що ряд екоморф ґрунтових тварин мають чітко позначений ландшафтний рівень ідентифікації (ценоморфи, трофоценоморфи, гігроморфи) або організменний морфо-екологічний рівень (топоморфи, трофоморфи й фороморфи). Розподіл тварин в екологічних градієнтах на ландшафтному рівні дозволяє визначити ценоморфи, трофоценоморфи, гігроморфи. Морфо-екологічні особливості дозволяють установити приналежність до топоморф, трофоморф і фороморф. У свою чергу ми припускаємо, що екоморфи мають інформаційну цінність для пояснення просторової варіабельності угруповання ґрунтової макрофауни у межах біогеоценозу.

Викладені результати повністю підтверджують ці припущення. Нами встановлено, що екоморфи мають інформаційну цінність для пояснення паттернів просторової мінливості на рівні біогеоценозу.

Ландшафтний рівень

Відображення екологічних особливостей ґрунтової макрофауни у термінах екоморфічного аналізу дозволяє порівнювати між собою екоморфічну структуру рослинності й тваринного населення.

Ценоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни на ландшафтному масштабному рівні показана на рисунку 5.45. Установлено, що найбільший компонент степантів представлений у кластері 5, що відповідає аналогічній ситуації в ценоморфічній структурі рослинного покриву. Найменша частка степантів характерна для кластерів 2 і 3, а кластери 1 і 4 займають проміжне положення.

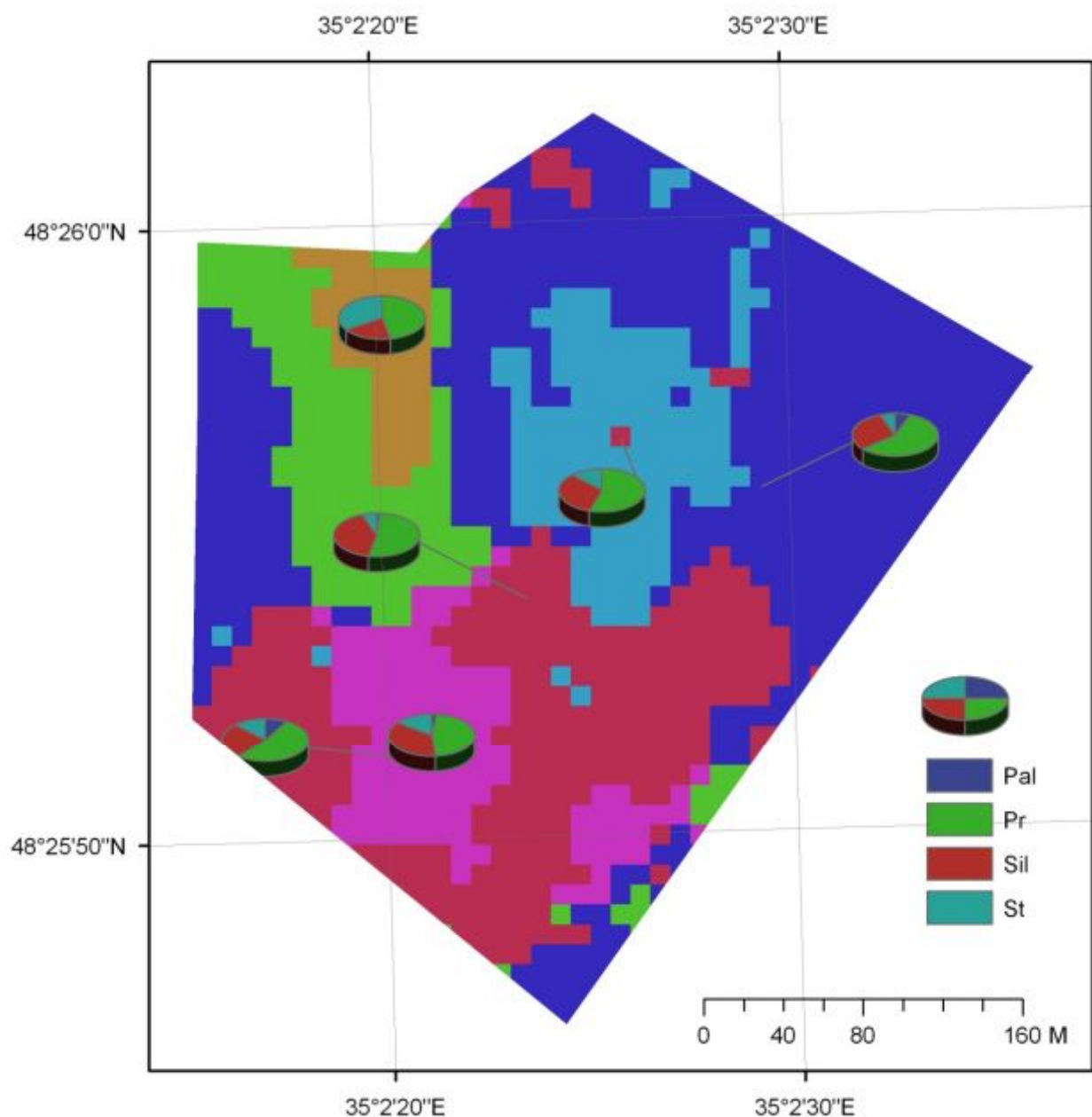


Рис. 5.45. Ценоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни на ландшафтному рівні

Умовні позначки: по осі абсцис – типи біогеоценозів (номера кластерів).

Слід зазначити високий рівень кореляції між часткою степантів в угрупованнях ґрунтових тварин і рослинному покриві ($r = 0,60$) (табл. 5.18). Найбільша частка пратантів відзначена для кластерів 3 і 4, найменша – для 5 і 6. Кластери 1 і 2 займають проміжне положення. Пратанти рослинні й тварини негативно корелюють між собою. У той же час рослинні пратанти позитивно корелюють із часткою в угрупованні тварин палюдантів. Неузгодженість динаміки

ценотичних угруповань на рівні тварин і рослин, імовірно, є наслідком значного антропогенного впливу, що має місце в лісопарковому насадженні.

Таблиця 5.18

Кореляція екоморф рослинності й тваринного населення
(коефіцієнт Пірсона, представлені тільки значимі коефіцієнти)

Екоморфи ґрунтових тварин	Екоморфи рослинності					
	MgTr	Pr	Sil	St	Hygr	Hel
Ценоморфи						
Pal	0,51	0,49	–	–	–	–
Pr	–0,49	–0,55	–	–	–	–
Sil	–	–	–	–	–	–
St	–	–	–	0,60	–0,58	0,56
Гігроморфи						
Hg	–	–	–	–0,51	0,65	–
Ks	–	–	–0,71	0,72	–0,84	0,78
Ms	–0,55	–0,72	0,48	–	–	–
UHg	–	–	–	–	–	–
Трофоценоморфи						
MgTr	–	–	–	–	–	–
MsTr	–	–	–	–	–	–
OlgTr	–	–	–0,74	0,77	–0,69	0,71
UMgTr	0,60	0,62	–0,45	–	–	–
Топоморфи						
Anec	–	–	–	–	–	–
End	–0,63	–0,69	0,46	–	–	–
Ep	0,64	0,77	–0,56	–	–	–
Фороморфи						
A1	–	–	–	–	–	–
A2	–	–	–	–	–	–
A3	0,62	0,77	–0,74	–	–	–
B4	–0,59	–0,71	0,72	–	–	–
B5	–	–	–	–	–	–
B6	–	–	–	–	–	–
B7	–	–	–	–	–	–
Трофоморфи						
FF	0,58	0,55	–0,56	–	–	–
SF	–0,60	–0,66	0,72	–	0,45	–
ZF	–	0,49	–0,59	–	–0,51	0,53

Найбільша частка силвантів характерна для кластерів 2 і 6, найменша – для 1 і 5, кластери 3 і 4 займають проміжне положення. Таким чином, нами встановлені особливості варіювання ценоморфічної структури ґрунтової макрофауни на ландшафтному рівні.

Гігроморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни на масштабному рівні біогеоценозу представлена на рисунку 5.46.

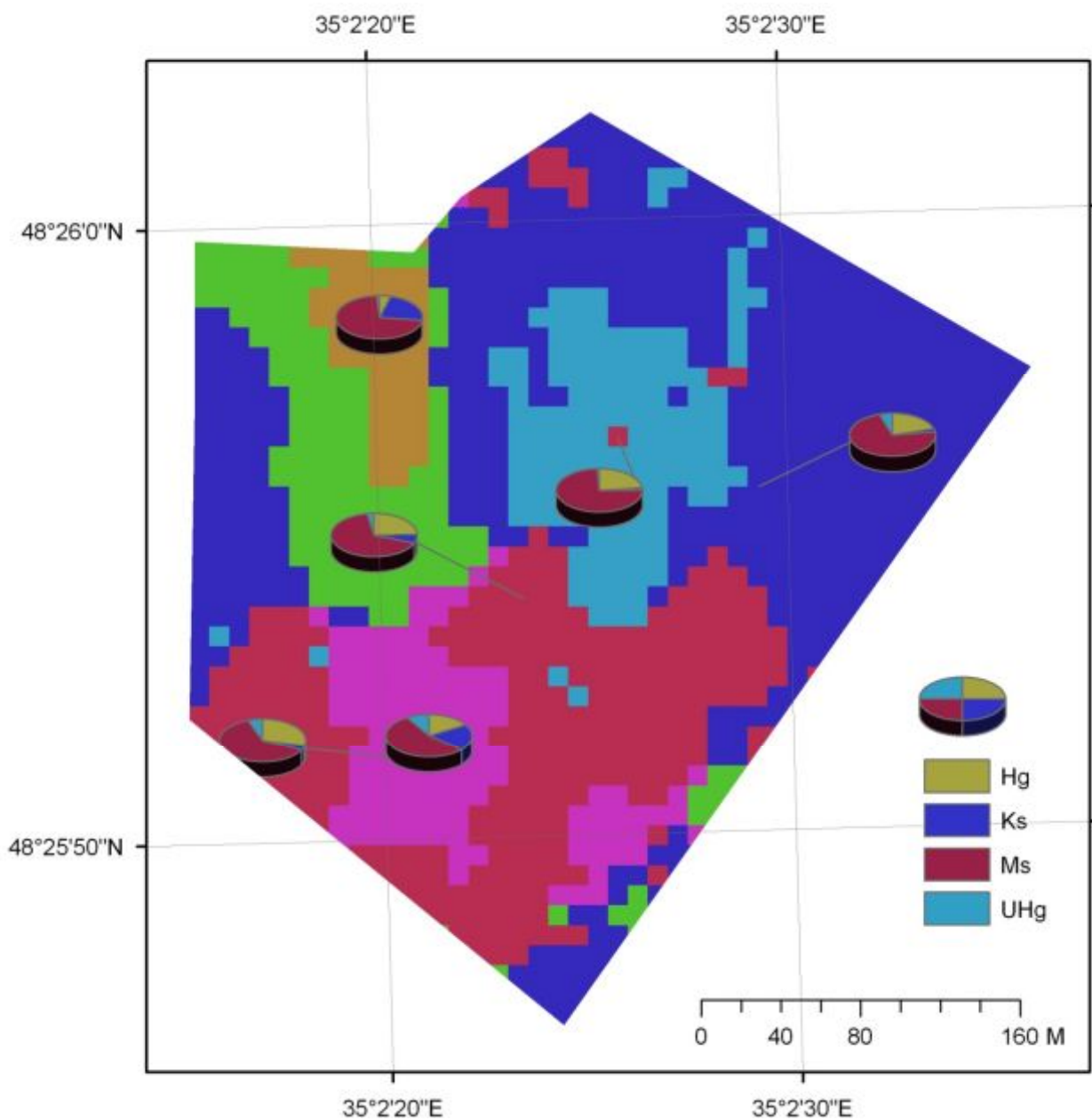


Рис. 5.46. Гігроморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни на ландшафтному рівні

Умовні позначки: по осі абсцис - типи біогеоценозів (номера кластерів).

За кількістю ксерофілів кластери 5 і 6 істотно відрізняються від інших біогеоценозів. Частка ксерофілів серед ґрунтової макрофауни негативно корелює із часткою рослинних сільвантів ($r = -0,71$) і позитивно – із часткою степантів ($r = 0,72$). Також спостерігається негативна кореляція із часткою гігрофілів серед

рослин ($r = -0,84$) і позитивна – з індикаторними значеннями світлового режиму (0,78).

Частка мезофілів серед ґрунтової макрофауни найбільша в кластерах 4 і 5, а найменша – у кластерах 1 і 6. Тварини-мезофіли позитивно корелюють із рослинними сільвантами, а негативно – з рослинними мегатрофами й пратантами. Гігрофіли перебувають на відносно одному рівні в угрупованнях ґрунтової макрофауни в кластерах 1–4. У кластері 5 частка цієї гігроморфи найменша. Кластер 6 займає проміжне положення. Тваринні гігрофіли позитивно корелюють із рослинними гігрофілами й негативно – зі степантами.

Ультрагігрофіли зустрічаються епізодично й не демонструють закономірного розподілу по вивчених кластерах і не характеризуються значимим кореляційним зв'язком з рослинними екоморфами.

Трофоценоморфічна структура угруповань ґрунтової макрофауни представлена на рисунку 5.47. Кластери 5 і 6 характеризуються найбільшою часткою в угрупованні оліготрофоценоморф. В інших кластерах частка цієї трофоценоморфи значно нижче. Цей показник позитивно корелює із часткою рослинних степантів у рослинному покриві й часток геліофітів. У свою чергу, спостерігається негативна кореляція оліготрофоценоморф із часткою сільвантів і гігрофілів.

Мезо- і мегатрофоценоморфи не корелюють із вивченими рослинними екоморфами. Частка мезотрофоценоморф найбільша для кластерів 2 і 3, а найменша – для кластера 4. Частка мегатрофів найбільша в угрупованні ґрунтової макрофауни кластера 4. Частка ультрамегатрофів найбільша в кластерах 1 і 6. Ця трофоценоморфа позитивно корелює з рослинними мегатрофами й пратантами, а негативно – із сільвантами.

Топоморфічна структура ґрунтової макрофауни представлена на рисунку 5.48. Кластер 6 характеризується значною перевагою топоморфи епігейних тварин. Відповідно, частка ендегейних тварин у цьому кластері найменша. Крім того, епігейні й ендегенні форми характеризуються зворотним характером зв'язку з рослинними екоморфами.

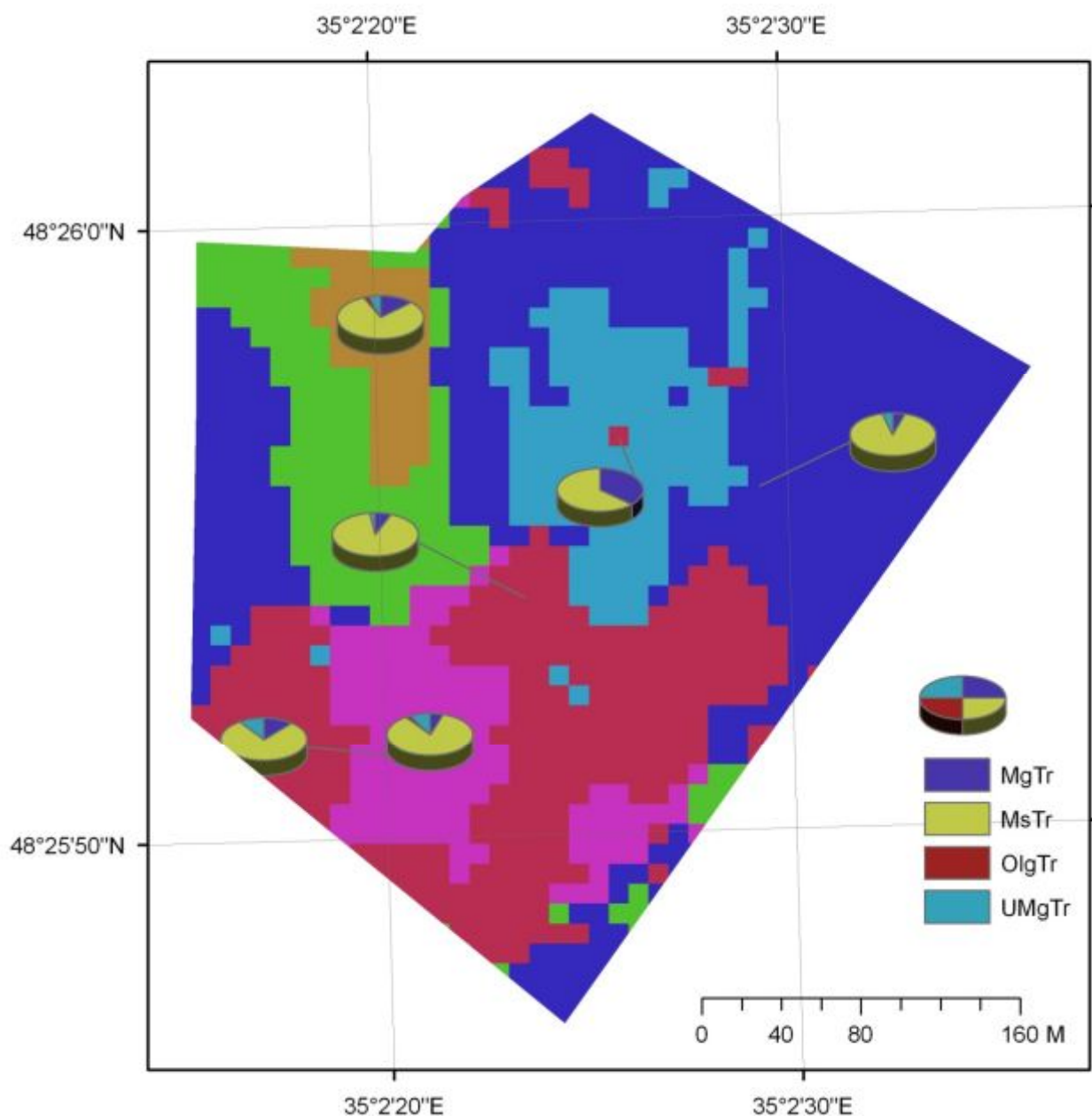


Рис. 5.47. Трофоценоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу

Умовні позначки: по осі абсцис – типи біогеоценозів (номера кластерів).

Епігейні форми позитивно корелюють із часткою у рослинному покриві мегатрофів і пратантів, а негативно - із часткою сільвантів.

Найбільша частка в угрупованні норних форм характерна для кластера 4. Ця топоморфа не корелює з рослинними екоморфами можливо з тієї причини, що існуюча конфігурація ареалу норників визначається більшою мірою не едафічними умовами, а історією антропогенного впливу.

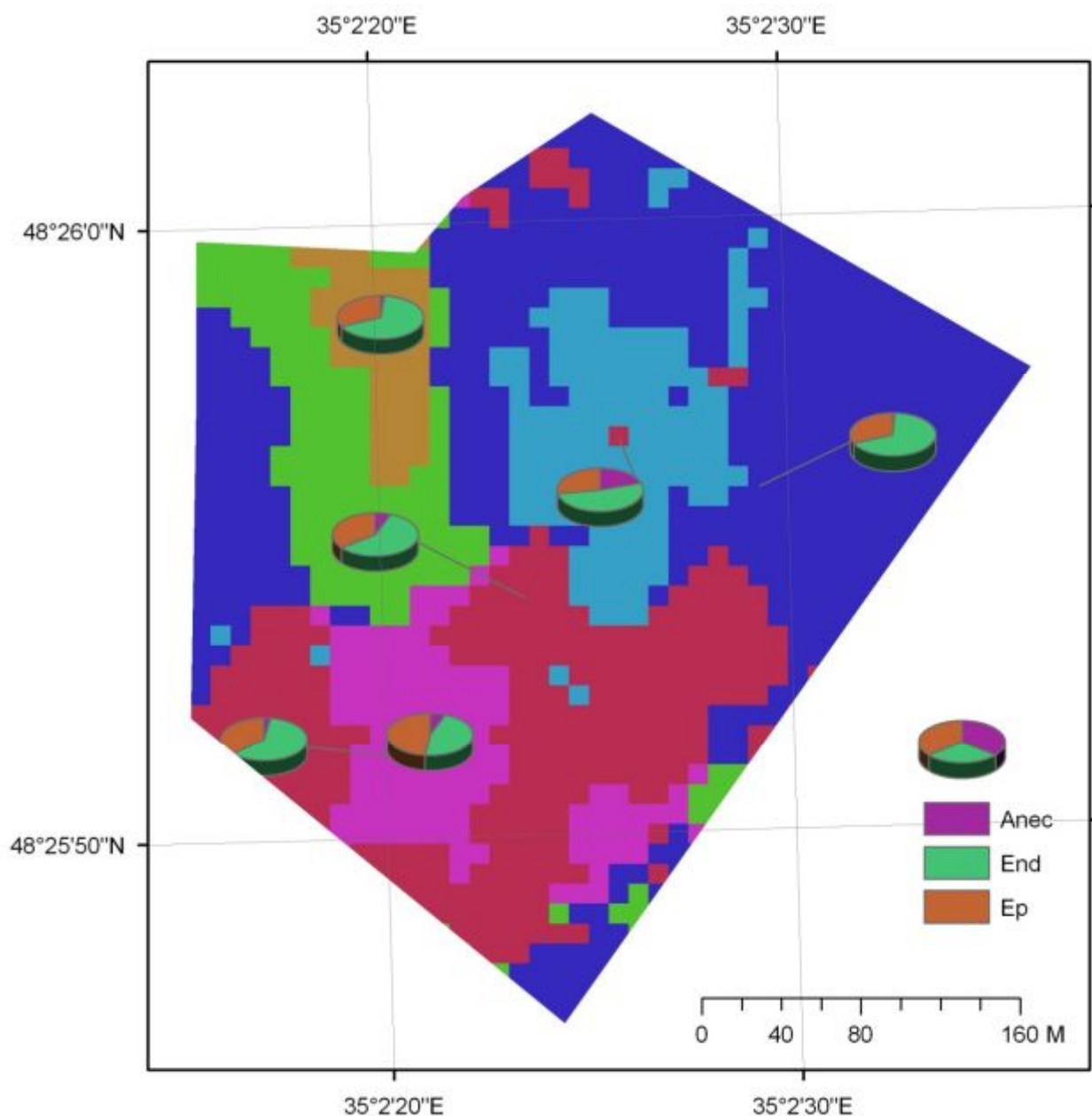


Рис. 5.48. Топоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу

Умовні позначки: по осі абсцис - типи біогеоценозів (номера кластерів).

Норники чутливі до цілісності всього ґрунтового профілю – від лісової підстилки до найбільш глибоких ґрунтових шарів. Тому ареал кластера 4 окреслює територію, що піддалася найменшій антропогенній трансформації.

Найбільш істотну роль у всіх угрупованнях ґрунтової макрофауни відіграють фороморфи А3 і В4 (рис. 5.49). Вони ж значимо корелюють із рослинними екоморфами. Найбільша частка фороморфи А3 спостерігається в кластерах 5 і 6.

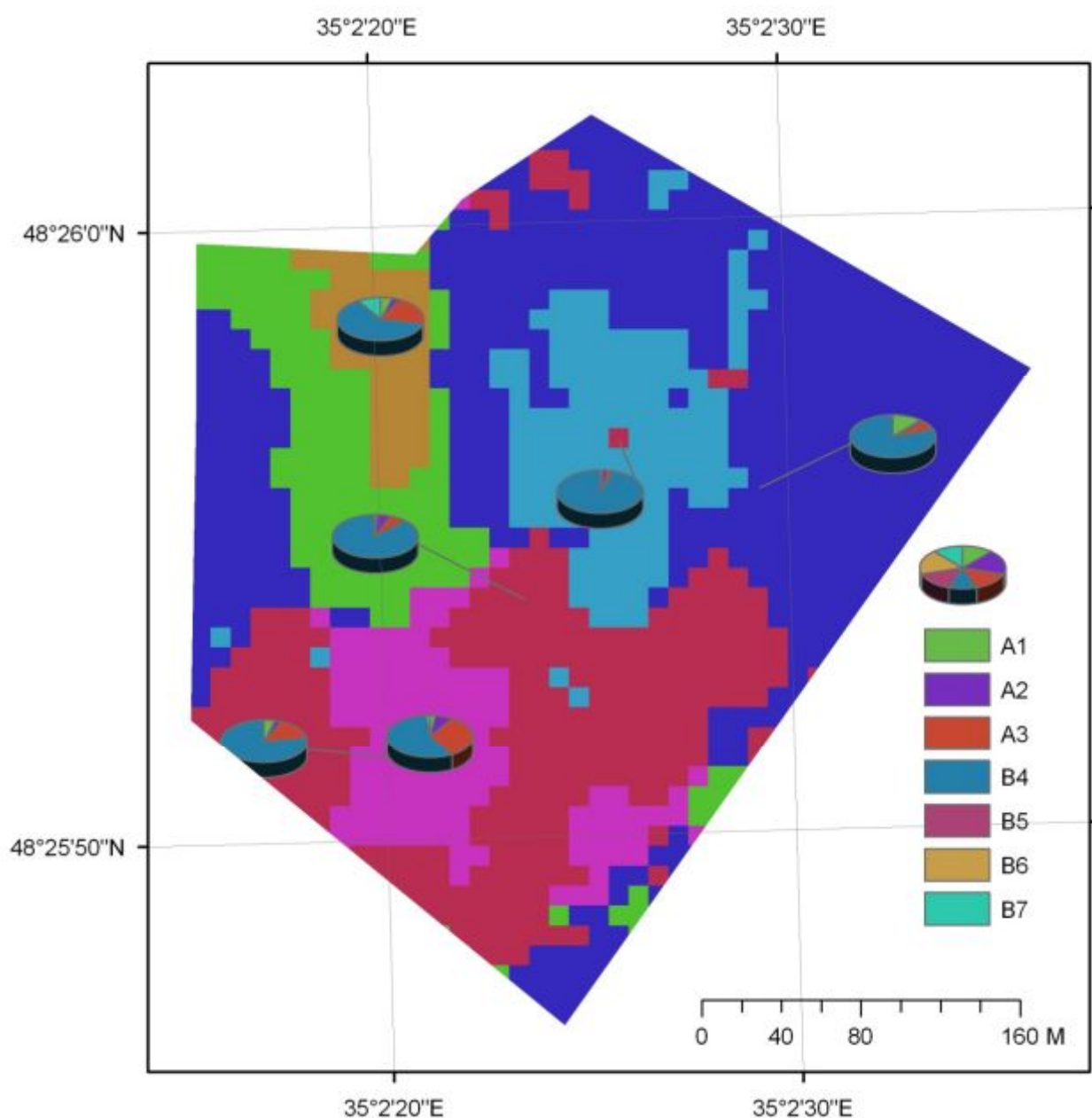


Рис. 5.49. Форморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу

Умовні позначки: по осі абсцис - типи біогеоценозів (номера кластерів).

Ця форморфа позитивно корелює з рослинними мегатрофоценоморфами й пратантами. Для форморфи B4 характерна така ж кореляційна плеяда, але зі зворотними знаками. Найбільша представленість форморфи B4 характерна для кластера 4, а найменша – для 5 і 6.

На рисунку 5.50 представлена трофоморфічна (трофічна) структура тваринного населення ґрунту лісопаркового насадження. У цілому домінуючою за чисельністю трофічною групою є сапрофаги, трохи менше фітофагів і зоофагів.

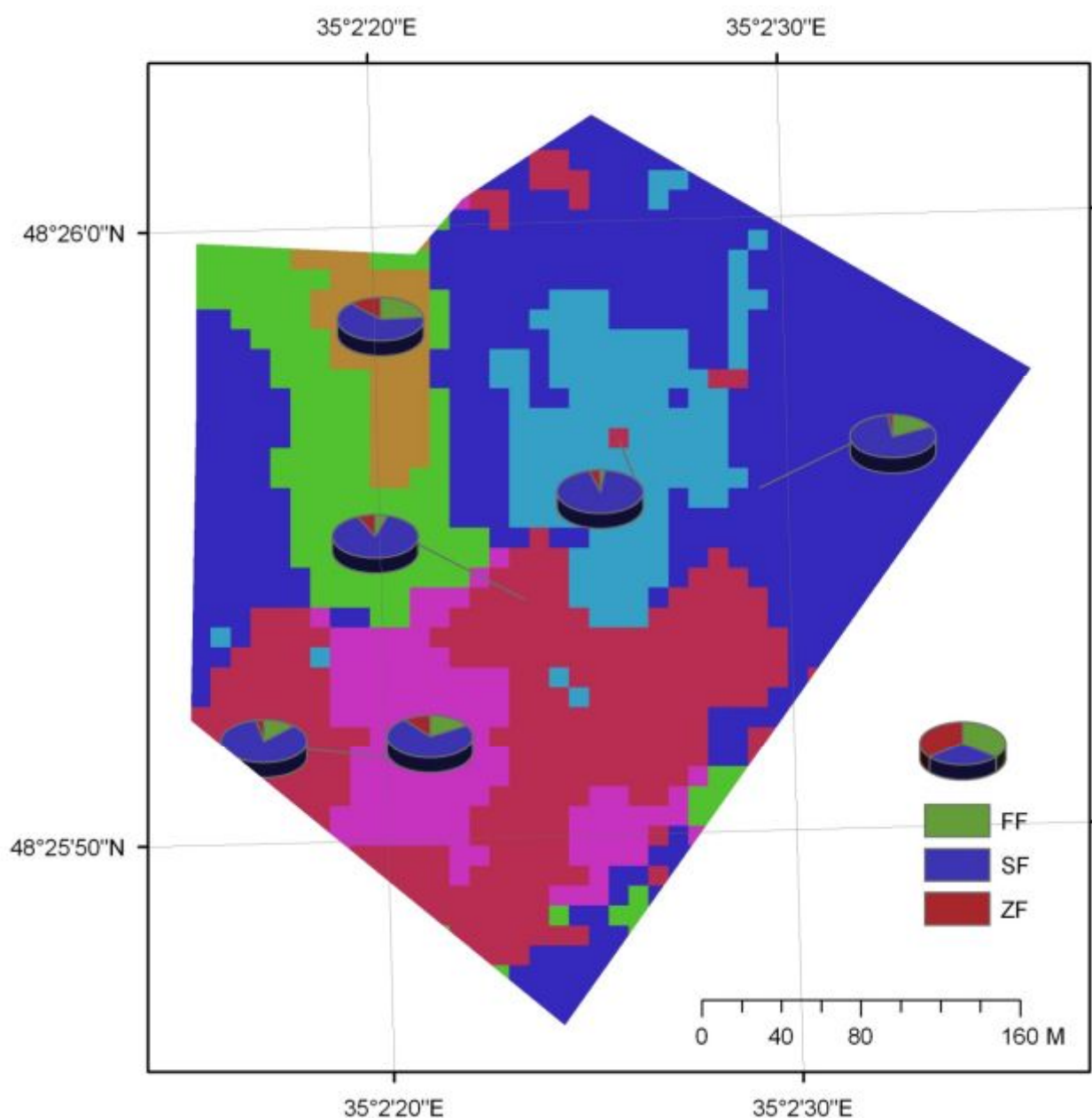


Рис. 1. Трофоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу

Умовні позначки: по осі абсцис – типи біогеоценозів (номера кластерів).

Для лісових угруповань характерним є домінування сапрофагів. У угрупованнях відкритих просторів у тальвегу балці спостерігається збільшення ролі фітофагів. Слід зазначити, що трансформація трофічної структури угруповання пов'язана зі змінами ценоморфічної, гігроморфічної і топоморфічної структур.

Висновки по розділу

1. Угрупування ґрунтової макрофауни території парку ім. Ю. Гагаріна (м. Дніпро) представлено 97 видами. Дощові черв'яки є найбільш численною групою ґрунтової макрофауни, вони становлять 74,28 % від сумарної чисельності й представлені 10 видами.
2. Переважною ценоморфою у структурі тваринного населення ґрунтової макрофауни вивченого лісопаркового насадження є пратанти, які становлять 51,67 % від загальної чисельності угруповання. Трохи поступаються сільвантти (25,31 %), значно менше степантів (14,40 %) і палюдантів (8,62 %). Таким чином, на ландшафтному рівні ценоморфичний вигляд тваринного населення ґрунту парку є лісо-луговим.
3. Серед гігроморф в угрупованні переважають мезофіли (61,77 % від загальної чисельності угруповання), менше гігрофілів (25,98 %), одинично представлені ксерофіли й ультрагігрофіли (3,78 і 8,47 % відповідно). Гігроморфичний вигляд тваринного населення ґрунту парку – мезофільний.
4. Серед трофоценоморф в угрупованні переважають мезотрофоценоморфи (75,14 % від загальної чисельності угруповання), значно менше мегатрофоценоморф і ультрамегатрофоценоморф (14,13 і 10,17 % відповідно). Одинично представлені оліготрофоценоморфи (0,56 %). Трофоценоморфичний вигляд тваринного населення ґрунту парку – мезотрофоценоморфичний.
5. Переважною топоморфою серед ґрунтових тварин парку є власне-ґрунтові (ендогейні) мезопедобіонти, які становлять 59,04 % від сумарної чисельності угруповання. Епігейні форми становлять 36,16 %, а норники – 4,81 %.
6. Сапрофаги переважають у трофічній структурі угруповання ґрунтової макрофауни і становлять 80,03 % від загальної чисельності угруповання. Фітофаги становлять 15,29 %, а хижаки – 4,68 %.
7. Серед фороморф ґрунтової макрофауни переважають тварини, які активно прокладають ходи зі зміною товщини тіла – 75,02 % і тварини, які переміщуються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, розміри тіла яких більше

порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті – 14,16 %.

8. Процеси сільватизації, пов'язані з оптимізацією режиму зволоження й формуванням тіньової світлової структури лісового культурбіогеоценозу сприяють росту чисельності угруповання ґрунтової макрофауни на рівні досліджуваної точки. Видове багатство тісно позитивно пов'язане з чисельністю угруповання на рівні досліджуваної точки. Режим трофності едафотопу й частка пратантів у рослинному угрупованні пояснюють відхилення видового багатства від рівня, яке визначається чисельністю угруповання ґрунтової макрофауни.

9. Просторова організація угруповання ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу визначається просторовою варіабельністю властивостей ґрунту як середовища існування тварин і може бути пояснена в термінах екоморф ґрунтових тварин.

10. Вирішення головного питання екології про співвідношення між структуралізмом та континуалізмом ми вбачаємо у тому, що у екологічному просторі екологічні явища мають дискретну природу та чіткі границі, а у географічному просторі екологічні явища мають континуальну природу та відсутність чітких границь.

ПРОСТОРОВА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАННЯ ПАНЦИРНИХ КЛІЩІВ
(ACARI: ORIBATIDA) АГРОЗЕМІВ

6.1. Детермінанти екологічного простору панцирних кліщів

Ціль дослідження, представленого у цьому розділі – виявити просторові структури угруповання панцирних кліщів агрозему та установити роль маркерів механічного обробітку ґрунту (твердість і агрегатна структура) як факторів, що визначають екологічний простір цієї групи ґрунтових тварин.

Орибатида є типово ґрунтовими мешканцями, тому едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання орибатид (табл. 6.1). Для вивченої ділянки поля характерно монотонне збільшення твердості ґрунту з ростом глибини. Твердість ґрунту становила від 1,35 (шар 0–5 см) до 5,91 МПа (шар 45–50 см). Орибатида відібрані тільки в шарі 0–10 см, однак не можна виключати вплив властивостей більш глибоких шарів на угруповання панцирних кліщів. Панцирні кліщі здійснюють вертикальні міграції, а твердість ґрунту залежить від структури порового простору, по якому відбуваються міграції. Вплив може бути непрямим, тому що твердість ґрунту може впливати на перерозподіл вологи. При наявності плужної підшви (шаруючи з різким зростанням твердості) сильно змінюється швидкість інфільтрації води, що може приводити до різкого росту змісту вологи у верхньому ґрунтовому шарі до стану повної вологоємності при інтенсивних опадах. При повній вологоємності в ґрунті втримується тільки затиснене повітря, а умови в цілому в ґрунті є анаеробними.

Коефіцієнт варіації твердості ґрунту закономірно зменшується із глибиною аж до шару 35–40 см, після чого відбувається зростання цього показника. У шарі 0–5 см коефіцієнт варіації твердості ґрунту становить 50,49 %, що можна розглядати як досить високий рівень варіабельності.

Твердість також регулює глибину проникнення коренів рослин у ґрунт. Для багатьох видів рослин граничною є твердість ґрунту 3 МПа.

Детермінанти екологічного простору орибатид

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %
		– 95 %	+ 95 %	
Твердість ґрунту на глибині, 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
Глибина, з якої починається твердість ґрунту, див				
3 МПа	26,35	24,23	28,47	41,56
4 МПа	37,85	35,60	40,10	30,71
Агрегатна структура шару ґрунту 0–10 см, %				
Агрегати > 10 мм	47,64	43,38	51,90	46,23
Агрегати 7–10 мм	10,48	9,78	11,18	34,51
Агрегати 5–7 мм	7,83	7,26	8,40	37,64
Агрегати 3–5 мм	10,11	9,31	10,90	40,75
Агрегати 1–3 мм	17,42	15,44	19,40	58,69
Агрегати 0,5–1 мм	2,80	2,41	3,19	72,05
Агрегати 0,25–0,5 мм	2,27	1,92	2,62	80,10
Агрегати < 0,25 мм	1,46	1,17	1,74	101,65
КС	1,49	1,26	1,71	78,61
Фізичні властивості				
Електропровідність, дСм/см	0,99	0,94	1,04	24,43
Температура шару ґрунту 5–7 см, °С	12,99	12,58	13,39	16,21

Глибина проникнення коріння є глибиною залучення рослинної органіки в ґрунт. Очевидно, що просторове розміщення сапротрофних орибатид також буде регулюватися твердістю ґрунту. У цьому сенсі особливе значення має такий показник, як глибина виникнення граничної твердості ґрунту (у нашому випадку це 3 і 4 МПа). Твердість 3 МПа в середньому виникає із глибини 26,35 см, а твердість 4 МПа – з 37,85 см.

Агрегатна структура має безумовне значення у формуванні екологічного простору орибатид. Мікроагрегати співрозмірні з розмірами панцирних кліщів. Міжагрегатна порозність формує простір, у межах якого ці ґрунтові тварини можуть переміщатися. Внутриагрегатний простір є вмістищем вологи й фактором стабільності мікросередовища орибатид.

Переважною фракцією в агрегатній структурі є макроагрегати (розміром більше 10 мм). Їхня частка в середньому становить 47,64 %, що визначає відносно низький рівень структурності ґрунту – коефіцієнт структури становить 1,49. Другою за значимістю фракцією є агрегати розміром 1–3 мм (належать до категорії мезоагрегатів, є агрономічно цінними). Вони становлять 17,42 % від загальної суми. У цілому простежується тренд збільшення коефіцієнта варіації зі зменшенням розмірів агрегатів, відповідно до якого найбільшою варіабельністю характеризуються мікроагрегати ($CV = 101,65 \%$). Слід зазначити, що мікроагрегати є досить динамічною фракцією, здатної істотно змінювати властивості ґрунту як середовища існування мікрофауни. Насамперед, це закупорка великих пор мікроагрегатами (пилюватою фракцією), тому варіабельність мікроагрегатів маркірує значну мінливість екологічних властивостей ґрунту для існування угруповання орибатид.

Електропровідність і температура ґрунту тісним чином залежать від умов вологості ґрунту. Температура є очевидним екологічним фактором, що визначає швидкість протікання хімічних процесів у ґрунті й інтенсивність метаболізму в живих організмах. Електропровідність у досліджуваній ділянці склала 0,99 дСм/см, що свідчить про відсутність явищ засолення. Температура ґрунту в момент відбору проб у середньому склала 12,99 °С.

6.2. Екологічна ніша угруповання панцирних кліщів

Угруповання панцирних кліщів досліджуваного поля в досліджений період представлено 15 видами (табл. 6.2). До числа домінуючих видів орибатид належать *Z. frisiae*, *R. mihelcici* і *Z. terricola ucrainica*. З життєвих форм домінуючою групою є вторинно неспеціалізовані орибатиди, які становлять 69,61 % від загальної чисельності. Трохи менше мешканців дрібних ґрунтових шарів (26,24 %). Малу частку в екологічній структурі угруповання займають глибокоґрунтові (3,31 %) і первинно неспеціалізовані форми (0,83 %).

Загальна інерція, що може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середній маргінальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів. У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 2,16. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 73,52 %, а друга – 19,58 % інерції. Таким чином, перші дві осі описують 93,10 % інерції, що цілком достатньо для того, щоб описання диференціації екологічних ніш орибатид на досліджуваному полі проводити в просторі перших двох осей.

Маргінальність, що статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 7 видів з 15, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 6.3).

Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 2,91) рівень значимості становить $p = 0,03$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання орибатид. Для екологічної ніші всіх видів орибатид характерна висока частка залишкової толерантності. Це вірогідно свідчить про наявність інших факторів середовища, неврахованих у дослідженні, або про те, що нейтральний характер розподілу угруповання орибатид становить важливий компонент його мінливості.

Частки варіабельності екологічної ніші по індексу ОМІ (маргінальністю) і по толерантності (величина, зворотна спеціалізації) не мають достовірного кореляційного зв'язку (індекс рангової кореляції Спірмена – $-0,13$, $p > 0,05$).

Видовий склад і чисельність угруповання орибатид

Вид	Життєва форма	Кількість екземплярів	%
Домінанти			
<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
Субдомінанти			
<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
Рецеденти			
<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
Субрециденти			
<i>Hypochthonius luteus luteus</i> Oudemans, 1917	НФ (п)	6	0,83
<i>Micropia minus</i> (Paoli, 1908)	ГФ	6	0,83
<i>Zygoribatula concinna</i> Iordansky, 1990	НФ (в)	5	0,69

Примітки: ОМПС – мешканці дрібних ґрунтових шпар, ГФ – глибокоґрунтові форми, НФ (п) – первинно неспеціалізовані форми, НФ (в) – вторинно неспеціалізовані форми.

Частка варіабельності по залишковій толерантності негативно корелює як із часткою по індексу ОМІ, так і із часткою по толерантності ($-0,70$, $p < 0,05$ і $-0,58$, $p < 0,05$). Таким чином, залишкова толерантність конкурує за своїм значенням як з маргінальністю, так і толерантністю. Це дозволяє виділити групу видів, екологічна ніша яких структурується під впливом факторів, вивчених у цьому дослідженні, і групу видів, які виявляються малочутливими до цих факторів. Диференціацію цих груп можна зробити по p -рівню, отриманому після

ітераційної процедури за методом Монте-Карло. Група видів, чутливих до твердості, агрегатного складу, електропровідності й температурі ґрунту, представлена 7 видами. До кількості видів, що залишилися, належать як у цілому індиферентні до зазначених факторів види, так і спеціалізовані до модельних значень едафічних ознак.

Так, для виду *Hypochthonius luteus* маргінальність вірогідно не відрізняється від умов, середніх для вивченої ділянки, але для цього виду характерна вузька проекція екологічної ніші на вісь маргінальності, що свідчить про спеціалізацію даного виду до найбільш типових умов у межах вивченої території.

Між значеннями індексу ОМІ і толерантністю й залишковою толерантністю відзначена нелінійна залежність (рис. 6.1). Існує деякий діапазон значень маргінальності (умовно його границі можна визначити як 2–4 ОМІ), при якому толерантність досягає мінімальних значень. Це значить, що найбільш спеціалізованими видами є види помірно маргінальні. Види з низьким значенням ОМІ характеризуються зростаючим значенням індексу ОМІ, що дозволяє розглядати їх як локально евритопні. Збільшення маргінальності також пов'язане з ростом толерантності.

Конфігурація екологічних ніш представлена на рис. 6.2. Площа еліпсоїдів, представлених на рисунку, пропорційна інерції. Видалення центроїда екологічної ніші тварини (центр мас, зважена по числу зустрічей кліща) від початку координат (центр мас простору ознак), пропорційне індексу маргінальності ОМІ. Нормовані ваги екологічних змінних допомагають зрозуміти природу факторів, які структурують екологічний простір орибатид сільськогосподарського поля. Головна вісь маргінальності маркірується протиставленням агрегатів, які відносять до групи мікро- (розміри менш 0,25 мм), мезо- (0,25–10 мм) і макроагрегатів (більше 10 мм), збільшення частки яких у ґрунтовій структурі пов'язане з ростом твердості на глибині аж до 20 см. Друга вісь відбиває роль варіабельності твердості ґрунту на глибині 25–50 см у структуруванні угруповання панцирних кліщів.

Таблиця 6.3

Аналіз маргінальності видів угруповання орибатид

Види	Інерція	OMI	Tol	Rtol	omi	tol	rtol	p-рівень
<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>Tectocephus 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

Примітки: OMI – індекс середньої віддаленості (маргінальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; курсивом представлені дані індексів в % від сумарної варіабельності; p-рівень за методом Монте-Карло після 25 ітерацій.

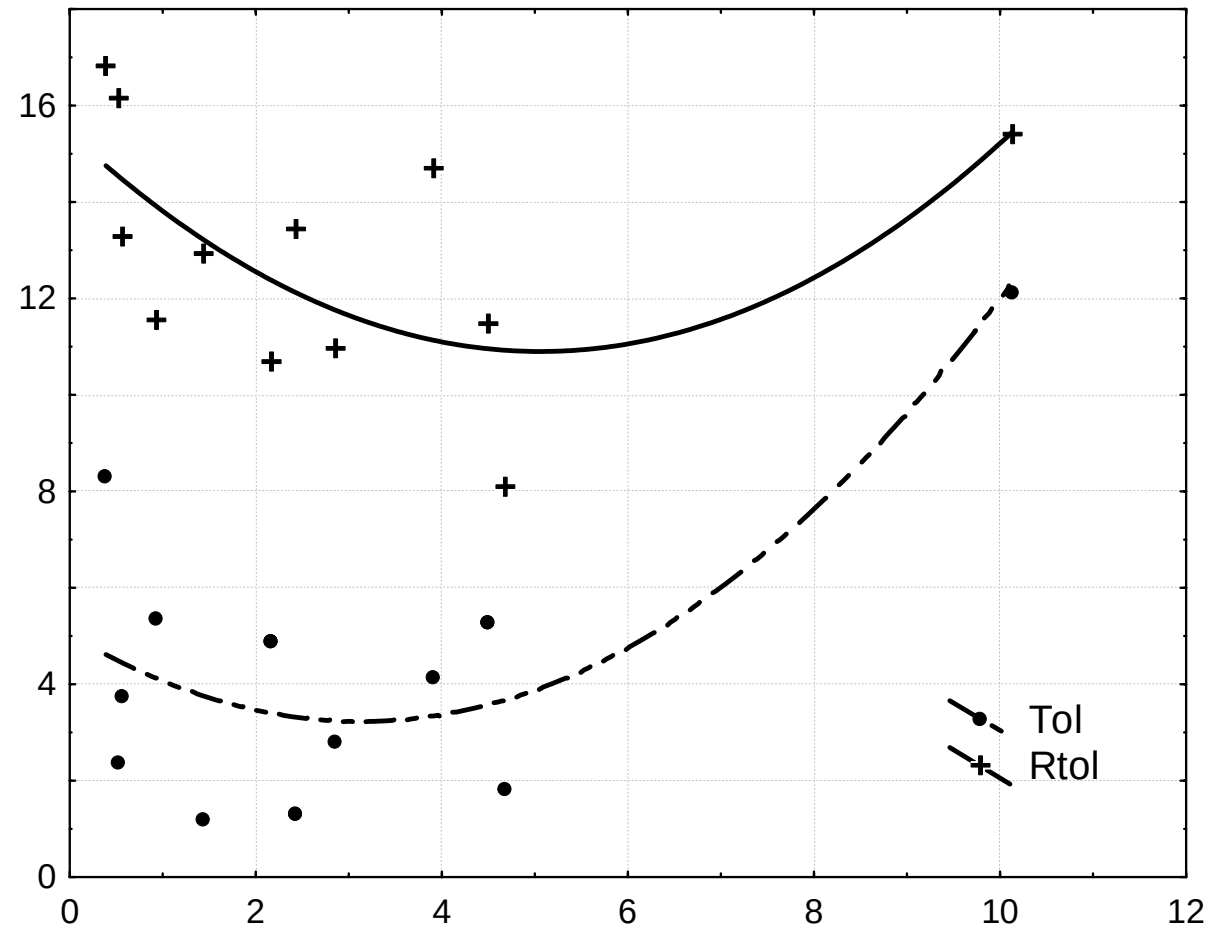


Рис. 6.1. Залежність толерантності (Tol) і залишкової толерантності (Rtol) від маргінальності (індекс ОМІ, вісь абсцисс)

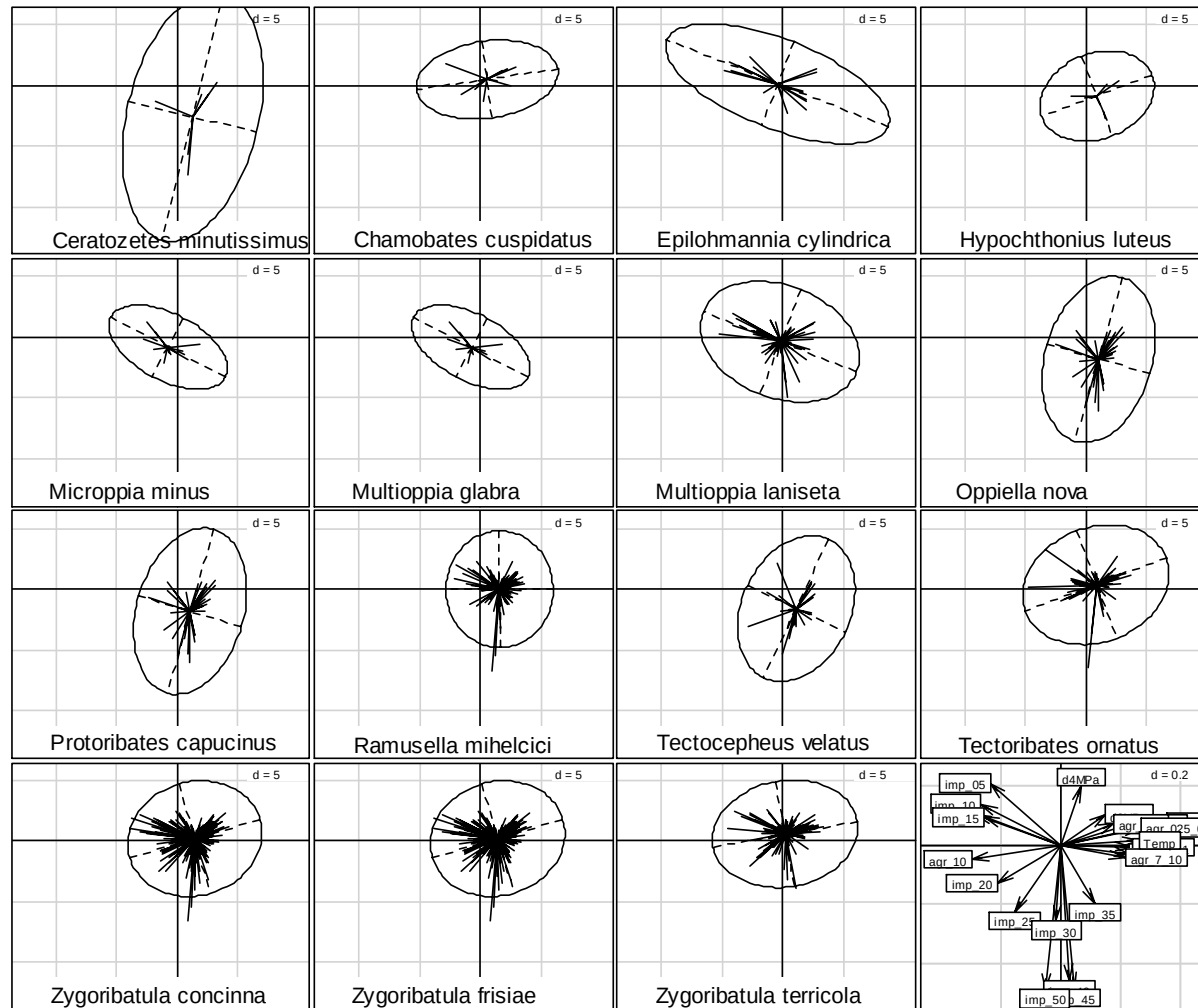


Рис. 6.2. Екологічні ніші панцирних кліщів

Умовні позначки: Координатні осі задані компонентами маргінальності, початок координат – нульова маргінальність; еліпс позначає інерцію екологічної ніші; промені зв'язують центроїд екологічної ніші із сайтами зустрічі виду в просторі маргінальності угруповання; у правому нижньому куті – нормовані ваги екологічних змінних.

Таким чином, угруповання орибатид сільськогосподарського поля чуйно реагують на агрегатну структуру ґрунту й пов'язану з нею варіабельність твердості ґрунту у верхньому ґрунтовому шарі, а також на мінливість твердості на глибині 25–50 см.

Між головними компонентами, отриманими при аналізі змінні середовища й осями маргінальності, існує добра відповідність (рис. 6.3). Це свідчить про те, що тренди мінливості просторової організації ґрунту знаходять своє відбиття в екологічній структурі угруповання панцирних кліщів.

При виборі індикатора відповідного тренда мінливості навколишнього середовища ми виходимо з того, що вид-індикатор повинен реагувати більшою мірою тільки на одну з головних компонент, що цей тренд описує. Так, гарними індикаторами головної компоненти 1 є такі види, як *Ramusella mihelcici*, *Zygoribatula concinna* і *Zygoribatula frisiae*. Однозначна індикація компоненти 2 викличе певні труднощі, тому що високі значення (по модулю) координат видів по компоненті 2 завжди сполучені з високими значеннями по компоненті 1.

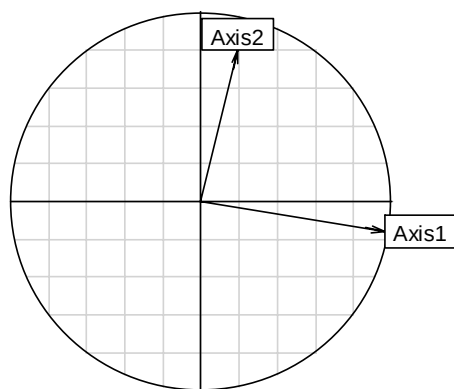


Рис. 6.3. Зв'язок між осями перших двох головних компонент, одержаних при аналізі екологічних змінних (координатні осі), і осями маргінальності угруповання орибатид (Axis 1 и Axis 2)

Це цілком закономірно, тому що компонента 2 залежить від динаміки твердості ґрунту на глибині 25–50 см. Тварини в дослідженні були відібрані із шару ґрунту 0–10 см, тому особливості структури угруповань орибатид у верхньому ґрунтовому шарі тільки опосередковано можуть реагувати на процеси, що відбуваються значно глибше в ґрунті. З іншого боку, такий результат ілюструє значну трансформацію екологічних умов у ґрунті при підвищеній твердості ґрунту на глибині (так називана плужна підшва). Аналіз координат видів у просторі як маргінальності, так і головних компонент, підтверджує цей висновок (табл. 6.4).

Таблиця 6.4

Координати видів у просторі маргінальності й головних компонент, отриманих при аналізі екологічних факторів

Вид	Осі маргінальності		Головні компоненти	
	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

Високі позитивні координати по компоненті 1 і високі по модулю негативні по компоненті 2 виділяють групу індикаторів якості ґрунту. Види цієї індикаторної групи зустрічаються в умовах високого рівня ґрунтової структури й низької твердості ґрунту в товщі 0–50 см. До складу групи входять *Hypochthonius luteus*, *Ceratozetes minutissimus*, *Protoribates capucinus*, *Tectocephus velatus* (неспеціалізовані форми), *Oppeia nova* (мешканці дрібних ґрунтових шпар).

Індикаторами негативних умов, які виникли внаслідок порушення ґрунтової структури, що виражається в збільшенні її грудкуватості, є види *Microppia minus* (глибокоґрунтові форми) і *Multioppia glabra* (мешканці дрібних ґрунтових шпар).

Просторова картина мінливості осей маргінальності вказує на зооіндикаційні оцінки якості ґрунту в межах вивчених полігонів (рис. 6.4). Аналіз даних, наведених на рисунку 4, свідчить про те, що високі значення осі 1 зосереджені в південній частині полігону, а більш низькі, відповідно, у північній. Слід зазначити, що південна частина полігона безпосередньо примикає до лісосмуги. Тому встановлений тренд як едафічних умов, так і структури населення орибатид, можна інтерпретувати як екотонний ефект, що виникає на краю поля на границі зі штучним лісовим насадженням. Карта відображає характер трансформації структури комплексу панцирних кліщів у просторі під впливом лісового насадження та довжину екотонного ефекту. Вісь 2 не відбиває впливу екотонного ефекту та очевидно є результатом просторової неоднорідності ґрунту в межах досліджуваної ділянки.

У західній центральній частині ділянки виділяється локус із підвищеним значенням осі 2, а в східній південній і східній північній – зі зниженим. Як було відзначено раніше, низькі значення осі 2 указують на несприятливі ґрунтові умови з погляду агрегатної структури.

Таким чином, візуально однорідне сільськогосподарське поле в дійсності виявляється гетерогенним середовищем перебування для ґрунтових тварин. Просторова неоднорідність ґрунтового покриву накладається на строкатість екологічних умов, викликану біогеоценотичними взаємодіями у формі екотонного ефекту.

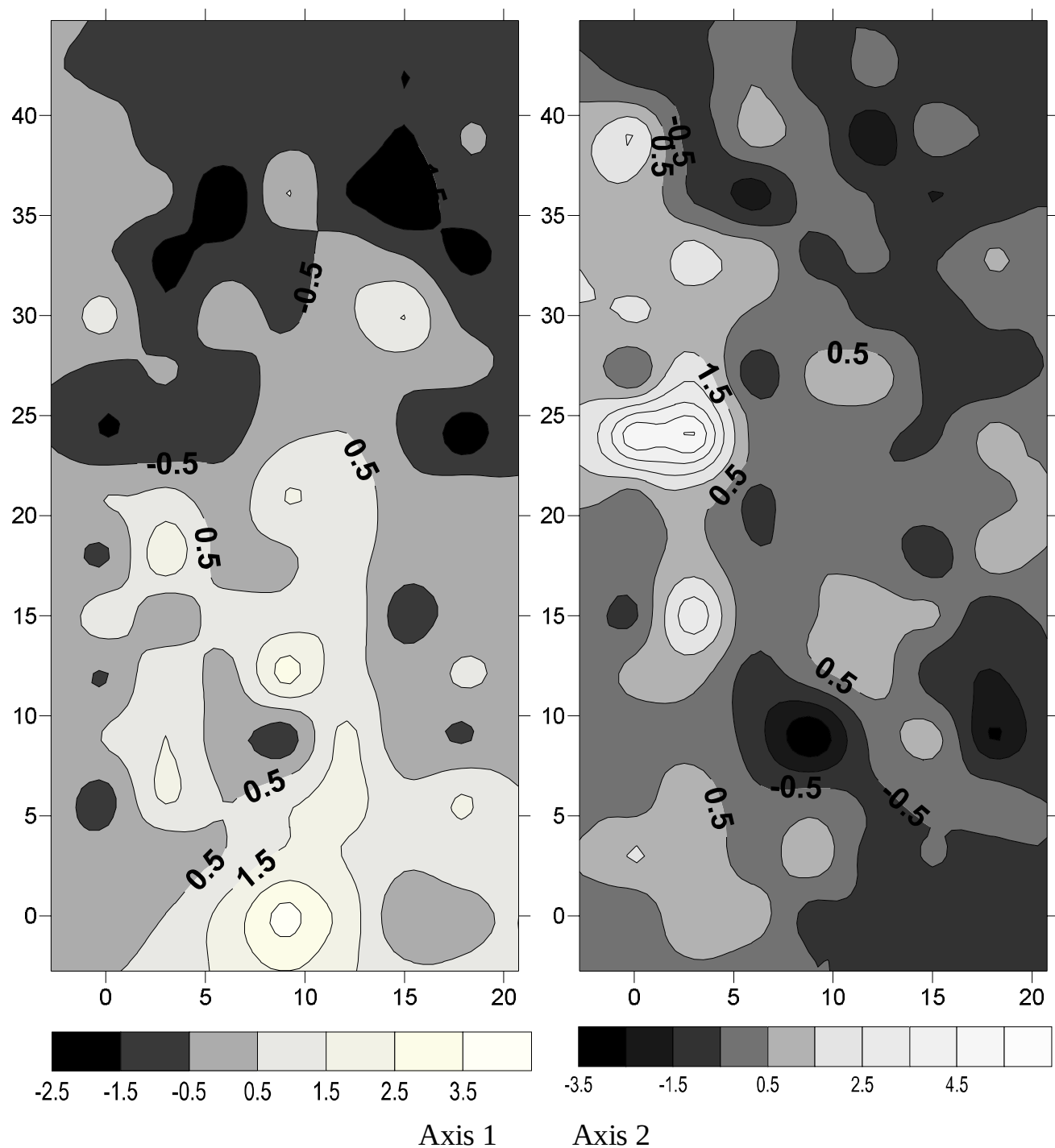


Рис. 6.4.Просторова мінливість осей маргінальності

Механічний обробіток ґрунту сільськогосподарського поля, головною метою якої є вирівнювання фізичних властивостей ґрунту й приведення їх до оптимального для вирощування сільськогосподарських культур, у реальності є сильним чинником гетерогенізації едафічних умов. Ґрунтові тварини реагують на зміни ґрунтових властивостей, внаслідок чого відбувається істотна перебудова структури населення й формування паттернів просторової неоднорідності. Одним

із трендів трансформації угруповань орибатид є спрощення їхньої екологічної структури. Так, нами встановлено, що 69,61 % орибатид належать до однієї життєвої форми – вторино неспеціалізовані. У результаті розорювання горіхувато-зерниста структура цілиного степу перетворюється в пиловато-комковату або пиловато-грудкувату структуру ґрунту сільгоспугідь [334]. Наслідком трансформації агрегатної структури є істотна зміна водно-повітряних режимів у ґрунті, що безпосередньо впливає на тваринне населення. Фактор гетерогенності ґрунтової структури й твердості істотно диференціює угруповання орибатид. Значна частина видів панцирних кліщів надає перевагу мікростаціям із кращою в агрономічному сенсі структурою. Агрономічна цінність структури, насамперед, обумовлена оптимальним співвідношенням агрегатної й міжагрегатної порозності, що сприятливо позначається на рості кореневих систем рослин. Очевидно, сприятливі фізичні умови й чисельність кореневих систем рослин як постачальника мертвої органіки є механізмами впливу на ґрунтових орибатид.

Постійний вплив сільськогосподарських агрегатів призводить до ущільнення ґрунту агроценозів [96]. Поверхнева оранка дозволяє досягти зменшення ущільнення верхніх шарів, нижче яких виникає плужна підшва. Плужна підшва є водоупором і непереборною границею для росту рослин і вертикальної міграції тварин. Водотривкі властивості призводять до значного горизонтального перерозподілу вологи як у товщі ґрунту, так і на його поверхні, що збільшує просторову гетерогенність агроземів [335].

Важливим результатом варто вважати високий рівень детермінованості структури угруповань орибатид едафічними факторами, що спричиняє індикаційну цінність цієї групи тварин. Структура населення панцирних кліщів, відібраних з поверхневих шарів, є індикатором едафічних властивостей на набагато більшій глибині ґрунту. Серед орибатид виділений комплекс індикаторів позитивних агрономічних властивостей ґрунту та, що особливо важливо, негативних агрономічних властивостей (плужна підшва й несприятлива агрегатна структура).

6.3. Ординація угруповання панцирних кліщів

Метою нашого дослідження є виділити ніша-структуровані та нейтральні складові, які визначають просторову варіабельність угруповання орибатид сільськогосподарського поля. Результати цього дослідження опубліковані в нашій роботі [174].

Видовий склад, чисельність, життєві форми, індекси домінування й екологічного різноманіття досліджуваного угруповання панцирних кліщів сільськогосподарського поля представлені в табл. 6.5.

Орибатиди є типово ґрунтовими мешканцями, тому едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання орибатид (табл. 6.6). Для вивченої ділянки поля характерно монотонне збільшення твердості з ростом глибини аж до шару 40–45 см. Твердість змінюється від 0,47 (шар 0–5 см) до 2,82 МПа (шар 40–45 см). Орибатиди відібрані тільки із шару 0–10 см, однак не можна виключати вплив властивостей більш глибоких шарів на угруповання панцирних кліщів. Панцирні кліщі здійснюють вертикальні міграції, а твердість ґрунту залежить від структури порового простору, по якому відбуваються міграції. Вплив може бути непрямим, тому що твердість ґрунту може впливати на перерозподіл вологи.

При наявності плужної підшви (шаруючи з різким зростанням твердості) сильно змінюється швидкість інфільтрації води, що також може призводити до різкого росту змісту вологи у верхньому ґрунтовому шарі до стану повної вологоємності при інтенсивних опадах. При повній вологоємності в ґрунті втримується тільки затиснене повітря, а умови в цілому в ґрунті є анаеробними, що несприятливо позначається на життєдіяльності ґрунтових мешканців.

Коефіцієнт варіації твердості має складну динаміку по профілю ґрунту. В шарі 0–5 см цей показник дорівнює 29,55 %, у наступному шарі коефіцієнт варіації знижується до 25,50 %, після чого спостерігається зростання варіабельності твердості ґрунту до локального максимуму в шарі 15–20 см, що становить 43,39 %.

Видовий склад і чисельність угруповання орибатид

№	ЖФ	ВИД	Чисельність / Індекс домінування, %
1	ГФ	<i>Epilohmannia cylindrica cylindrica</i> (Berlese, 1904)	128–23,36% D
2	НФ (в)	<i>Ceratozetes minutissimus</i> Willmann, 1951	4–0,73% SR
3	НФ (в)	<i>Protoribates capucinus</i> (Berlese, 1908)	177–32,3% D
4	ЖТП	<i>Rhysotritia ardua affinis</i> Sergienko, 1989	21–3,083% R
5	НФ (в)	<i>Zygoribatula terricola ucrainica</i> Iordansky, 1990	16–2,92% R
6	ГФ	<i>Micropia minus</i> (Paoli, 1908)	27–4,93 SD
7	ЖМПС	<i>Medioppia obsoleta</i> (Paoli, 1908)	56–10,22 SD
8	ЖМПС	<i>Anomaloppia chitinofincta</i> (Kulijew, 1962)	77–14,05 SD
9	ГФ	<i>Papilacarus akimovi</i> Sergienko, 1992	2–0,36 SR
10	ЖМПС	<i>Ramusella clavipectinata</i> (Mihelcic, 1885)	9–1,64 R
11	ЖМПС	<i>Ramusella mihelcici</i> (Perez-Inigo, 1965)	8–1,46 R
12	НФ (п)	<i>Hypochthonius luteus luteus</i> Oudemans, 1917	3–0,55 SR
13	ЖМПС	<i>Subiasella quadrimaculata</i> (Evans, 1952)	2–0,36 SR
14	НФ (в)	<i>Zygoribatula frisiae</i> (Oudemans, 1900)	6–1,09 SR
15	ЖМПС	<i>Lauroppia neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	1–0,18 SR
16	НФ (в)	<i>Tectoribates ornatus</i> (Schuster, 1958)	2–0,36 SR
17	НФ(п)	<i>Sphaerochthonius dilutus</i> Sergienko, 1991	1–0,18 SR
18	НФ (в)	<i>Chamobates cuspidatus</i> (Michael, 1884)	2–0,36 SR
19	НФ (в)	<i>Zygoribatula exarata</i> Berlese, 1917	8–1,46R
20	НФ (в)	<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	1–0,18 SR
21	ЖМПС	<i>Oppia krivolutskyi</i> Kulijew, 1966	3–0,55 SR
Кількість проб			105
Загальна чисельність (екз.)			548
Кількість видів			21
Щільність (екз./м ²)			2088
Індекс Шеннона			1,97
Індекс Пієлу			0,68
Індекс Сімпсона			5,17
Індекс Маргалефа			2,69
Індекс Менхініка			0,76
Індекс Бергера-Паркера			3,09

Примітки: 1. E – еудомінант (>40%), D – домінант (12,5–39,9%), SD – субдомінант (4,0–12,4%), R – рецедент (1,3–3,9%), SR – субрецедент (<1,3%) (Engelmann, 1978). 2. ЖПП – жителі поверхні ґрунту, ЖТП – жителі товщі підстилки, ЖДПШ – жителі дрібних ґрунтових шарів, ГФ – глибокоґрунтові форми, НФ (п) – первинно неспеціалізовані форми, НФ (в) – вторинно неспеціалізовані форми.

Після локального максимуму спостерігається монотонне зниження коефіцієнта варіації твердості ґрунту із глибиною аж до значення 10,76 % на глибині 45–50 см.

Твердість також регулює глибину проникнення коренів рослин у ґрунт. Для багатьох видів рослин граничною є твердість ґрунту 3 МПа. Глибина проникнення коренів є глибиною залучення рослинної органіки в ґрунт. Очевидно, що просторове розміщення сапротрофних орибатид також регулюється твердістю ґрунту. У цьому сенсі особливе значення має такий показник, як глибина виникнення граничної твердості ґрунту (у нашому випадку це 2 і 3 МПа). Твердість 2 МПа в середньому виникає із глибини 31,17 см, а твердість 3 МПа – з 48,11 см. Агрегатна структура має безумовне значення у формуванні екологічного простору орибатид. Мікроагрегати співрозмірні з розмірами панцирних кліщів. Проведений аналіз дозволив установити, що переважною фракцією в агрегатній структурі ґрунту полігону є макроагрегати (агрегати розміром більше 10 мм). Їхня частка у середньому становить 38,59 %, що визначає відносно низький рівень структурності ґрунту – коефіцієнт структури становить 1,75. Другою по значимості фракцією є агрегати розміром 1–3 мм (належать до категорії мезоагрегатів, є агрономічно цінними). Вони становлять 21,90 % від загальної суми. Найменшою варіабельністю характеризуються агрегати розміром 3–5 і 5–7 мм (19,69 і 19,21 % відповідно). Найбільший коефіцієнт варіації характерний для мікроагрегатів і становить 72,54 %.

Електропровідність і температура ґрунту тісним чином залежать від умов вологості ґрунту. Температура є очевидним екологічним фактором, що визначає швидкість протікання хімічних процесів у ґрунті й інтенсивність метаболізму в живих організмах. Електропровідність у досліджуваній ділянці склала 0,68 дСм/см, що свідчить про відсутність явищ засолення. Температура ґрунту в момент відбору проб у середньому склала 12,15°C.

Дисперсійний аналіз свідчить про достовірний характер впливу факторів середовища на структуру угруповання, яка охарактеризована за допомогою канонічного аналізу відповідностей ($F = 2,28$, $p = 0,005$) (рис. 6.5).

Таблиця 6.6

Детермінанти екологічного простору орибатид

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %
		– 95 %	+ 95 %	
Твердість ґрунту на глибині, МПа				
0–5 см	0,47	0,44	0,50	29,55
5–10 см	0,49	0,47	0,52	25,50
10–15 см	0,59	0,55	0,63	32,04
15–20 см	0,86	0,79	0,94	43,39
20–25 см	1,30	1,21	1,40	36,92
25–30 см	1,92	1,80	2,03	31,26
30–35 см	2,40	2,30	2,50	20,78
35–40 см	2,59	2,51	2,66	15,43
40–45 см	2,82	2,75	2,89	13,41
45–50 см	2,62	2,56	2,67	10,76
Глибина (у см), з якої починається твердість ґрунту				
2 МПа	31,17	30,17	32,17	16,61
3 МПа	48,11	46,32	49,90	19,25
Агрегатна структура шару ґрунту 0–10 см (в %)				
Агрегати > 10 мм	38,59	36,04	41,13	34,13
Агрегати 7–10 мм	10,59	10,09	11,10	24,53
Агрегати 5–7 мм	8,66	8,34	8,98	19,21
Агрегати 3–5 мм	12,16	11,69	12,62	19,69
Агрегати 1–3 мм	21,90	20,56	23,24	31,70
Агрегати 0,5–1 мм	3,57	3,18	3,97	57,00
Агрегати 0,25–0,5 мм	3,00	2,62	3,38	64,77
Агрегати < 0,25 мм	1,53	1,31	1,74	72,54
КС	1,75	1,58	1,92	50,52
Фізичні властивості				
Електропровідність, дСм/см	0,68	0,65	0,72	26,99
Температура шару ґрунту 5–7 см, °С	12,15	11,87	12,44	12,02

Структура й твердість ґрунту є найважливішими аспектами середовища, які структурують угруповання орибатид. Сайти з найбільш структурним ґрунтом надають перевагу такі види, як *Ceratozetes minutissimus* і *Ramusella clavipectinata*. Навпроти, у локалітети, де частка грудкуватої фракції найбільша, маркують *Zygoribatula terricola ucrainica* і *Ramusella mihelcici*. З показників твердості найбільше значення для угруповань орибатид на досліджуваній ділянці має твердість на глибинах 15–20, 20–25 і 25–30 см. Ділянки з підвищеною твердістю на зазначених глибинах маркуються такими панцирними кліщами, як *Papilacarus akimovi* і *Tectocephus velatus*. Канонічний аналіз відповідностей добре проявляє себе при наявності чітко виділеного градієнта. У ситуації з наявністю зони оптимуму, що припускає нелінійність відгуку угруповання на дію факторів, цей підхід дає некоректні результати, що проявляється в ефекті «підкови». Детрендовий аналіз позбавлений цього недоліку. Він дозволив виявити роль електропровідності в структуруванні угруповання орибатид. Такі види, як *Subiasella quadrimaculata* і *Ceratozetes minutissimus* характеризуються наявністю зони оптимуму в межах досліджуваного полігона. Детрендовий аналіз відповідностей також свідчить про важливу роль структури й твердості ґрунту в формуванні угруповання орибатид.

Для ординації угруповання орибатид було використане неметричне багатовимірне шкалювання, що вважається однією з найкращих і робастних процедур непрямой ординації [675]. Під робастністю розуміється здатність методу давати надійні результати навіть тоді, коли порушуються припущення, що лежать у його основі. Неметричне шкалювання може застосовуватися для ситуацій з будь-яким характером відгуку угруповань живих організмів на фактори навколишнього середовища. Однак застосування цього методу сполучено з деякими особливостями. Насамперед, це вибір матриці вимірів зв'язку між об'єктами. Відомий широкий перелік вимірів зв'язку й залежно від вибору результат проведеного аналізу може сильно розрізнятися. Крім того, розрахункова процедура виконання неметричного шкалювання є ітераційною без гарантованого збіжного вирішення.

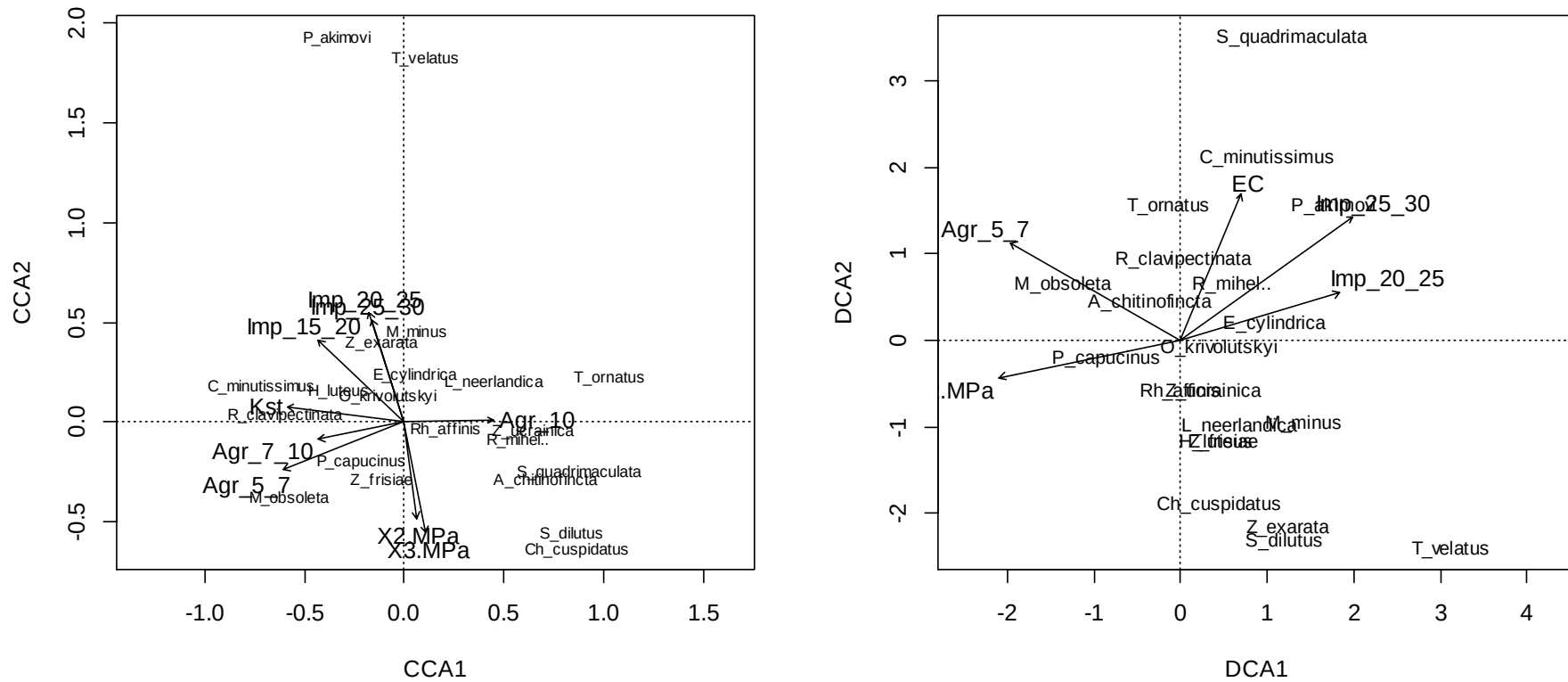


Рис. 6.5. Ординація угруповання орибатид методом канонічного аналізу відповідностей (ліворуч) і детрендового аналізу відповідностей (праворуч).

Це значить, що користувач повинен розглянути кілька альтернативних результатів і деяким чином розпізнати й вибрати краще рішення. Рішення для кожного числа вимірів не є підмножиною вирішення більшої розмірності, тобто є в деякому сенсі самостійним варіантом ординації угруповання.

Для визначення кращої метрики розбіжності-подібності можна виходити із припущення про те, що отримана на її основі матриця повинна характеризуватися найбільшою ранговою кореляцією з факторами зовнішнього середовища. Вибір був зроблений серед наступних метрик: евклідова, манхеттенівська, Гувера, Брея-Куртиса, Кульчинського, Морісіта, Горна-Морісіта, біноміальна, Као, Жаккара, Маунфорда, Рауп-Кріка, Канберра, Чао.

Попереднє перетворення експериментальних даних також впливає на результати аналізу [621]. Поряд з безпосереднім використанням отриманих даних практикуються такі форми перетворення, як витяг логарифма або кореня квадратного, хі-квадрат перетворення, трансформація Хеллінджера й вісконсіанська трансформація.

У таблиці 6.7 наведені результати обчислення кореляції Спірмена з матрицями дистанцій між сайтами відбору проб, установленими за видовою структурою угруповань орибатид і матрицями дистанцій, знайденими на основі факторів навколишнього середовища.

Аналіз отриманих даних свідчить про те, що найбільшою кореляцією з факторами середовища характеризується матриця на основі метрики Гувера без попередньої трансформації даних. Однак, ієрархічний кластерний аналіз даних на основі цієї метрики дає дуже незбалансоване рішення: для п'яти кластерів гнітюча кількість видів належить до одного кластера, а три кластери представлені одним видом. Аналогічні рішення отримані й для інших метрик (Евклідової, Брея-Куртиса й деяких інших) (рис. 6.6).

Для метрики Раупа-Кріка кластерне рішення можна визнати найбільш збалансованим: розподіл кількості видів по п'ятьох виділених кластерах є найбільш вирівняним із всіх кластерних рішень, отриманих для різних метрик.

Таблиця 6.7

Коефіцієнти рангової кореляції Спирмена матриць вимірів розбіжності-подоби й змінні
навколишні середовища (нормовані до 1)

Метрика	1	2	3	4	5	6
Евклідова	0,05	0,03	0,05	0,02	0,06	0,04
Манхеттенівська	0,05	0,06	0,07	0,05	0,08	0,05
Гувера	0,14	0,04	0,13	0,09	0,07	0,12
Брея-Куртиса	0,04	0,06	0,06	0,04	0,06	0,05
Кульчинського	0,03	0,06	0,06	0,04	0,07	0,04
Горна-Морісіта	–0,01	0,08	0,02	0,02	0,07	0,00
Біноміальна	0,10	0,10	0,10	0,10	0,10	0,10
Као	0,04	–0,03	0,05	0,00	0,05	0,04
Жаккара	0,04	0,06	0,06	0,04	0,06	0,05
Маунфорда	0,09	0,09	0,09	0,09	0,09	0,09
Раупа-Крика	0,09	0,09	0,09	0,10	0,09	0,09
Канберра	0,07	0,05	0,08	0,07	0,06	0,08
Чао	0,02	0,07	0,04	0,05	0,07	0,03

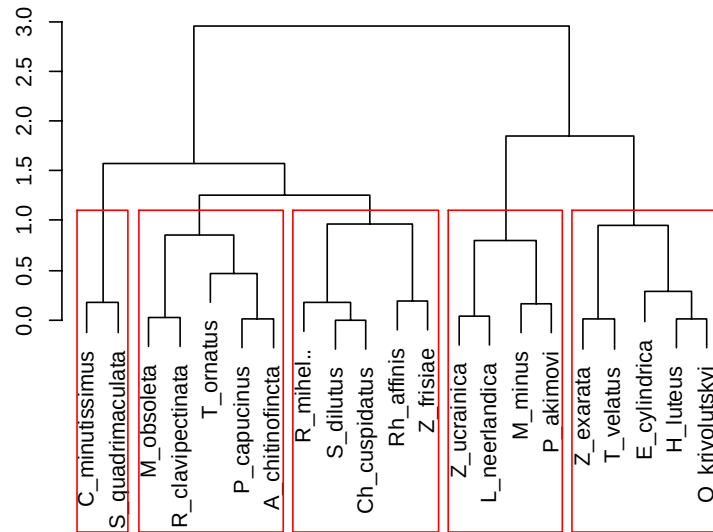
Умовні позначки: 1 – дані по чисельності видів не трансформовані; 2 – після вісконсіанської трансформації; 3 – витягнутий корень квадратний; 4 – перетворення Хеллінджера; 5 – хі-квадрат; 6 – логарифмування; напівжирним виділені максимальні значення по стовпцю.

Кореляція з факторами середовища матриці, отриманої на основі метрики Раупа-Кріка нижча, ніж найкраще значення для метрики Гувера, але на відміну від останньої, кореляція є більш стабільною, тому що практично з усіма варіантами попереднього перетворення даних ця метрика показує високі значення кореляції. Таким чином, для проведення процедури багатовимірного шкалювання були обрані метрика Гувера, так як дає найбільшу кореляцію з факторами середовища й метрика Раупа-Кріка з попереднім перетворенням Хеллінджера вихідних даних, так як дає збалансоване кластерне рішення.

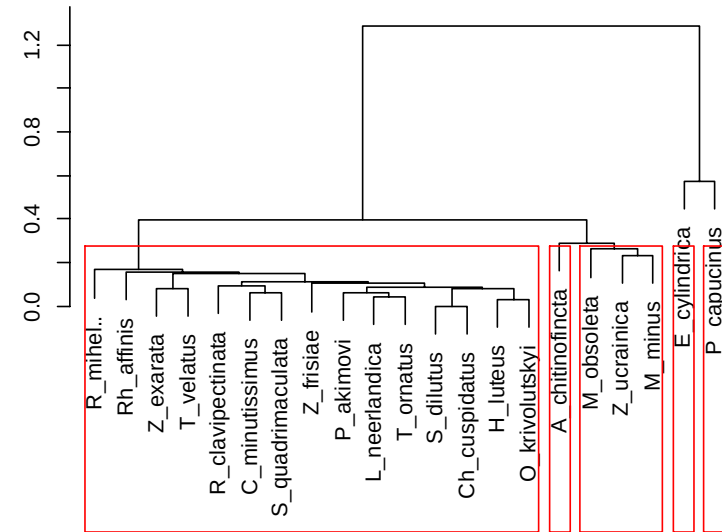
Багатовимірне шкалювання дозволяє в просторі меншої розмірності відобразити вихідний багатовимірний масив даних. Питання про кількість вимірів може бути вирішене шляхом оцінки швидкості зміни стресу при збільшенні кількості вимірів. Стрес є мірою точності відображення вихідних даних у просторі меншої розмірності. Якщо при збільшенні кількості вимірів зменшення стресу відбувається повільно, то такий приріст кількості не дає істотного поліпшення якості відображення. Таким чином, різкий перегин кривої стрес-кількість вимірів може вказувати на оптимальну кількість вимірів. Чіткість перегину підсилюється, якщо використати диференціальний стрес – різницю значень стресу між сусідніми числами вимірів (рис. 6.7).

Проведені розрахунки свідчать про те, що двовимірний варіант багатовимірного шкалювання достатній для точного відображення вихідного масиву даних про структуру угруповання орибатид як для метрики Гувера, так і Раупа-Кріка, тому що збільшення кількості вимірів вище зазначеного не приводить до істотного приросту точності відображення.

Результати відображення вихідного масиву даних у вимірах, отриманих за допомогою багатовимірного шкалювання, представлені на рисунку 6.8. При детальному розгляді отриманих діаграм можна знайти деякі риси подібності й розбіжності в розміщенні видів у просторі отриманих вимірів. Загальний результат зводиться до наступного.



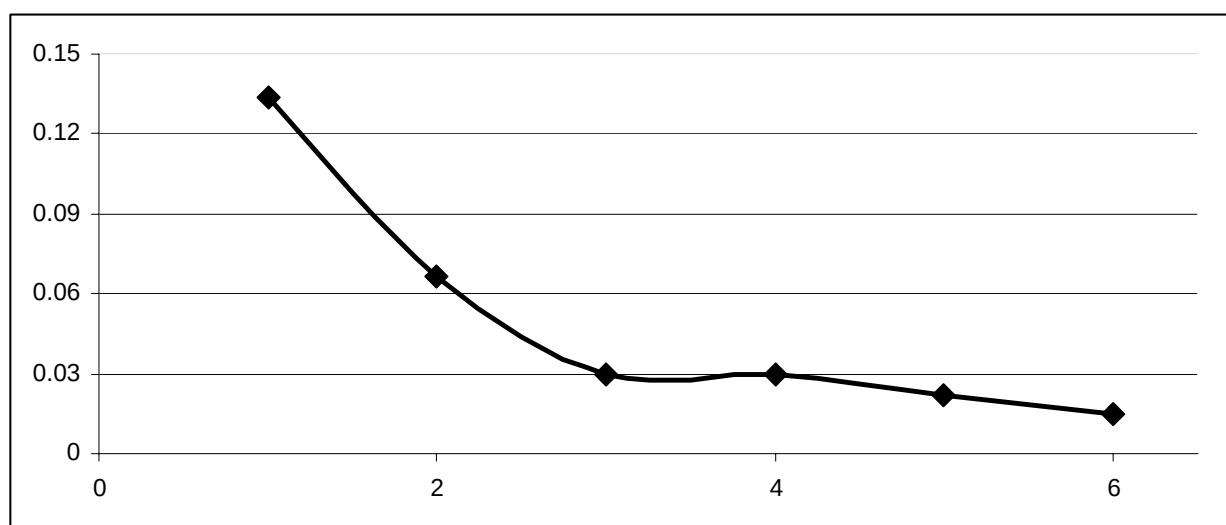
Метрика Раупа-Кріка



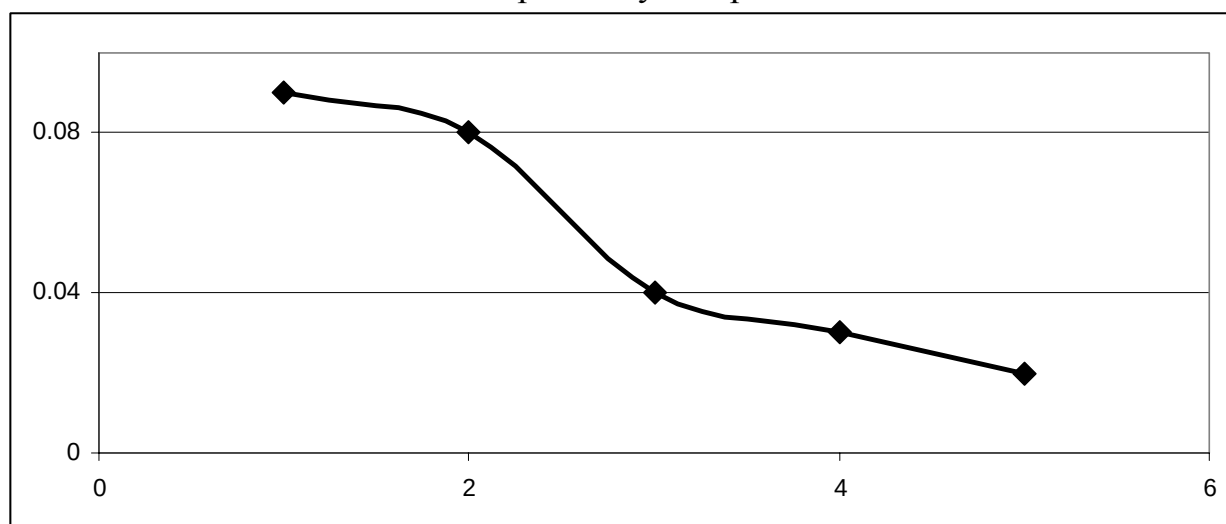
Метрика Гувера

Рис. 6.6. Кластерний аналіз на основі метрик Раупа-Кріка та Гувера (метод Варда). Прямокутниками відзначені рішення, що складаються з 5 кластерів.

Структура ґрунту й пов'язана із цим показником твердість верхніх ґрунтових горизонтів є істотним чинником, що визначає просторову організацію угруповання орибатид.



Метрика Раупа-Кріка

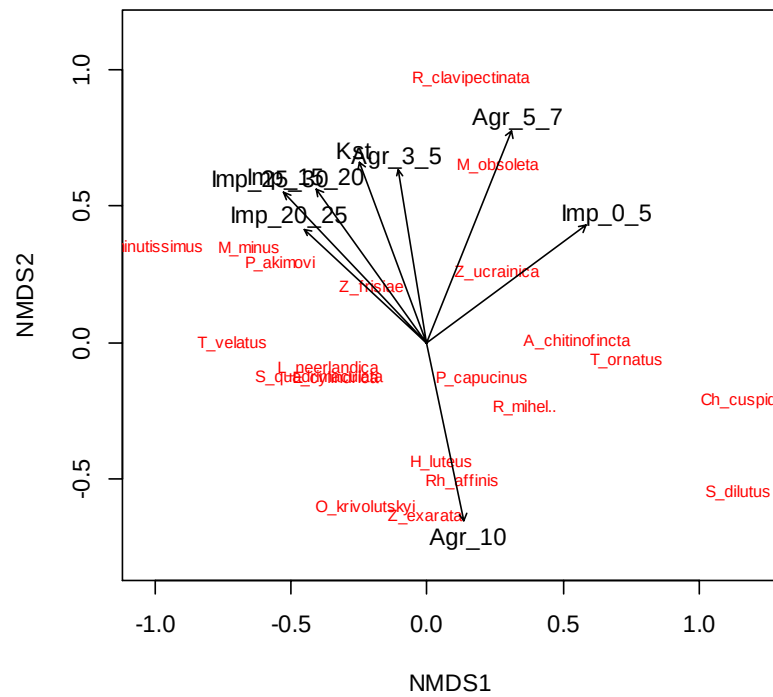


Метрика Гувера

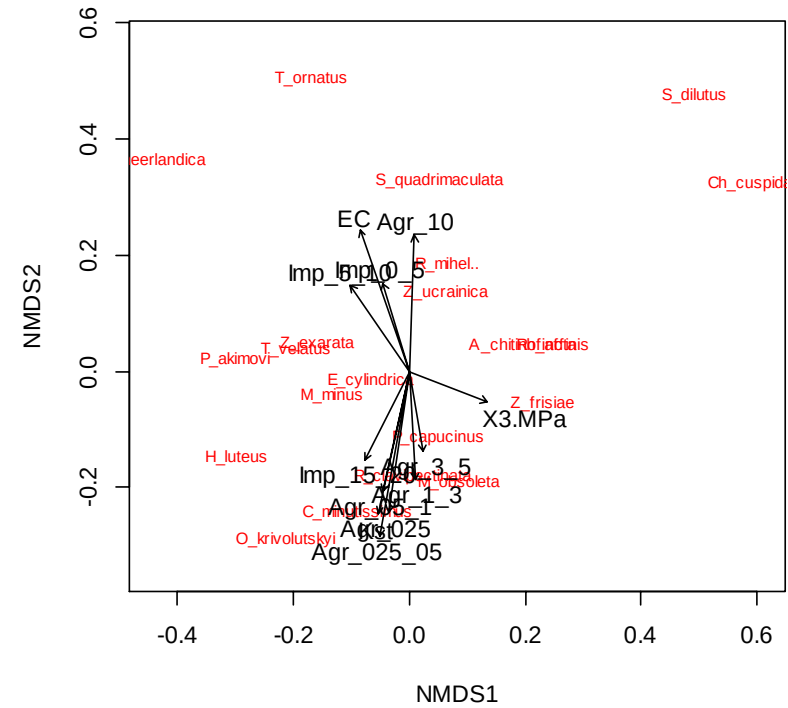
Рис. 6.7. Залежність диференціального стресу від числа вимірів

Умовні позначки: вісь абсцис – кількість вимірів; вісь ординат – диференціальний стрес.

Однак на обох діаграмах едафічні змінні сильно корельовані із другим виміром, а перший вимір відбиває мінливість угруповання орибатид, що не пов'язана з обмірюваними ґрунтовими властивостями. Це дозволяє припустити наявність інших екзогенних факторів, які впливають на угруповання, або наявність нейтральної динаміки (динаміка, що не визначається факторами середовища). Як модель закономірних компонентів просторової динаміки можуть виступати PCNM-змінні.



Метрика Раупа-Кріка



Метрика Гувера

Рис. 6.8. Ординація угруповання орибатид методом багатовимірною шкалювання й фактори середовища, кореляція яких з осями багатовимірною шкалювання достовірна ($p < 0,05$)

Дані перед застосуванням процедури PCNM-аналізу попередньо були піддані трансформації Хелінджера [621], так як вони містять велику кількість проб з відсутніми деякими видами.

6.4. Фракціонування просторової варіації угруповання

Було виділено 55 PCNM-змінних, які відповідали власним числам, що перевищують 1. Ці PCNM-змінні можуть описати 26,86 % мінливості структури угруповання орибатид (знайдено за допомогою функції RsquareAdj пакета vegan). Цей критерій за допомогою процедури прямого вибору дозволив виділити 21 найбільш інформативних для пояснення просторової структури угруповання PCNM-змінних (Додаток 13). Змінні, залишені після прямого вибору, описують 21,38 % мінливості структури угруповання орибатид.

Однією із цілей створення PCNM-аналізу є виявлення просторових паттернів на різних просторових рівнях. Зі збільшенням порядку PCNM-змінних збільшується детальність відображення просторових паттернів від глобального тренда, які відбивають перші змінні, до детальних особливостей, які відбиваються наступними змінними. Немає загального правила, за допомогою якого можна визначити, де саме проходить границя між широким, середнім і детальним масштабом відображення просторових паттернів.

Можна ґрунтуючись на даних, представлених на рисунку 1 візуально виділити три групи масштабних рівнів. Ґрунтуючись на цьому прийомі ми віднесли до категорії широкомасштабних 2, 4, 5, 10, 12, 13, 14 PCNM-змінні, до категорії середньомасштабних – 16, 20, 25, 26, 27, 29, 31 і до категорії детальномасштабних – 36, 39, 41, 43, 46, 54, 55. Для кожної підмножини PCNM-змінних була проведена процедура RDA і виділені канонічні осі, просторова мінливість яких представлена на рисунку 6.9.

Для з'ясування характеру зв'язку канонічних осей, що відображають паттерни просторової мінливості угруповання орибатид на різних просторових рівнях, з факторами середовища, був проведений регресійний аналіз (табл. 6.8).

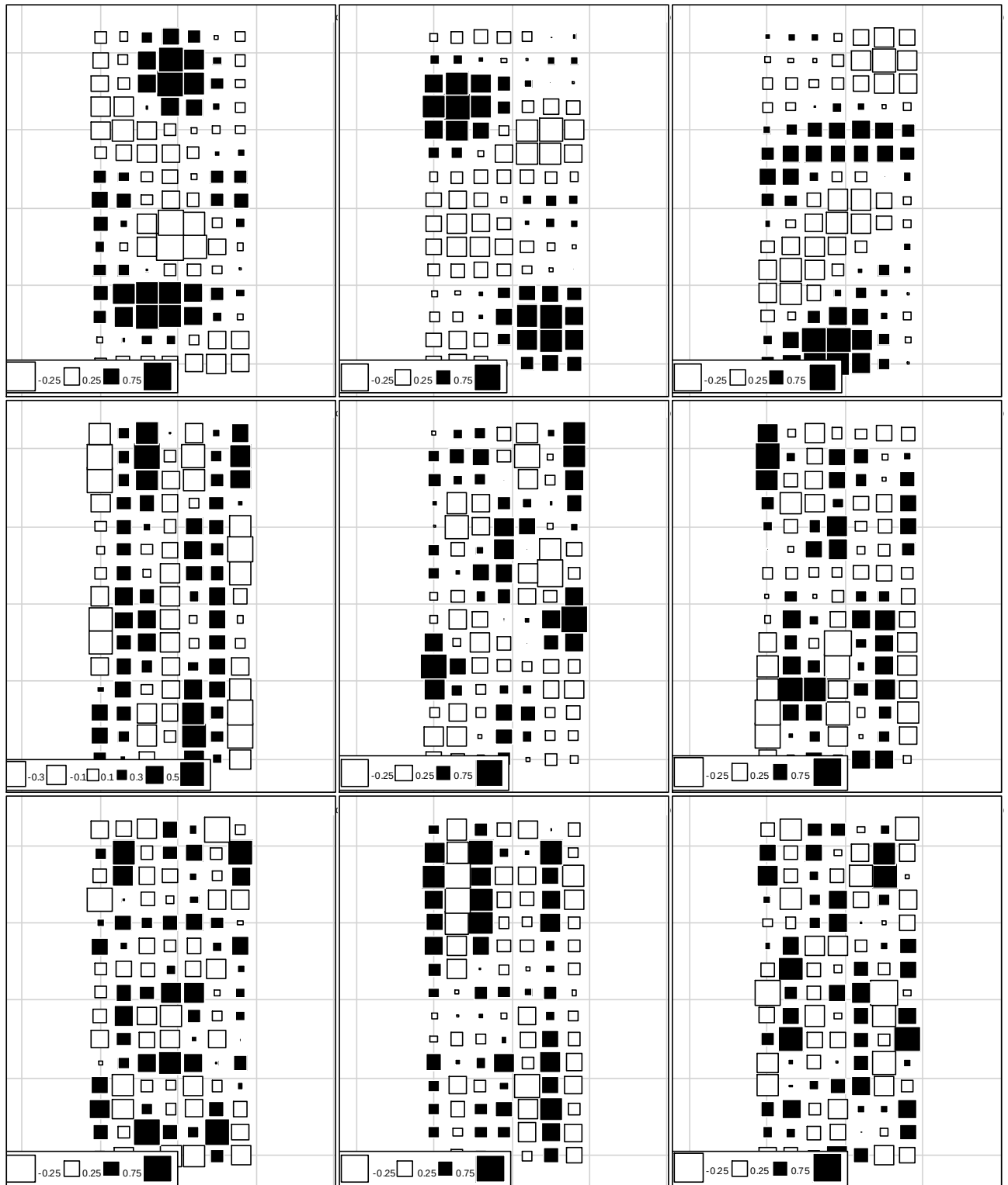


Рис. 6.9. Просторове розміщення канонічних осей 1–3. Верхній ряд – широкомасштабна компонента, середній ряд – середньомасштабна компонента; нижній ряд – детальномасштабна компонента

Регресійний аналіз впливу едафічних характеристик на значення канонічних осей 1-3 PCNM-аналізи
(показані достовірні регресійні коефіцієнти при $p < 0,05$)

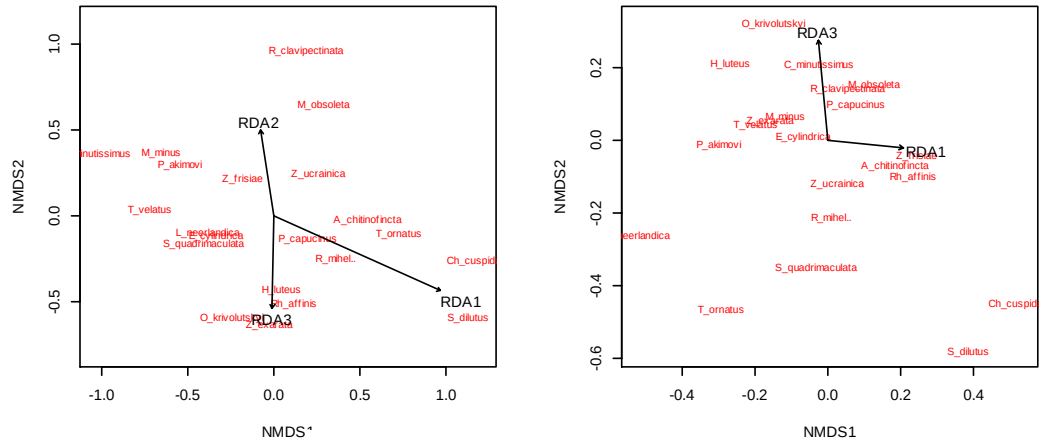
Змінна	Широкий масштаб			Середній масштаб			Детальний масштаб		
	Вісь 1 ($R^2 = 0,15$)	Вісь 2 ($R^2 = 0,22$)	Вісь 3 ($R^2 = 0,30$)	Вісь 1 ($R^2 = 0,28$)	Вісь 2 ($R^2 = 0,16$)	Вісь 3 ($R^2 = 0,18$)	Вісь 1 ($R^2 = 0,19$)	Вісь 2 ($R^2 = 0,23$)	Вісь 3 ($R^2 = 0,15$)
Константа	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Твердість ґрунту на глибині, МПа</i>									
0–5	1,45	–	–	1,39	1,52	–	–	2,10	–
5–10	–	–	–	–	–1,68	–	–	–1,99	–
10–15	–	–	–	1,11	–	–1,25	–	–	–
15–20	–	–	0,58	–	–	0,63	–	–	–
20–25	–	–	–	–	–	–	–	–	–
25–30	–	–	–0,49	–	–	–	–0,39	–	–
30–35	0,40	–	–0,34	0,42	0,36	–	–	0,34	–
35–40	–0,77	–0,68	–	–0,56	–0,94	–	–0,67	–	–
40–45	–	–	–1,06	1,01	–	–	–0,61	–	–
45–50	–	–	1,82	–	–	–1,59	1,62	–	–
<i>Твердість із глибини, см</i>									
2 МПа	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3 МПа	–	–0,02	–	–	–0,02	–	–	0,01	–
<i>Агрегати розміром, мм</i>									
> 10	–	–	–	–	–	5,09	–	–	–
7–10	–	–	–	1,06	–	–	–	–	–
5–7	–	–	–	–	–	2,40	–	1,76	–3,11
3–5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1–3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
0,5–1	–	0,78	–1,09	0,90	–	–	–	–	–
0,25–0,5	–	–	0,90	–	–	–	–	–	–
< 0,25	–	0,75	–	–	–	0,82	–	–	–
K_{st}	–	–	–	–	–	0,88	–	–	–
<i>Електропровідність (ϵC, ∂Cм/см) і температура (Temp, $^{\circ}C$) шару ґрунту 5–7 см</i>									
ϵC	–	–	–0,70	–	–	0,90	–0,73	–	–
Temp	–	–	–0,13	–	–	–	–	–	0,13

У результаті регресійного аналізу встановлено, що найбільшою мірою детермінованими факторами середовища є паттерни просторової мінливості на середньо- (19 значимих регресійних коефіцієнтів) і на широкомасштабному (16 значимих коефіцієнтів) рівнях, тоді як на детальному рівні ступінь детермінованості нижча (12 значимих коефіцієнтів). Значення твердості ґрунту на глибині 0–5, 30–35 і 35–40 см визначають паттерни просторової мінливості структури угруповання орибатид (4, 5 і 5 значимих регресійних коефіцієнтів відповідно). З агрегатних фракцій істотний вплив на орибатид здійснюють фракції розміром 0,5–1 і 5–7 мм. Загальний рівень детермінації PCNM-змінних факторами середовища не великий (значення R^2 регресійних моделей перебувають у діапазоні від 0,15 до 0,30). Це дозволяє припустити істотну роль нейтральних механізмів у формуванні просторової організації угруповання орибатид.

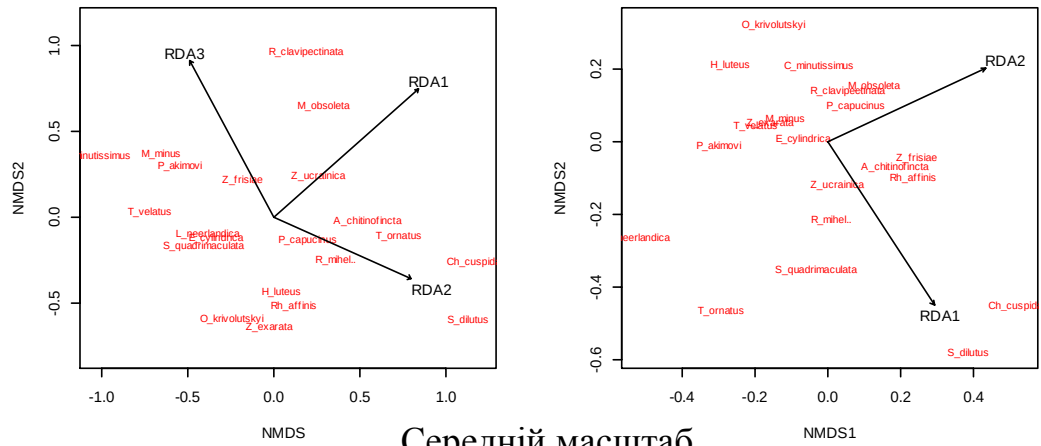
Ординація угруповання орибатид за допомогою багатовимірного шкалювання й значимі канонічні PCNM-осі представлені на рисунку 6.10. Широкомасштабний аспект просторової організації, представлений осями 2 і 3, найбільшою мірою корелює з виміром 2, що свідчить про переважну роль факторів середовища в структуруванні цього типу просторових паттернів. Вісь 1 колінеарна з виміром 1, що свідчить про переважно нейтральний характер формування цього паттерна. Загальний характер закономірностей спостерігається при ординації як за допомогою метрики Раупа-Кріка, так і Гувера.

Середньомасштабний аспект просторової організації обумовлений як ніша-структурованими факторами, так і факторами нейтральної природи, тому що середньомасштабні PCNM-осі корелюють як з виміром 1, так і виміром 2. У детальному масштабі очевидна перевага факторів нейтральної природи.

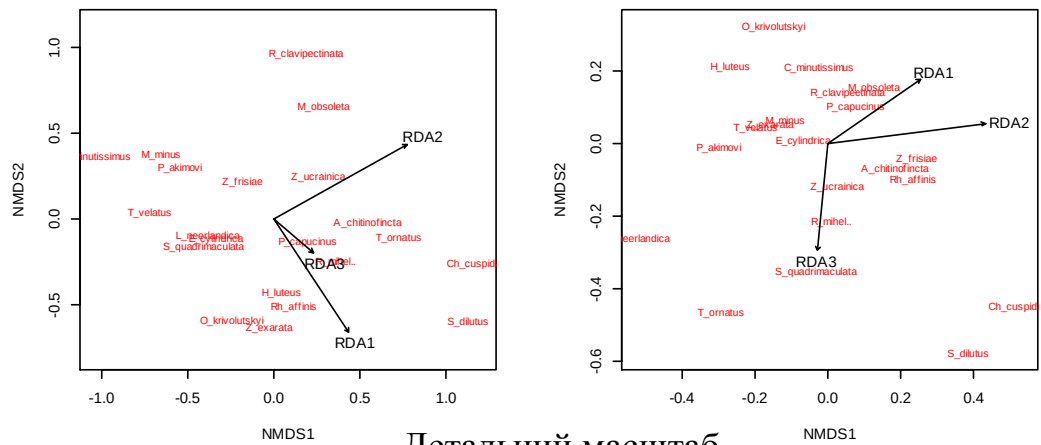
Для фракціонування варіабельності угруповання орибатид PCNM-компоненти були розділені на дві групи: широкомасштабні (2, 4, 5, 10, 12, 13, 14, 16, 20) і детальномасштабні (25, 26, 27, 29, 31, 36, 39, 41, 43, 46, 54, 55).



Широкий масштаб



Середній масштаб



Детальний масштаб

Метрика Раупа-Кріка

Метрика Гувера

Рис.6.10. Ординація угруповання орибатид методом багатовимірною шкалювання й PCNM-змінні, кореляція яких з осями багатовимірною шкалювання достовірна ($p < 0,05$)

Фракціонування варіабельності угруповання орибатид показало, що 31,84 % мінливості може бути пояснене за допомогою едафічних факторів і PCNM-компонент (рис. 6.11). Аналіз показав, що роль тренда несуттєвий у структуруванні угруповання. Це говорить про стаціонарність едафічних умов і структури угруповання орибатид у межах досліджуваного полігона, що закономірно для вирівняної ділянки сільськогосподарського поля після оранки. Роль обмірюваних едафічних факторів (11,28 %) трохи нижча, ніж PCNM-компонент (8,00 і 5,84 % відповідно для широко- і детальномасштабних компонент). Процедура виділення PCNM-компонент така, що вони є незалежними змінними, тому закономірно взаємозв'язку між різними ієрархічними рівнями просторової мінливості не виявлено. Взаємодія між факторами зовнішнього середовища й широкомасштабною компонентою визначає 2,51 % мінливості угруповання орибатид, а з детальномасштабною – 6,50 %.

У роботі Borcard & Legendre [513] було показано, що 12,2 % варіабельності матриці чисельності орибатид може бути пояснена просторовою компонентою. У комплексі просторових компонентів автори виділяють три групи ознак. Це сукупність властивостей середовища, кількісно не охарактеризованих у дослідженні (фізичні й хімічні характеристики, харчові ресурси). Також це антропогенний вплив і процеси, пов'язані з динамікою популяцій, такі як соціальна поведінка або взаємодії хижак-жертва. PCNM-компоненти на різних масштабних рівнях можуть по-різному бути пов'язані з факторами середовища. Широко- і середньо масштабні просторові компоненти можуть бути відбиттям деяких факторів середовища, тоді як детальний рівень більшою мірою пов'язаний з паттернами, викликаними взаємодіями між видами [524]. У нашому дослідженні також спостерігається зниження ролі факторів середовища й збільшення факторів нейтральної природи із широкомасштабного ієрархічного рівня просторової організації до детальномасштабному. Такі процедури ординації угруповань, як канонічних аналіз відповідностей і детрендовий аналіз відповідностей виявилися не здатними диференціювати ніша-структуровану й нейтральну компоненти мінливості угруповання орибатид.

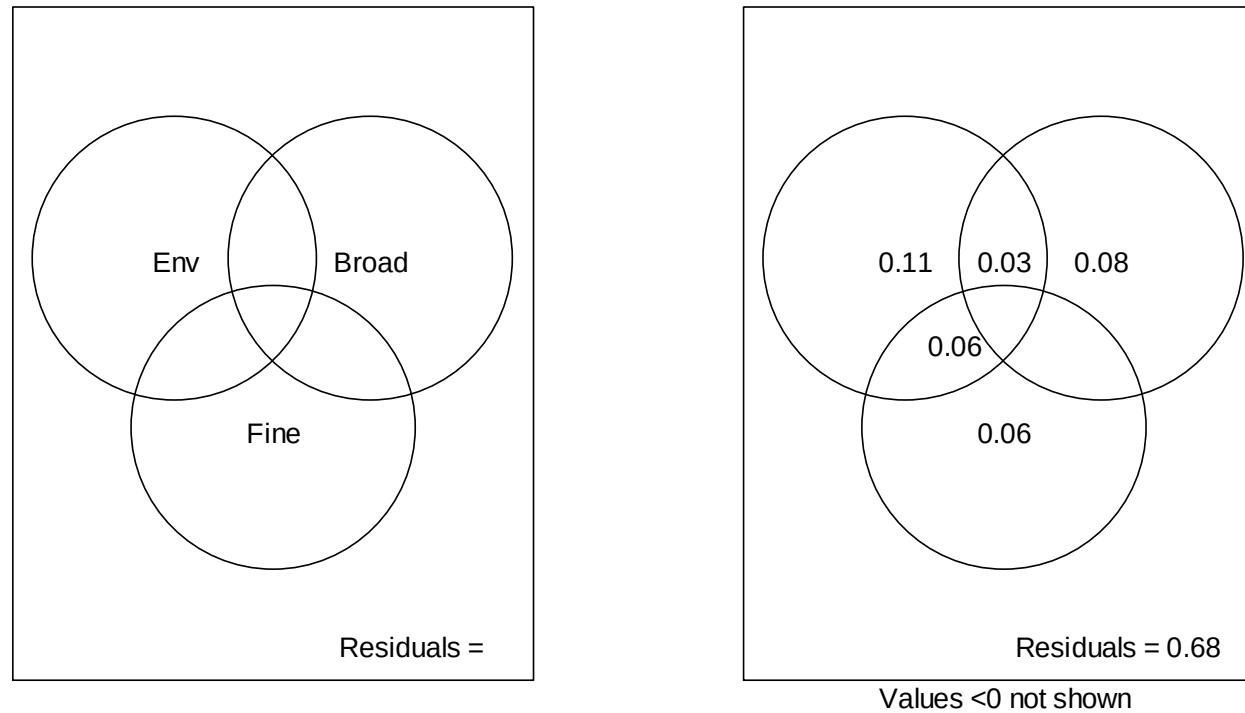


Рис. 6.11. Фракціонування варіації угруповання орибатид між різними компонентами (ліворуч – умовне розміщення компонентів, праворуч – оцінка ролі, наведені тільки статистично достовірні компоненти)

Умовні позначки: ENV – едафічні фактори; Broad – широкомасштабний PCNM-компонент мінливості, Fine – детальний PCNM-компонент

Однак ці методи показали значення факторів середовища у формуванні організації угруповання. Твердість ґрунту, агрегатна структура, електропровідність і температура ґрунту здатні пояснити варіювання комплексу орибатид у межах сільськогосподарського поля.

Фактори середовища виявляються важливою цільовою функцією при обиранні способу багатовимірного шкалювання. Вибір метрики подібності-розбіжності в угрупованні й способу попередньої трансформації даних у матриці видів здійснюється з міркувань максимізації зв'язку з матрицею факторів середовища. Такою метрикою виявилася міра Гувера. Однак оптимальне з такого погляду вирішення має незбалансовану ієрархічну структуру, про що свідчать результати кластерного аналізу структури угруповання. Очевидно, що цільова функція, що формулюється виходячи із припущень теорії ніші, не враховує важливих властивостей організації угруповання. Простий перебір кластерних рішень із ряду відомих метрик дозволив установити, що метрика Раупа-Кріка дає структуроване кластерне рішення в тому розумінні, що видове багатство кластерів є досить вирівняне (що можна підтвердити кількісно, але результати графічного відображення й без того переконливі). Для двох метрик уявлення вихідної матриці видів у просторі двох вимірів, отриманих у результаті багатовимірного шкалювання, виявилось найбільш оптимальним рішенням. Установлено, що вимір 2 гарне маркірується факторами середовища. Вимір 1 має самостійне значення. Найбільш імовірною природою цього виміру ми вважаємо сукупність факторів нейтральної природи.

Диференціацію нейтрального компонента від ніша-структурованого можна провести з урахуванням характеру просторової мінливості організації угруповання. Моделлю просторової мінливості послужили PCNM-змінні. Застосування цього підходу дозволило встановити, що угруповання орибатид сільськогосподарського поля в короткий період після оранки має ієрархічну просторову організацію. Широкомасштабний компонент просторової мінливості угруповання характеризується чітко вираженою детермінацією з боку факторів середовища. Для детальномасштабної компоненти роль факторів середовища

виявляється другорядною і головною є нейтральна варіабельність структури угруповання.

Висновки по розділу

1. Угруповання орибатид сільськогосподарського поля чуйно реагують на агрегатну структуру ґрунту й пов'язану з нею варіабельність твердості ґрунту у верхньому ґрунтовому шарі, а також на мінливість твердості на глибині 25–50 см. Індикатори якості ґрунту (високий рівень агрегатної структури та низкий рівень твердості ґрунту в товщі 0–50 см) включають *Hypochthonius luteus*, *Ceratozetes minutissimus*, *Protoribates capucinus*, *Tectocephus velatus* (неспеціалізовані форми), *Oppiella nova* (мешканці дрібних ґрунтових шпар). Індикаторами негативних умов, які виникли внаслідок порушення ґрунтової структури, що виражається в збільшенні її грудкуватості, є види *Microppia minus* (глибокоґрунтові форми) і *Multioppia glabra* (мешканці дрібних ґрунтових шпар).
2. Двовимірний варіант багатовимірного шкалювання достатній для точного відображення вихідного масиву даних про структуру угруповання орибатид як для метрики Гувера, так і Раупа-Кріка, тому що збільшення кількості вимірів вище зазначеного не приводить до істотного прирісту точності відображення.
3. Просторові PCNM-змінні здатні пояснити 21,38 % мінливості структури угруповання орибатид. У просторовій компоненті варіювання угруповання орибатид встановлені три масштабних рівні – широкомасштабний, середньомасштабний та детальномасштабний. Найбільшою мірою детермінованими факторами середовища є паттерни просторової мінливості на середньо- та на широкомасштабному рівнях.
4. Загальний рівень не великий детермінації PCNM-змінних факторами середовища дозволяє припустити істотну роль нейтральних механізмів у формуванні просторової організації угруповання орибатид. Найбільша роль нейтральних факторів характерна для детальномасштабної просторової компоненти мінливості угруповання орибатид.

ФІТОІНДИКАЦІЯ ВЛАСТИВОСТЕЙ СЕРЕДОВИЩА УГРУПОВАНЬ
ГРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ У ГЕОГРАФІЧНОМУ ТА
ЕКОЛОГІЧНОМУ ПРОСТОРИ

**7.1. Методичні підходи оцінки просторової варіабельності маркерів
екологічного простору ґрунтової фауни на ландшафтному рівні**

Існують різні підходи для виявлення та картування ґрунтових умов, які впливають на ієрархічну організацію екосистем [478]. Для виконання цього завдання може бути використана інтенсивна стратегія відбору ґрунтових зразків у комірках регулярної сітки. Однак, такий тип інтенсивного збору даних по комірках регулярної сітки є трудомістким і витратним, що робить такий підхід непрактичним для застосування за умов значної довжини досліджуваної території [25]. У роботі Francis, Schepers [567] був застосований метод вибіркового збору ґрунтових зразків для визначення границь зон застосування добрив. Визначення місць відбору проб проведене на основі відомостей про колір ґрунту, текстури, куту нахилу поверхні, ерозійних характеристик. Едафічні властивості впливають на спостережувану електропровідність ґрунту (EC_a). Просторовий розподіл цього показника в межах поля забезпечує потенційну можливість картування просторової мінливості едафічних властивостей, ґрунтуючись на відборі ґрунтових проб, місце обліку яких визначається за EC_a . У випадку, коли EC_a корелює з певною ґрунтовою властивістю, то EC_a -спрямована система збору зразків дозволить установити просторовий розподіл цієї властивості, а також оптимальну кількість і місця розташування відбору проб для характеристики мінливості при мінімізації трудовитрат [545]. Також, якщо EC_a корелює із урожайністю, то EC_a -спрямована система відбору зразків може бути використана для ідентифікації ґрунтових властивостей, які впливають на мінливість урожайності [545].

Важливо відзначити, що геопросторові виміри EC_a самі по собі не можуть прямо характеризувати просторову мінливість ґрунтових властивостей. У

реальності, вимірювання EC_a надають обмежену пряму інформацію про фізико-хімічні властивості ґрунту, які впливають на врожай та на транспорт розчинених речовин або визначають якість ґрунту. Однак спостереження за зміною в просторі EC_a забезпечують інформацією, необхідною для організації збору агрохімічних зразків. Такий підхід є економічним засобом для оптимізації збору даних про ґрунт [162]. Місця розташування точок відбору проб і їх кількість можуть бути визначені на підставі таких програмних продуктів, як ESAP [545, 546].

В алгоритмі адаптивної стратегії оптимального розміщення відбору проб для вивчення просторової організації угруповань ґрунтових тварин в умовах урбанізації у якості керуючих змінних використані головні компоненти, отримані в результаті аналізу польових даних по твердості та електропровідності ґрунтів і щільності деревостану, зібраних за квазірегулярною сіткою. Для встановлення просторової конфігурації типів біогеоценозів застосовані дані дистанційного зондування землі та проведений аналіз цифрової моделі рельєфу [25]. В умовах сільськогосподарського виробництва встановлений та доведений зв'язок між формуванням профілю чорнозему за твердістю та біологічною продуктивністю агроценозів за показниками нормалізованого різницевого вегетаційного індексу [320].

Електропровідність ґрунту найбільшою мірою відбиває дві його особливості – вологість та мінералізацію ґрунтового розчину [96]. Слід відзначити, що режим вологості едафотопу (гігротоп) та режим мінерального живлення (трофотоп) визначають лісорослинні умови, які формують специфічні обставини для відповідного типу біогеоценозу [35]. Тому електропровідність ґрунту можна розглядати як інформаційно цінний маркер екологічних умов.

Мета нашого дослідження полягає у розробці процедури прогнозування просторової мінливості електричної провідності ґрунту в межах ландшафту на основі встановлення зв'язку спостережуваного показника з даними, встановленими на основі дистанційного зондування поверхні Землі.

У результаті проведених досліджень нами встановлені значення електричної провідності ґрунту в межах досліджуваного полігону (табл. 7.1).

Статистичні характеристики електропровідності ґрунту (в дСм/м) (N = 241)

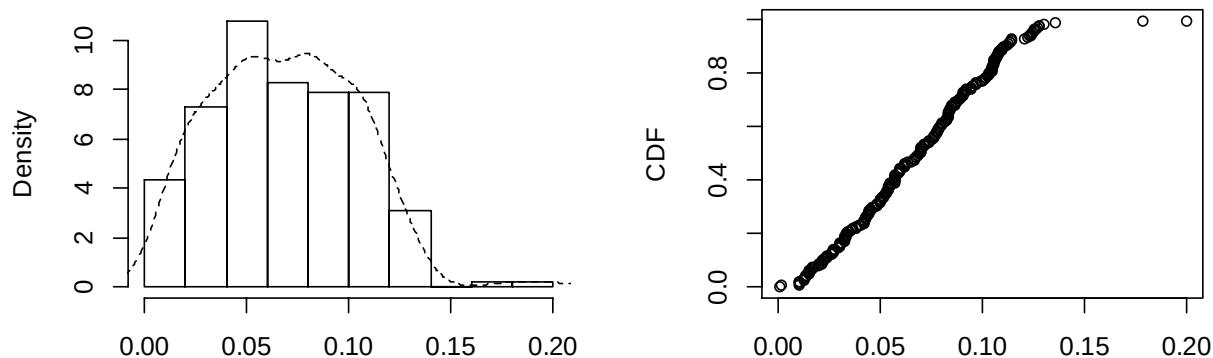
Показник	Середня ±ст. помилка	Мінімум	Максимум	Довірчий інтервал		CV, %
				2,5 %	97,5 %	
ЕС _d	0.068±0.002	0.000	0.200	0.013	0.127	50.75
ЕС _w	0.267±0.014	0.010	1.200	0.010	0.822	83.55

Умовні позначки: ЕС_d – електрична провідність ґрунту в умовах природної вологості; ЕС_w – у стані повної вологоємності

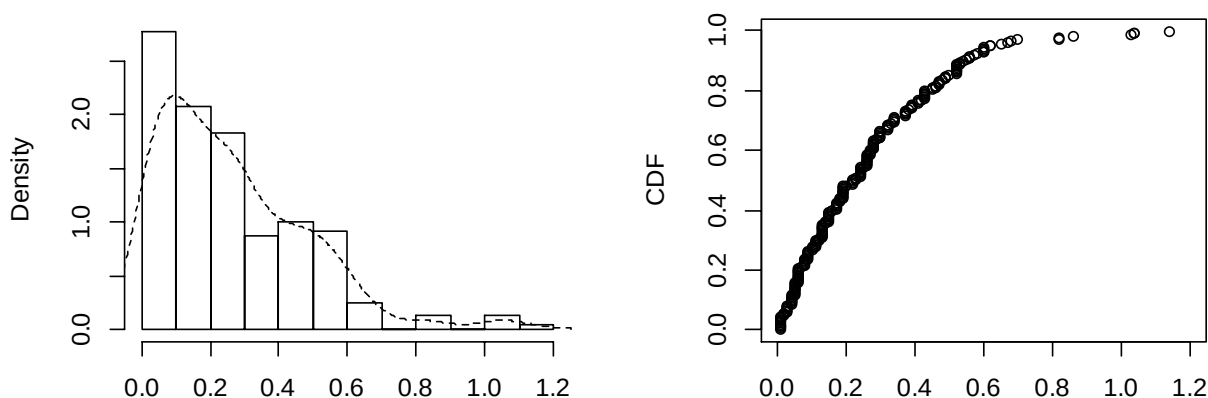
Аналіз даних, наведених в таблиці 7.1 свідчить про те, що у середньому електрична провідність ґрунту становить 0.068±0.002 дСм/м. За умов попереднього зволоження зразків ґрунту електрична провідність ґрунту демонструє значно вищі показники та становить 0.267±0.014 дСм/м. Між цими показниками існує статистично вірогідний позитивний зв'язок – $r = 0.41$, $p = 0.00$. Середні значення електричної провідності ґрунту відрізняються статистично (непараметричний критерій знаків для спостережуваних значень $Z = 11.85$, $p = 0.00$). Коливання електричної провідності ґрунту в природному стані знаходяться в діапазоні 0.000–0.200 дСм/м. Такий діапазон для попередньо зволоженого ґрунту становить 0.010–1.200 дСм/м. Слід відзначити, що рівні варіації досліджуваної величини у природних умовах та при попередньому зволоженні ґрунту значно відмінні. Про це свідчить коефіцієнти варіації, які становлять 50.75 та 83.55 % відповідно.

Як відмічає В. П. Самсонова [421], знання законів розподілу показників ґрунтових властивостей необхідне не тільки для обґрунтованого застосування статистичних процедур, але й для більш глибокого розуміння законів ґрунотворення. Гістограма є важливим способом для представлення статистичної інформації. Аналіз гістограми (рис. 7.1) та відповідних статистик та критеріїв (табл. 7.2) свідчить про те, що показники електричної провідності ґрунту в стані польової вологості можуть бути описані нормальним законом розподілу (статистики Колмогорова-Смірнова 0,05, $p = n.s.$, Лілієфорса – $p < 0,15$, $\chi^2 = 15,64$,

$p = 0,01$). Також одержані дані можуть бути апроксимовані розподілами Вейбулла та гамма-розподілом.



A



B

Рис. 7.1. Розподіл значень електропровідності ґрунту

Умовні позначки: А – ґрунт у стані польової вологості; В – ґрунт у стані повної вологоємності; вісь абсцис – значень електропровідності (дСм/м); вісь ординат гістограми – густина спостережень (*Density*), CDF – інтегральна функція розподілу (*cumulative distribution function*)

Розподіл значень електричної провідності ґрунту в стані повної вологоємності більшою мірою підкоряється законам Вейбулла або гамма-розподілу.

Статистики та критерії відповідностей електропровідності ґрунту
законам розподілу

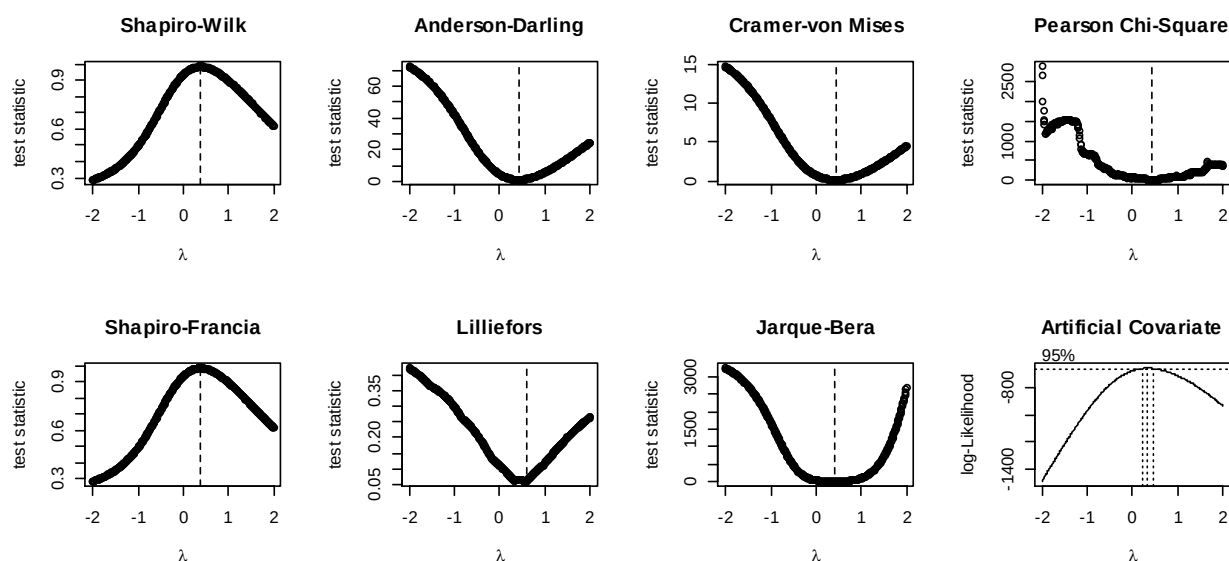
Методи або критерії	Закони розподілу					
	Нормаль- ний	Експонен- ціальний	Вей- булла	Гамма	Лог- нормаль- ний	Парето
Ґрунт у стані польової вологості						
Статистики відповідностей розподілам						
Колмогорова- Смірнова	0.05	0.22	0.07	0.09	0.12	0.22
Крамера фон Мізеса	0.15	4.43	0.23	0.56	1.25	4.43
Андерсона-Дарлінга	1.15	23.50	1.56	3.34	7.38	23.51
Критерії відповідностей розподілам						
Аїкаке	-933.38	-809.41	-940.20	-916.04	-841.88	-807.4
Байеса	-926.41	-805.92	-933.23	-909.07	-834.91	-800.4
Ґрунт у стані повної вологоємності						
Статистики відповідностей розподілам						
Колмогорова- Смірнова	0.12	0.09	0.06	0.07	0.11	0.09
Крамера фон Мізеса	0.87	0.42	0.11	0.15	0.68	0.42
Андерсона-Дарлінга	5.59	2.49	0.81	1.00	4.34	2.49
Критерії відповідностей розподілам						
Аїкаке	-53.30	-157.58	-166.88	-164.98	-125.87	-155.5
Байеса	-46.33	-154.10	-159.92	-158.01	-118.90	-148.6

Оцінки параметрів розподілу Вейбулла та гамма-розподілу наведені в таблиці 7.3. Очевидно, що електропровідність ґрунту при різних рівнях вологості відрізняється не тільки за абсолютними значеннями, але також за характером статистичного розподілу. Параметр масштабу гамма-розподілу має значення, яке перевищує 10, за яких гамма-розподіл наближається до нормального закону.

Бутстреп-оцінки параметрів розподілів електропровідності ґрунту

Параметри	Вейбулла			Гамма		
	Медіана	2.50%	97.50%	Медіана	2.50%	97.50%
Ґрунт у стані польової вологості						
Форми	2.03	1.84	2.24	2.81	2.40	3.35
Масштабу	0.08	0.07	0.09	41.39	34.75	49.85
Ґрунт у стані повної вологоємності						
Форми	1.20	1.08	1.32	1.31	1.11	1.54
Масштабу	0.28	0.25	0.31	4.96	4.09	6.03

За рядом критеріїв оптимальним показником трансформації Бокса-Кокса для даних електропровідності ґрунту при повній насиченості вологою становить 0,42 (рис. 7.2).

Рис. 7.2. Оцінка оптимального параметру λ для перетворення Бокса-Кокса

Трансформовані дані відповідають нормальному законну розподілу (статистики Колмогорова-Смірнова 0,06, $p = \text{n.s.}$, Лілієфорса – $p < 0,05$, $\chi^2 = 15,93$, $p = 0,04$) і таким чином можуть бути застосовані для проведення параметричних методів статистичного аналізу. Для описання варіювання показників електричної провідності були застосовані екогеографічні показники, які відображають рельєфні особливості місцевості (деякі з них наведені на рис. 7.3) та особливості

рослинного покриву, відображених за допомогою вегетаційних індексів (деякі з них наведені на рис. 7.4).

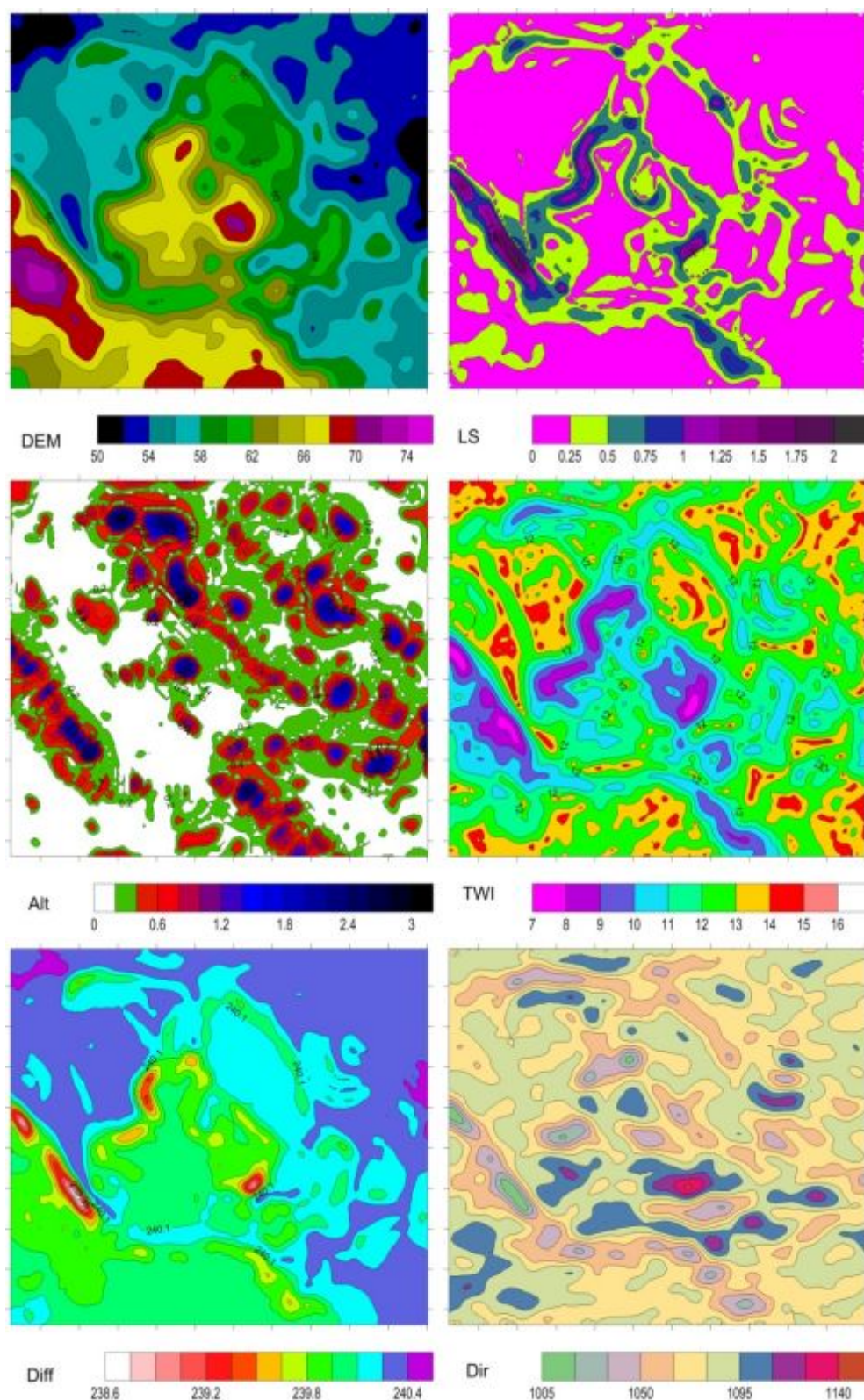


Рис. 7.3. Цифрова модель рельєфу та просторове варіювання похідних інформаційних шарів

Умовні позначки: DEM – цифрова модель рельєфу, м; TWI – топографічний індекс вологості; Diff – дифузна та Dir – пряма інсоляція (з 10 квітня по 30 серпня 2015 р., в КВт*год/м²)

Висота рельєфу у межах дослідженого полігону варіює в діапазоні 50.4–69.8 м. Для розподілу висот властива наявність двох максимумів – 56,2 та 66,9 м. Ухил варіює в діапазоні 0–9° з середнім значенням 1.7° та медіанним 0.7°. Топографічний індекс вологості TWI варіює в межах 5.3–13.2, що свідчить про значний діапазон умов зволоження ґрунту в межах дослідженого полігону. Індекс топографічного положення (TPI) варіює в межах від –1.5 до 1.5. Це відповідає у цілому еоловому рельєфу дослідженої місцевості, який властивий аренам річок. Індекс балансу геомаси свідчить про наявність ділянок з нагромадженням геомаси (від’ємні значення від –0.18 до 0) та ділянок з ризиком ерозійних процесів (позитивні значення до 0.18). Зони накопичення геомаси найбільшою мірою відповідають тальвегу балки Орлової та заплаві р. Проточі, а зони ризику ерозійних процесів знаходяться на схилі балки Орлової. Подібна конфігурація властива для просторового варіювання фактору ерозії LS. Цей показник змінюється у межах від 0 до 0.72. Пряма інсоляція варіює від 1044.6 до 1109.4 КВт*год/м², а дифузна інсоляція – 239.7–240.4 КВт*год/м². У гістограмі розподілу остатнього показника наявні два максимуми – 240 та 240.3 КВт*год/м². Мінімум дифузної інсоляції спостерігається на схилі північно-східної експозиції балки Орлової та у зоні контакту піщаного степу на арені та лісових насаджень. Максимум дифузної інсоляції властивий безлісним просторам у заплаві р. Проточі.

Висота над русловою мережею є досить умовним показником глибини ґрунтових вод особливо за умов переважно піщаних ґрунтотворних порід у межах арени р. Дніпро. Тим не менш, цей показник також відображає варіабельність екологічних умов, обумовлену рельєфом. Цей показник змінюється від 0 до 1.1 м з медіанним значенням 0.12 м.

Статистичний розподіл значень різномасштабного індексу гребенів височин і різномасштабного індексу тальвегів мають багатoverшинний «пилчастий» характер, значно відмінний від нормального розподілу та такий, що не може бути трансформований до нормального розподілу. Це робить неможливим застосування цих показників у статистичних розрахунках для визначення зв’язку

з іншими показниками. Ці індекси мають самостійне значення, яке відповідає їхнім назвам.

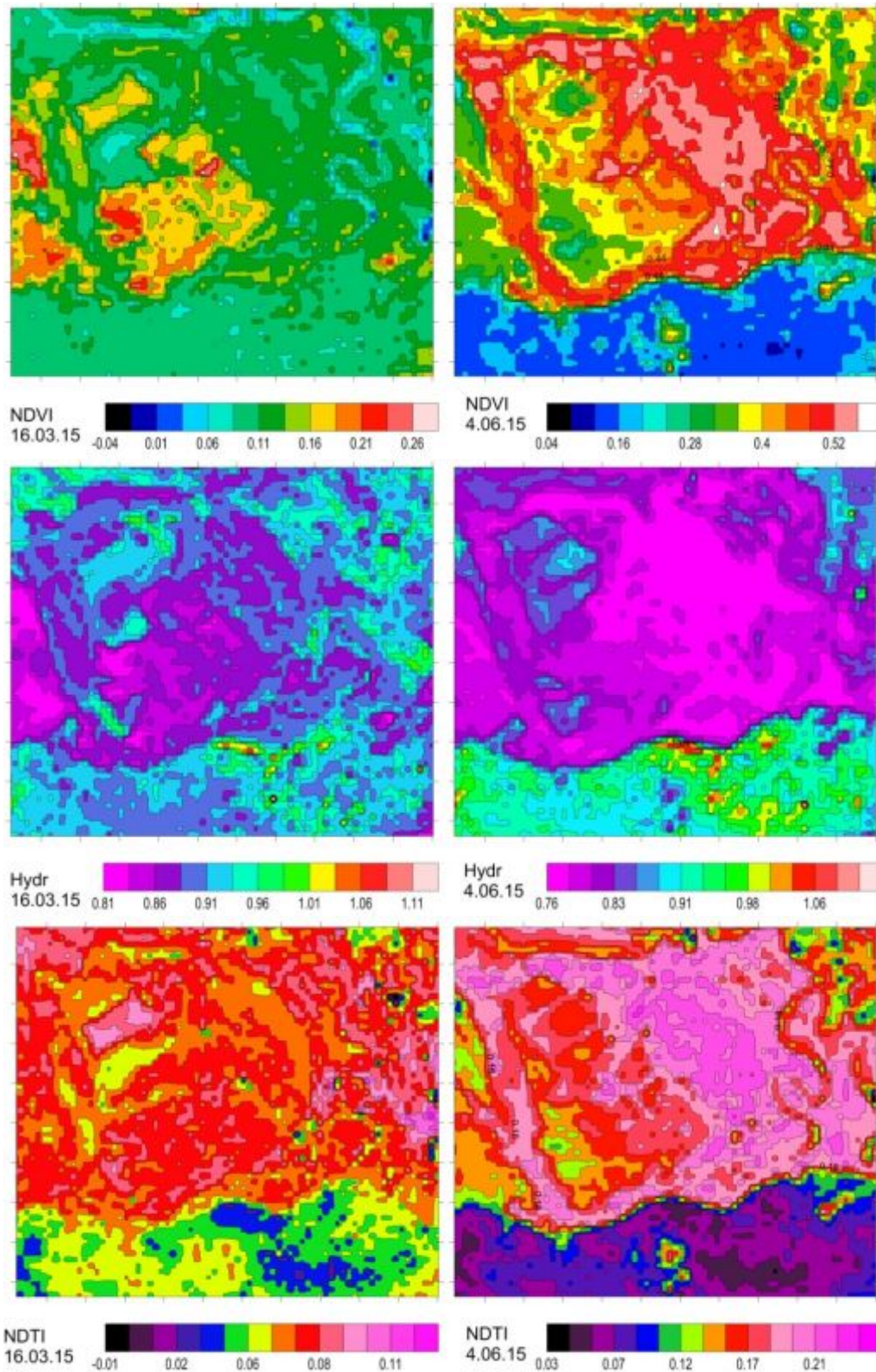


Рис. 7.4. Просторове варіювання індексів, одержаних на основі знімків з супутника Landsat 16 березня та 4 червня 2015 р.

Розподіл значень векторної міри пересіченості місцевості найбільшою мірою може бути описаний експоненціальним законом. Цей показник чітко ідентифікує ділянки дослідженого полігону з пересіченими «негладкими» поверхнями, для яких властиве значне варіювання екологічних умов.

У просторовому аспекті такі ділянки найбільш характерні для узлісних місцеперебувань – схилу балки Орлової, зони контакту лугових та лісових угруповань в заплаві р. Проточі, а також у зоні контакту піщаного степу та лісу. Слід відзначити, що переважна більшість лісових насаджень у межах дослідженого полігону має штучне походження. Досить чітка відповідність узлісь геоморфологічним утворенням свідчить про те, що стійки штучні лісові насадження формуються там, де раніше вірогідно існували природні лісові угруповання, тобто в умовах геоморфологічної відповідності. Штучні лісові насадження, сформовані в неприродних місцях зникли внаслідок пожеж.

Були застосовані знімки поверхні Землі для обрахунку вегетаційних індексів, зроблені ранньою весною та влітку для більш чіткої диференціації хвойного та широколистяного лісових біогеоценозів. Також ранньою весною при незначному рівні розвитку рослинного покриву більш чітко можуть бути відображені особливості ґрунтового покриву за допомогою таких індексів, як індекс глинистих мінералів, LSWI, NBR, M15.

Розглянуті показники рельєфу та вегетаційні та інші індекси мають характер континуальних змінних. За допомогою класифікаційних процедур вони можуть бути перетворені у категоріальні змінні, які позначають якісні стани ландшафтного покриву – елементарні форми рельєфу та типи рослинного покриву. Саме ці категоріальні змінні є основою для обчислення показників ландшафтно-екологічного різноманіття.

В основі виділення форм рельєфу за Івахаші та Пайком [603] знаходиться концепція геометричної сигнатури, яка поєднує три властивості рельєфу: градієнт схилу, вгнутість поверхні та текстура. Різне поєднання цих ознак надає можливості виділяти 8, 12 або 16 типів елементів рельєфу (рис. 7.5).

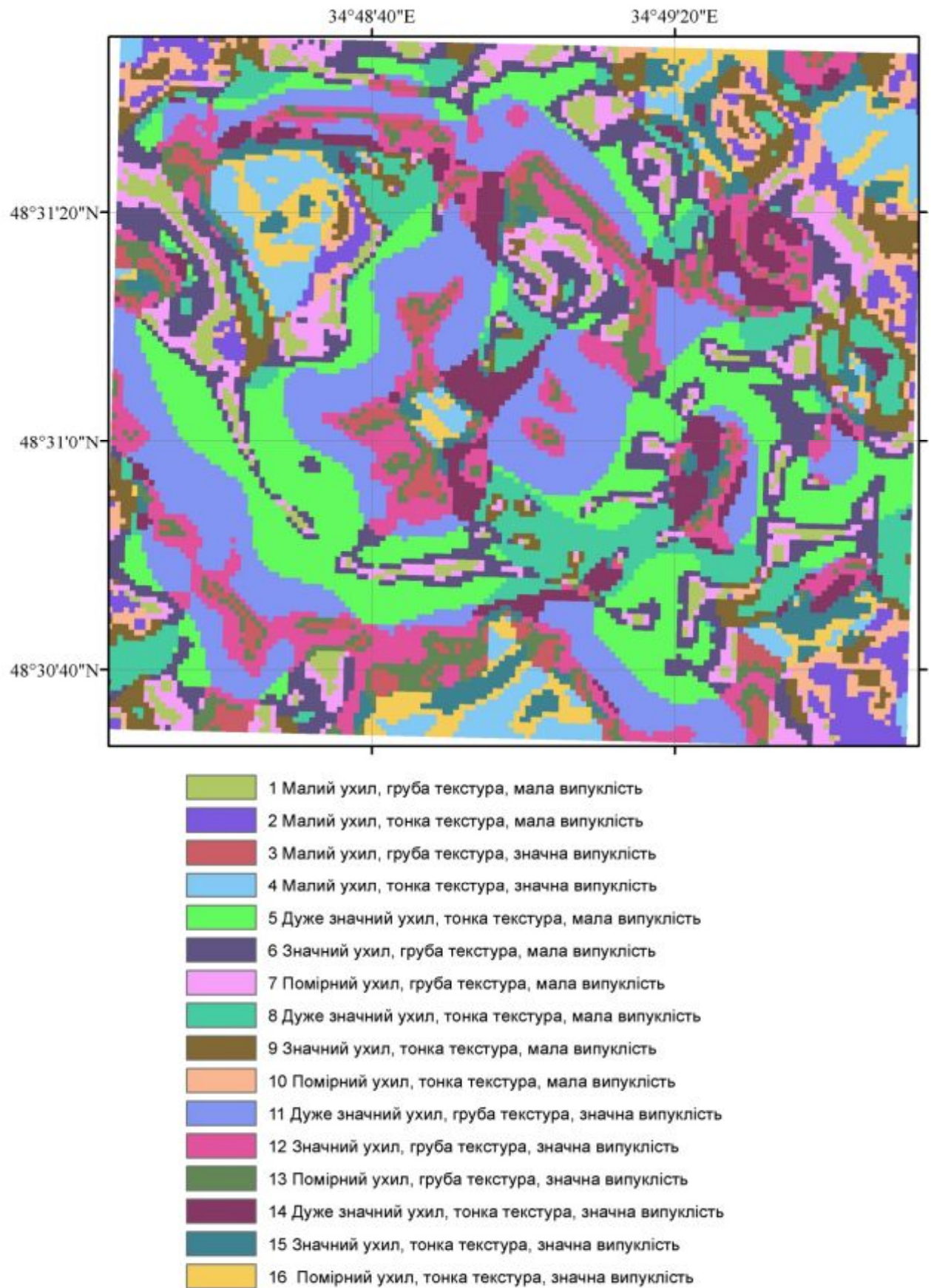


Рис. 7.5. Класифікація форм рельєфу за Івахаші та Пайком [603]

Цифрова модель рельєфу була класифікована з виділенням 16 типів елементів рельєфу (табл. 7.4).

Таблиця 7.4

Типи елементів рельєфу за Івахаші та Пайком та їх характеристики у межах дослідженого полігону

№	Типи елементів рельєфу	Частка площі, %	Нахил, °	Текстура	Випуклість
1	Малий ухил, груба текстура, мала випуклість	3.55	0.38	40.39	42.42
2	Малий ухил, тонка текстура, мала випуклість	3.33	0.33	51.49	44.65
3	Малий ухил, груба текстура, значна випуклість	2.80	0.37	40.10	56.93
4	Малий ухил, тонка текстура, значна випуклість	4.62	0.32	51.75	54.89
5	Дуже значний ухил, груба текстура, мала випуклість	13.33	2.97	34.80	43.73
6	Значний ухил, груба текстура, мала випуклість	10.43	1.29	39.02	43.56
7	Помірний ухил, груба текстура, мала випуклість	5.48	0.72	40.43	43.04
8	Дуже значний ухил, тонка текстура, мала випуклість	7.20	2.47	43.83	44.47
9	Значний ухил, тонка текстура, мала випуклість	4.84	1.23	47.27	44.51
10	Помірний ухил, тонка текстура, мала випуклість	3.01	0.69	50.69	45.32
11	Дуже значний ухил, груба текстура, значна випуклість	16.02	3.13	34.95	56.39
12	Значний ухил, груба текстура, значна випуклість	9.03	1.30	38.59	56.70
13	Помірний ухил, груба текстура, значна випуклість	4.30	0.73	39.76	56.75
14	Дуже значний ухил, тонка текстура, значна випуклість	4.84	2.46	43.05	54.81
15	Значний ухил, тонка текстура, значна випуклість	3.87	1.18	47.65	53.88
16	Помірний ухил, тонка текстура, значна випуклість	3.33	0.70	50.75	55.38

Кожному типу рельєфу відповідають певні рівні геоморфологічних характеристик, власне за якими ці типи встановлені – нахил, текстура та випуклість. Домінуючими за площею елементами рельєфу є № 11 (для типів немає скорочених назв, тому будемо посилалися на них за нумерацією в таблиці 7.4) (16.02 %), № 5 (13.33 %) та № 6 (10.43 %). Загальними особливостями для цих типів є груба текстура та мала або значна випуклість. Ці типи рельєфу

відповідають зоні контакту урочищ арени р. Дніпро з урочищами заплави р. Проточі та балкою Орловою. Необхідно відмітити, що вказані елементарні типи рельєфу у просторі розташовані взаємно скоординовано що свідчить про те, що вони складають разом відповідні форми мезорельєфу місцевості – арену з еоловими горбами та балка і заплава.

Класифікація поверхні Землі на основі вегетаційних та інших індексів Landsat дозволили виокремити 12 типів рослинного покриву (рис. 7.6). На основі елементарних форм рельєфу та типізації рослинного покриву були встановлені показники рельєфного різноманіття та різноманіття рослинного покриву, які можна розглядати у якості аспектів ландшафтно-екологічного різноманіття (рис. 7.7). Розглянутих змінних значна кількість, вони представлені як категоріальними (фактори), так і континуальними (кількісними) змінними, а також ці змінні переважно мільтіколінеарні, або взаємопов'язані. Остання обставина обумовлена математичними причинами – усі геоморфологічні змінні є похідними від цифрової моделі рельєфу, тобто є наслідком певних математичних обчислень з даними по висоті рельєфу. Вегетаційні індекси також тільки умовно відображають певні особливості, але у кінцевому результаті вони усі віддзеркалюють властивості рослинного покриву як цілісного утворення, чим обумовлено кореляція між вегетаційними індексами.

Завдання зниження розмірності простору, в якому відображається досліджуване явище, а також інтеграції категоріальних та континуальних змінних з одержанням взаємно нескорельованих змінних може бути вирішене за допомогою змішаного аналізу відповідностей [587]. Кількість канонічних осей, які залишені для подальшого аналізу, встановлено за критерієм «кам'янистої осипи» Д. Кеттела [536]. На графіку власних чисел встановлюється місце різкого перегину («осипу»), яке відповідає необхідній кількості канонічних осей (або головних компонент) (рис. 7.8). Встановлено, що для подальшого аналізу можуть бути залишені п'ять канонічних осей. Вони разом пояснюють 53.7 % загальної інерції простору ознак.

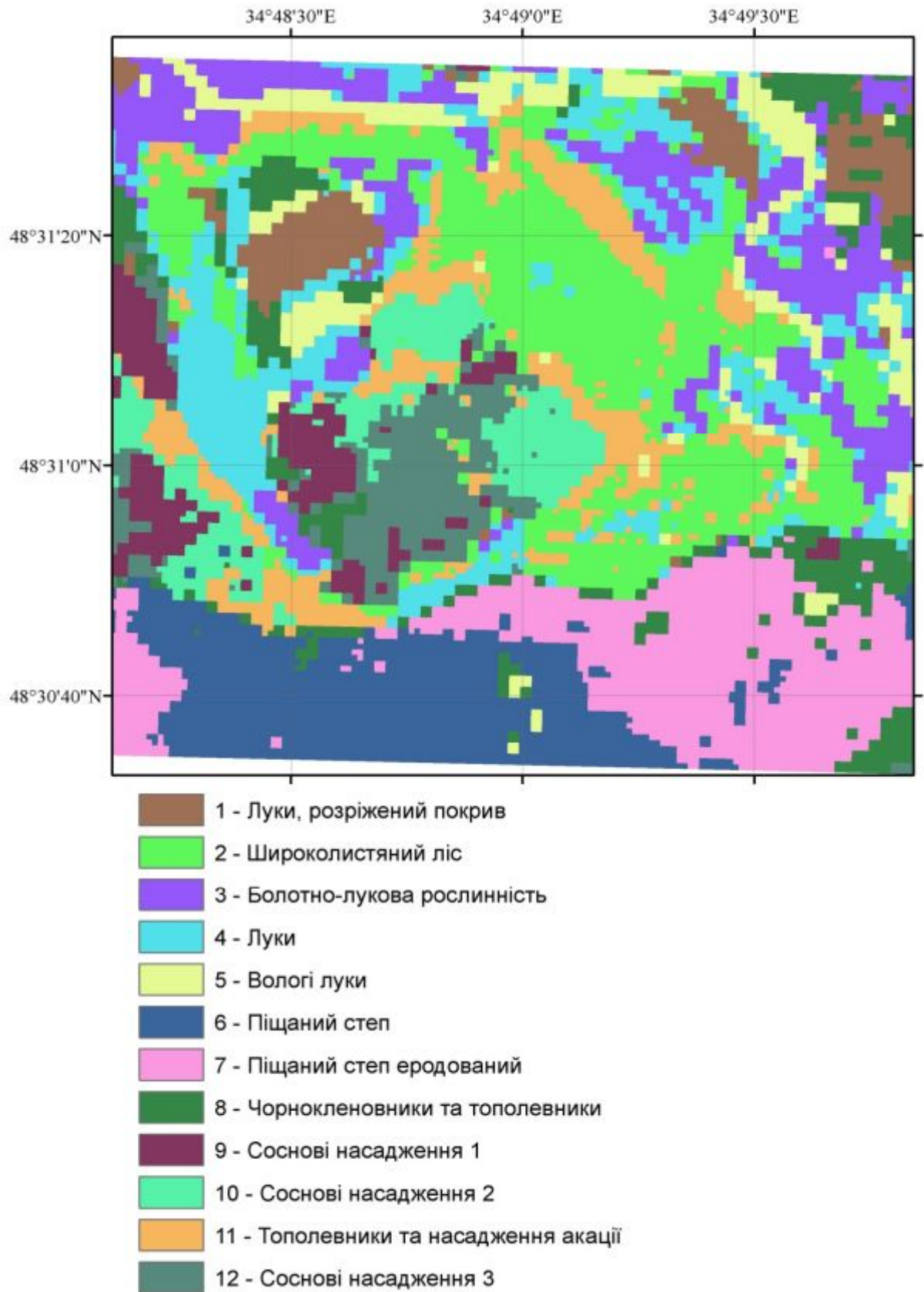
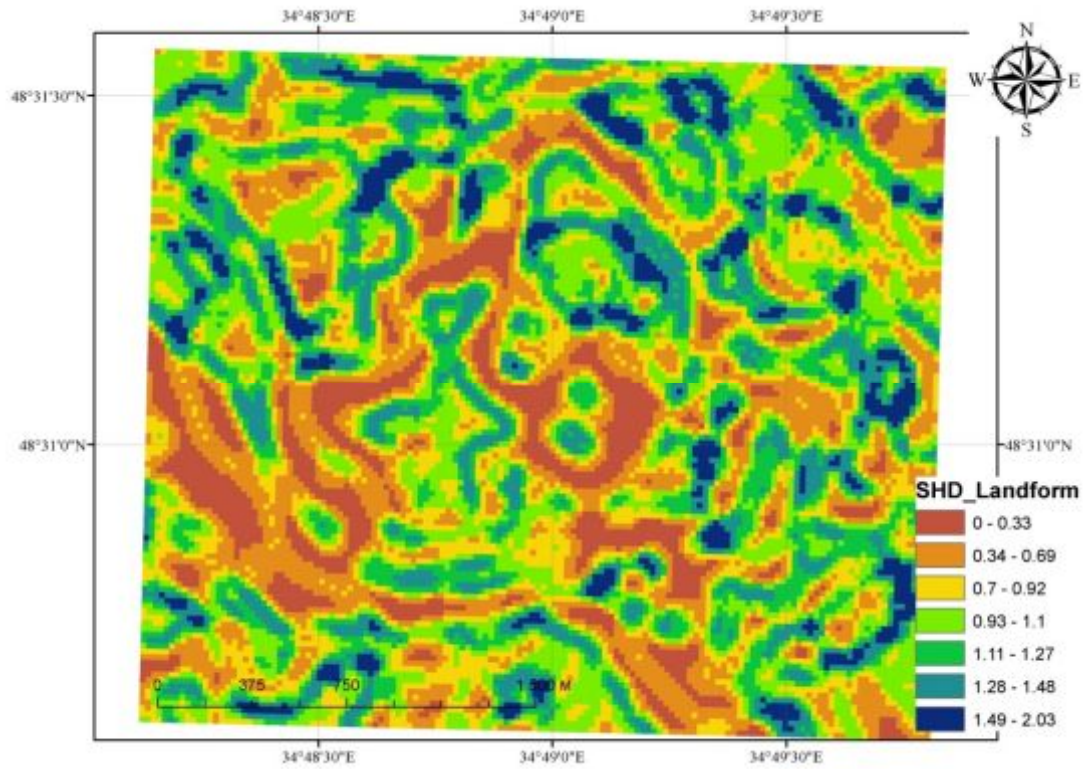
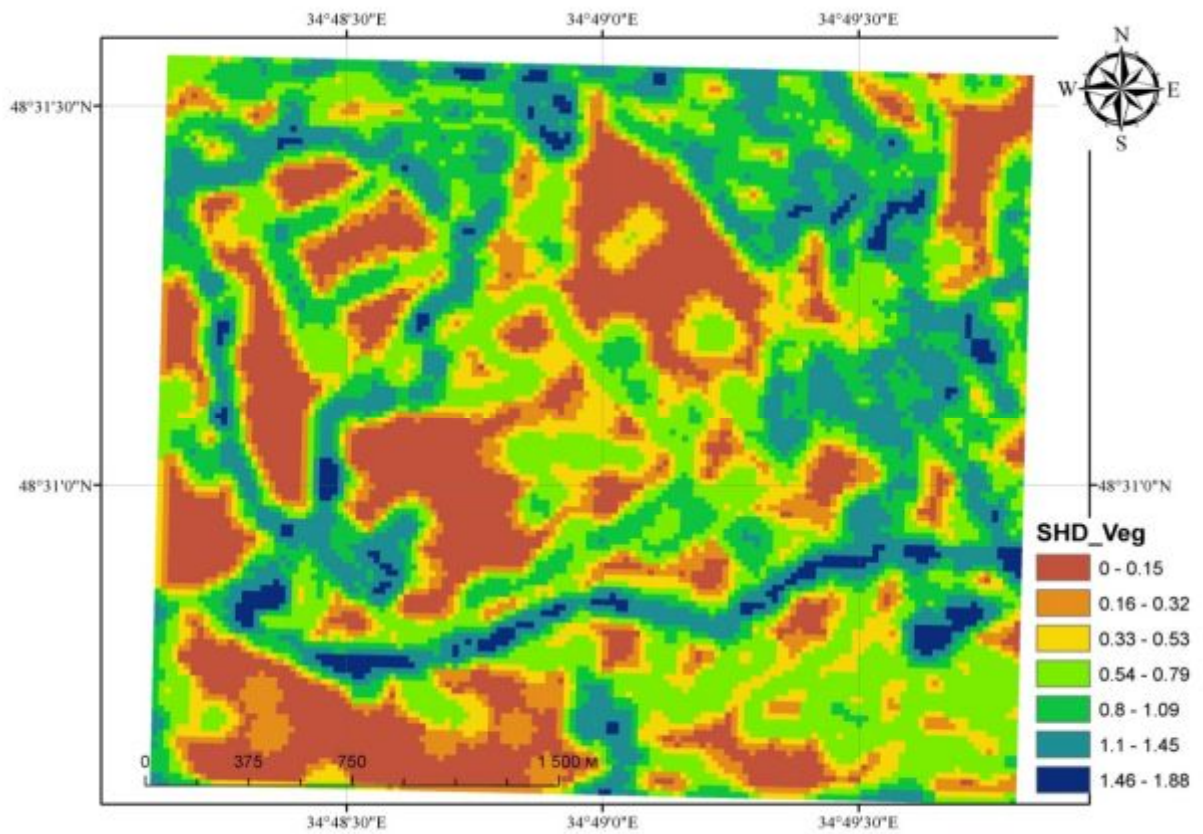


Рис. 7.6. Типи рослинного покриву за даними дистанційного зондування Землі



A



B

Рис. 7.7. Індекс різноманіття форм рельєфу (A) та рослинного покриву (B) за Шенноном

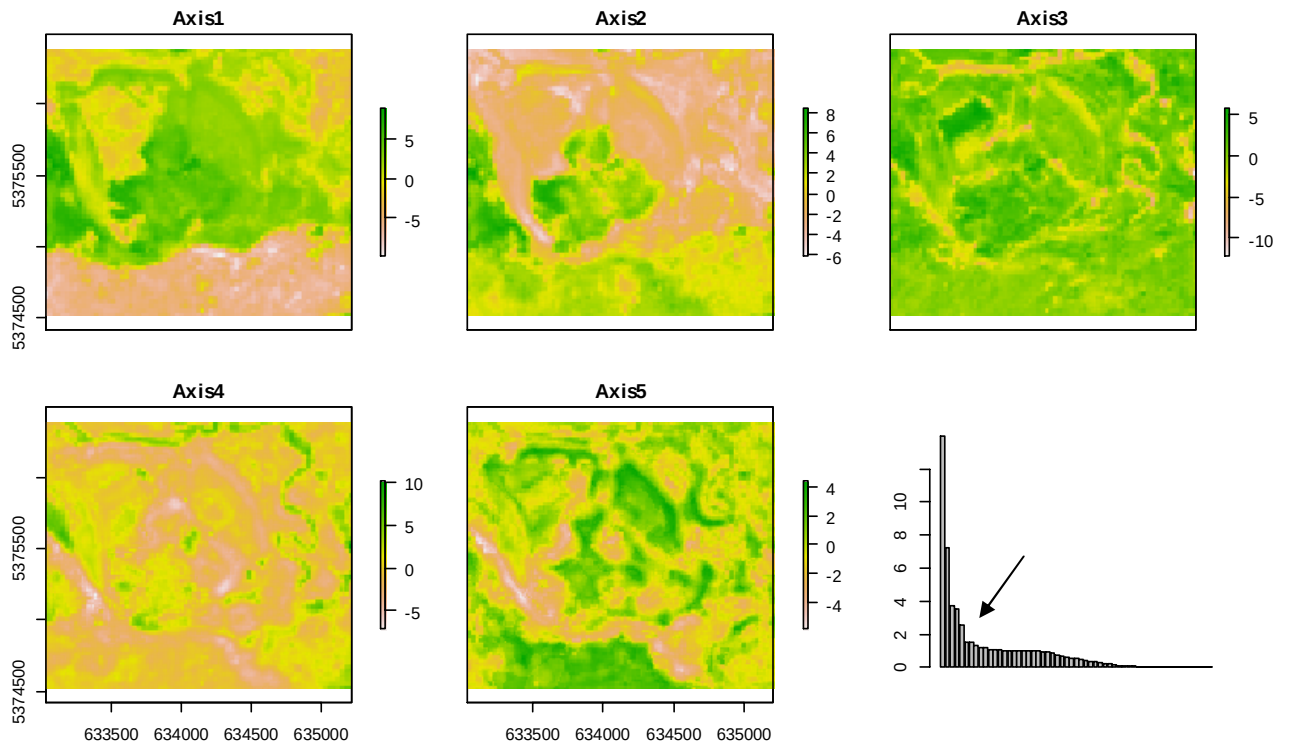


Рис. 7.8. Ранжовані значення власних чисел канонічних осей та просторове варіювання перших п'ятьох канонічних осей. Стрілка вказує на місце різкого перетину послідовності власних значень.

Канонічна ось 1 пояснює 24.1 % інерції. Вона характеризується позитивними навантаженнями змінних, які характеризують різні типи лісових (соснових та широколистяних) насаджень та негативними, які характеризують піщаний степ, лугові, болотні та чорнокленовники та тополевики (табл. 7.5). Найбільшим позитивним факторним навантаженням характеризується елементарна форма рельєфу з дуже значним ухилом, грубою текстурою та значною випуклістю, а найбільшим негативним – з малим ухилом, тонкою структурою та малою випуклістю. Канонічна ось 1 позитивно корелює з індексом різноманіття рослинного покриву ($r = 0.30$, $p = 0.00$) та негативно з індексом рельєфного різноманіття ($r = -0.14$, $p = 0.00$).

Канонічна ось 2 пояснює 12.5 % інерції. Ця ось протиставляє соснові насадження (1, 2 та 3) та болотно-лукову рослинність та луки. Болотно-луковим та луковим угрупованням найбільшою мірою відповідає елементарні типи рельєфу з малим або помірним ухилом, грубою текстурою та малою випуклістю.

Канонічна ось 2 негативно корелює з індексом різноманіття рослинного покриву ($r = -0.19$, $p = 0.00$) та з індексом рельєфного різноманіття ($r = -0.30$, $p = 0.00$).

Таблиця 7.5

Навантаження типів рослинного покриву, елементарних форм рельєфу, висоти рельєфу та похідних показників та вегетаційних індексів Landsat на головні осі змішаного аналізу відповідностей

Змінні	Канонічні осі				
	CA1	CA2	CA3	CA4	CA5
Типи рослинного покриву та його різноманіття*					
Veg_1	-0.09	-0.30	0.84	0.03	-0.09
Veg_2	0.19	-0.28	0.11	-0.26	0.40
Veg_3	-0.06	-0.50	0.30	-0.11	-0.46
Veg_4	0.07	-0.31	-0.21	0.29	-0.16
Veg_5	0.04	-0.09	-1.11	0.92	0.23
Veg_6	-0.36	0.34	-0.07	-0.15	0.70
Veg_7	-0.43	0.23	0.00	-0.02	-0.48
Veg_8	-0.13	0.04	0.08	0.23	-0.10
Veg_9	0.44	0.76	0.69	0.72	-0.67
Veg_10	0.32	0.52	0.06	-0.57	0.14
Veg_11	0.23	0.00	-0.70	-0.58	-0.12
Veg_12	0.28	0.42	0.49	0.41	0.05
SHDI_veg	0.08	-0.07	-0.13	0.02	-0.17
Елементарні форми рельєфу та його різноманіття*					
LandForm_1	-0.05	-0.24	0.03	0.45	0.02
LandForm_2	-0.16	-0.13	-0.06	0.57	-0.06
LandForm_3	-0.04	0.13	0.20	0.11	0.81
LandForm_4	-0.15	-0.09	0.30	0.15	0.31
LandForm_5	0.04	0.01	-0.29	-0.13	-0.73
LandForm_6	-0.02	-0.17	0.00	0.30	-0.12
LandForm_7	-0.06	-0.21	-0.02	0.39	0.05
LandForm_8	-0.03	-0.06	-0.03	-0.16	-0.29
LandForm_9	-0.07	-0.17	0.10	0.25	-0.16
LandForm_10	-0.14	-0.18	-0.01	0.47	-0.11

Змінні	Канонічні осі				
	CA1	CA2	CA3	CA4	CA5
LandForm_11	0.16	0.30	-0.15	-0.55	-0.11
LandForm_12	0.03	0.12	0.15	-0.07	0.67
LandForm_13	-0.01	0.10	0.20	0.05	0.90
LandForm_14	0.10	-0.03	0.01	-0.22	-0.04
LandForm_15	-0.08	-0.05	0.25	0.07	0.29
LandForm_16	-0.14	-0.02	0.31	0.13	0.37
SHDI_Landform	-0.04	-0.11	0.10	0.20	0.26
Висота рельєфу та її похідні показники*					
dem	0.01	0.28	0.04	-0.17	0.20
twi	-0.12	-0.19	0.08	0.30	0.13
wind	0.06	0.18	0.08	-0.22	0.36
alt	0.05	0.01	-0.05	-0.20	0.07
ls	0.07	0.10	-0.18	-0.26	-0.33
tpi	0.04	0.12	0.09	-0.20	0.32
diff_insol	-0.06	-0.25	0.08	0.29	0.06
dir_insol	-0.04	-0.05	0.22	0.13	0.13
Вегетаційні та інші індекси, одержані на основі зйомки з супутника Landsat**					
ac_04_06	0.24	-0.12	-0.04	-0.01	0.09
ac_16_03	0.20	0.13	-0.12	0.13	0.12
chlor_a_04_06	0.20	-0.21	0.00	-0.14	0.06
chlor_a_16_03	0.13	0.11	0.39	-0.01	-0.14
gr_ndvi_04_06	0.20	-0.22	0.01	-0.12	0.04
gr_ndvi_16_03	0.10	0.06	0.44	-0.06	-0.16
hydr_04_06	-0.24	0.12	0.05	0.01	-0.08
hydr_16_03	-0.19	-0.17	0.11	-0.14	-0.11
m15_04_06	0.22	0.07	-0.11	0.16	0.00
m15_16_03	0.19	0.19	-0.16	0.19	0.02
mndw_04_06	0.22	0.05	-0.10	0.17	-0.05
mndw_16_03	0.18	0.20	-0.14	0.19	0.00
nbr_04_06	0.23	-0.18	-0.01	-0.06	0.02
nbr_16_03	0.22	0.14	0.13	0.12	-0.09
ndb4b3_04_06	0.23	-0.18	-0.02	-0.03	0.03

Змінні	Канонічні осі				
	CA1	CA2	CA3	CA4	CA5
ndb4b3_16_03	0.17	0.23	-0.01	0.15	0.04
ndti_04_06	0.21	-0.22	0.01	-0.09	0.04
ndti_16_03	0.16	-0.16	0.22	0.00	-0.07
ndvi_04_06	0.21	-0.21	0.00	-0.10	0.04
ndvi_16_03	0.15	0.14	0.35	0.01	-0.12
lswi_04_06	0.23	-0.17	-0.02	-0.05	0.02
lswi_16_03	0.20	0.20	0.08	0.14	-0.08

Умовні позначки: * – порядок типів рельєфу та рослинності відповідають порядку на рисунках 7 та 8; ** – скорочення індексів – див. «Матеріали та методи».

Канонічна ось 3 пояснює 6.5 % інерції. Ця ось протиставляє соснові насадження 1 таким типам рослинності, як вологі луки, луки з розрідженим покривом, тополевики, насадження акації та соснові насадження 3. Соснове насадження 1 пов'язане з елементарними формами рельєфу, в яких малий або помірний ухил, тонка текстура та значна випуклість. Комплекс протилежних за цією віссю типів рослинного покриву пов'язаний з формами рельєфу, у яких дуже значний ухил, тонка текстура та значна випуклість. Канонічна ось 3 негативно корелює з індексом різноманіття рослинного покриву ($r = -0.25$, $p = 0.00$) та позитивно – з індексом рельєфного різноманіття ($r = 0.19$, $p = 0.00$).

Канонічна ось 4 пояснює 6.1 % інерції. Ця ось протиставляє вологі луки та соснові насадження 1 таким рослинним угрупованням, як соснові насадження 2 та тополевики і насадження акації. Соснове насадження 1 та вологі луки пов'язані з елементарними формами рельєфу, в яких малий або помірний ухил, груба або тонка текстура та мала випуклість. Комплекс протилежних за цією віссю типів рослинного покриву пов'язаний з формами рельєфу, у яких дуже значний ухил, груба текстура та значна випуклість. Канонічна ось 4 характеризується дуже малим коефіцієнтом кореляції з індексом різноманіття рослинного покриву ($r = 0.04$, $p = 0.00$) та значним позитивним коефіцієнтом кореляції з індексом рельєфного різноманіття ($r = 0.39$, $p = 0.00$).

Канонічна ось 5 пояснює 4.5 % інерції. Ця ось протиставляє піщаний степ таким типам рослинності, як соснові насадження 1, піщаний степ еродований та болотно-лукова рослинність. Піщаний степ пов'язаний з елементарними формами рельєфу, в яких малий або помірний ухил, груба текстура та значна випуклість. Комплекс протилежних за цією віссю типів рослинного покриву пов'язаний з формами рельєфу, у яких дуже значний ухил, тонка текстура та мала випуклість. Канонічна ось 5 негативно корелює з індексом різноманіття рослинного покриву ($r = -0.27$, $p = 0.00$) та позитивно – з індексом рельєфного різноманіття ($r = 0.41$, $p = 0.00$). Канонічні осі було застосовано у якості предикторів у лінійній регресійній моделі для прогнозування значень електричної провідності ґрунту (табл. 7.6).

Таблиця 7.6

Регресійний аналіз залежності електричної провідності ґрунту від канонічних осей

Предиктори	Ґрунт у стані польової вологості, $R^2 = 0.21$			Ґрунт у стані повної вологоємності, $R^2 = 0.35$		
	Коефіцієнт±ст. помилка	Рівень віро гідності	Код	Коефіцієнт±ст. помилка	Рівень вірогідності	Код
Константа	0.055±0.003	0.000	***	-1.388±0.037	0.000	***
CA1	0.004±0.001	0.000	***	0.063±0.011	0.000	***
CA2	-0.003±0.001	0.009	**	-0.113±0.014	0.000	***
CA3	-0.004±0.001	0.003	**	-0.048±0.016	0.004	**
CA4	-0.005±0.001	0.000	***	-0.016±0.016	0.316	—
CA5	0.002±0.001	0.124	—	-0.064±0.017	0.000	***

Умовні позначки: коди статистичної вірогідності – ‘***’ – <0.001 ; ‘**’ – <0.01 .

Обрані предиктори здатні пояснити 21 % варіабельності електричної провідності ґрунту в стані польової вологості та 35 % – у стані повної вологоємності. Якісний аспект регресійних моделей для двох способів вимірювання електричної провідності значно подібний. Відмінності полягають в тому, що для стану польової вологості статистично не вірогідним є вплив вісі 5, а для повної вологоємності – вісі 4.

Одержані моделі є основою для прогнозування просторової мінливості електричної провідності ґрунту в межах всього дослідного полігону на основі інформацію про просторове варіювання змінних-предикторів (рис. 7.9). Для регресійної моделі електричної провідності ґрунту в стані повної вологоємності після прогнозування було здійснене зворотне перетворення Бокса-Кокса.

Електрична провідність ґрунту – інтегральна властивість ґрунту, яка віддзеркалює комплекс інших властивостей. Варіація вологості ґрунту, мінералізації ґрунтового розчину, ємності поглинання, гранулометричного та агрегатного складу та багатьох інших ґрунтових властивостей призводять до мінливості електропровідності. Це обумовлює те, що електропровідність виступає у якості індикатора константності ґрунтових властивостей: якщо змінюється у просторі (або у часі) яка-небудь з багатьох вказаних властивостей, то це буде супроводжуватися мінливістю електропровідності ґрунту. Вірне зворотне: константність електропровідності з великим рівнем ймовірності свідчить про константність інших властивостей ґрунту.

Електропровідність також безпосередньо пов'язана з екологічною характеристикою ґрунту як середовища існування живих організмів. Це обумовлене інтегральним зв'язком з іншими властивостями, які власне і створюють такі умови. Насамперед слід відзначити зв'язок з вологістю та мінералізацією ґрунтового розчину. Ці фактори пов'язані з такими біогеоценотичними концептами, як гігротоп та трофотоп, які за О. Л. Бельгардом [35] визначають типологічні особливості біогеоценозів у степовій зоні України.

Також технічною особливістю, яка набуває принципового значення, є швидкість вимірювання цього показнику, що надає можливості за відносно короткий термін зібрати значний об'єм інформації без проведення витратних лабораторних досліджень. Принципове значення виникає внаслідок того, що ця особливість дозволяє застосовувати електричну провідність ґрунту для проведення просторових досліджень.

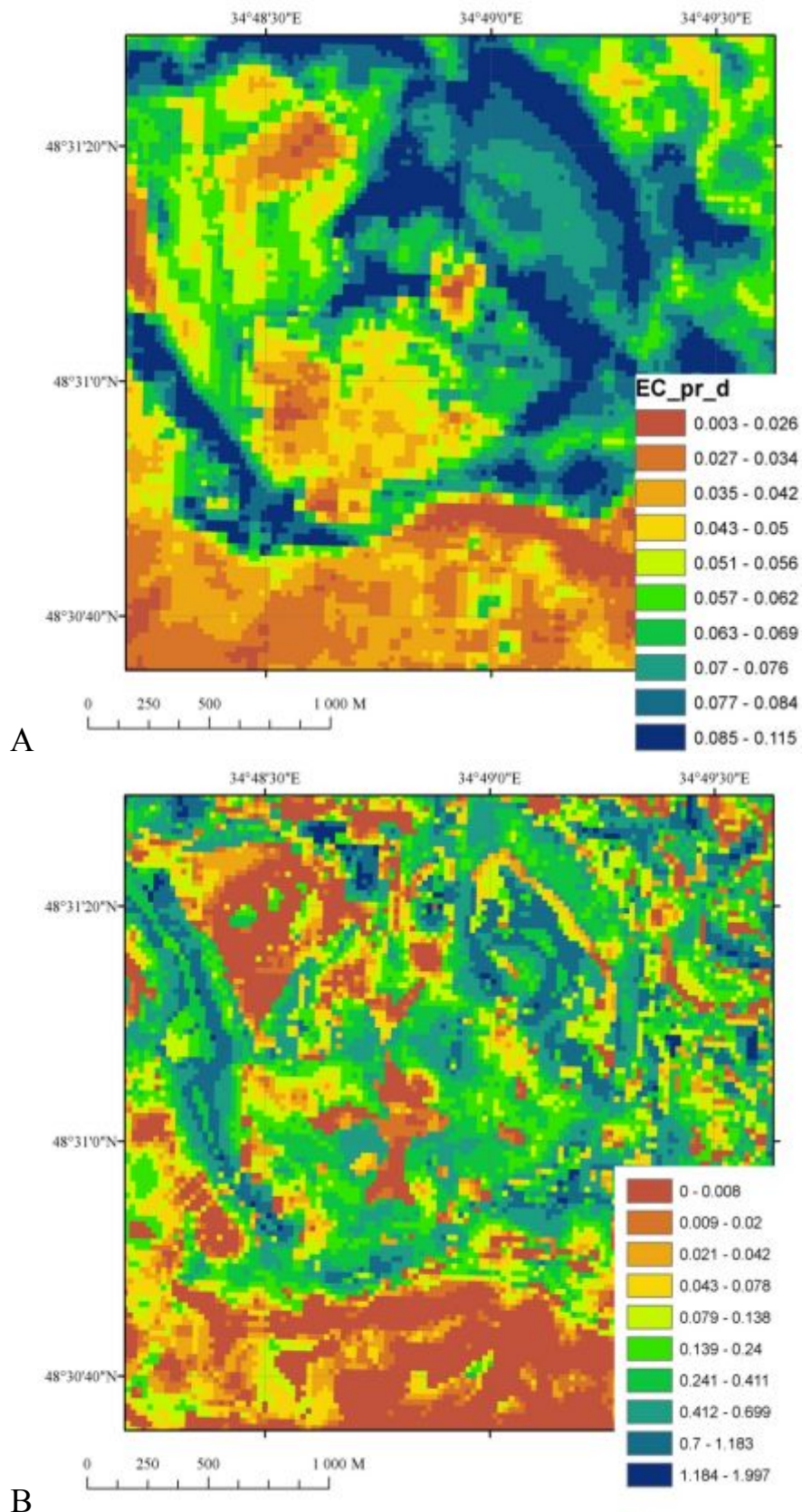


Рис. 7.9. Просторове варіювання електричної провідності (в дСм/м), побудоване на основі коваріат, одержаних за допомогою даних дистанційного зондування Землі.

Умовні позначки: А – ґрунт у стані польової вологості; В – ґрунт у стані повної вологості

Вивчення просторових паттернів мінливості екологічних та ґрунтово-екологічних властивостей потребує значного об'єму даних у межах певної території. Витратність у широкому сенсі – часу, ресурсів, логістичні потреби – суттєво обмежують використання класичних ґрунтознавчих показників у дослідженнях в галузі просторової або ландшафтної екології.

Електрична провідність ґрунту може розглядатися як індикативна експрес-оцінка варіювання ґрунтових властивостей, яку можна використовувати для оптимізації стратегії збору інших ґрунтознавчих або екологічних показників, які більш витратні за процедурою свого визначення. Також електропровідність може виступати у якості кількісного інструментального показника таких біогеоценотичних властивостей, які визначаються за фітоіндикаційним оцінюванням [35, 551] – трофність та режим вологості едафотопу.

Для визначення електричної провідності ґрунту в польових умовах застосовано два підходи – це вимірювання в ґрунті з польовою вологістю та вимірювання при штучному зволоженні до стану повної вологоємності. Останній прийом забезпечує порівнянність одержаних даних, тому що нівелює варіабельність вологості як найважливішої ґрунтової властивості.

Рівні електропровідності ґрунту в межах дослідженого полігону навіть не наближаються до граничних, які позначають токсичний вплив розчинних солей (2 дСм/м за [423]). Максимальне встановлене значення електропровідності дорівнює 1.2 дСм/м. Піщані ґрунти на арені мають електричну провідність нижчу, ніж поріг чутливості прибору.

Ґрунтуючись на підході В. П. Самсонової [421], рівень варіювання ґрунтових властивостей можна віднести до категорії слабкої варіабельності ($CV = 7-15$, діапазон варіювання $5-28\%$), помірної варіабельності ($CV = 18-32$, діапазон варіювання $8-40\%$) і сильної варіабельності ($CV = 39-75$, діапазон варіювання $20-150\%$). Близька класифікація рівнів варіабельності запропонована А. Варріком і Д. Ніельсеном [730], відповідно до якої виділяються низький рівень варіабельності ($CV < 12\%$), середній ($12 < CV < 60\%$) і високий ($CV > 60\%$). За одержаними коефіцієнтами варіації електричну провідність. Ґрунту в межах

дослідженого полігону можна визначити як сильно варіабельний за Самсоною або високо варіабельний за Варріком та Нієльсеном. У межах окремого біогеоценозу електропровідність характеризується помірним рівнем варіації в дубняку зі свіжим різнотрав'ям ($CV = 24.8 \%$), або сильним рівнем варіації в дубняку в балці Орлова ($CV = 48.6 \%$), на лузі ($CV = 105.8 \%$) та болоті ($CV = 128.9 \%$) (неопубліковані дані). Таким чином, варіабельність електричної провідності ґрунту характеризується у цілому сильним рівнем варіації як у межах окремого біогеоценозу, так і на ландшафтному рівні. У цьому проявляє себе самоподібність досліджуваного показника на різних ієрархічних рівнях.

Електропровідність ґрунту в стані природної вологості може бути описана нормальним законом розподілу. Цей закон описує випадкові процеси, які є результатом впливу багатьох факторів, серед яких важко встановити найважливіший. Очевидно, що випадкове співвідношення факторів вологості ґрунту та мінералізації ґрунтового розчину призводять до такого закону розподілу електропровідності.

Для електропровідності у стані повної насиченості вологою ключовим фактором варіювання стає мінералізація ґрунтового розчину, а найбільш адекватним законом розподілу стають гамма-розподіл або розподіл Вейбулла. Закон Вейбулла є двохпараметричним універсальним розподілом, який при відповідних параметрах перетворюється у нормальний, експоненціальний або інші типи розподілів. Якщо параметр форми дорівнює 3.3, то розподіл Вейбулла близький до нормального закону. Параметр форми розподілу Вейбулла для електропровідності у стані польової вологості становить 2.03, що вказує на його наближеність до нормального закону порівняно зі станом повної вологоємності, для якого параметр форми становить 1.2.

Просторове варіювання електричної провідності ґрунту на ландшафтному рівні може бути обумовлене фактором рельєфу та фактором організації рослинного покриву. Рельєф є важливим фактором ґрунтоутворення, який перерозподіляє вологу та таким чином впливає на переміщення розчинних солей. Крім того, рельєф відображає процеси переміщення геомас, що пов'язане з

просторовою мінливістю гранулометричного складу ґрунтів. Ці властивості ґрунту визначають варіювання його електропровідності. Рельєф кількісно охарактеризований за допомогою цифрової моделі рельєфу та сукупності похідних геоморфологічних показників. Якісний аспект геоморфологічної організації рельєфу дослідженого полігону охарактеризований за допомогою встановлення елементарних типів рельєфу за Івахаші та Пайком [603]. Такий підхід дозволяє у межах відносно рівнинного рельєфу виділити достатню кількість елементів рельєфів для описання його різноманіття за допомогою індексу Шеннона.

Між електропровідністю ґрунту та рослинним покривом існує взаємний зв'язок. З одного боку, електропровідність ґрунту маркує найважливіші аспекти екологічного простору рослин – вологість та мінералізація ґрунтового розчину. З іншого боку, пертинентний вплив рослин обумовлює варіабельність електропровідності. Цим пояснюється вибір вегетаційних та інших індексів Landsat як інформаційних маркерів для побудови моделі варіювання електропровідності у межах дослідженого полігону. Також була проведена процедура класифікація типів рослинності за їх спектральними властивостями та встановлені показники різноманіття рослинного покриву.

Перспективні змінні-предиктори були піддані змішаному аналізу відповідностей, який дозволив зменшити простір ознак до 19 канонічних змінних (власні числа яких були більше 1) або до 5 (за критерієм Кеттела). Останнє рішення обране як головне, так як ще важливим критерієм для визначення кількості канонічних змін є можливість їх інтерпретувати. Поряд з наведеною якісною інтерпретацією канонічних змінних слід особливо підкреслити ту особливість, що всі вони характеризуються значною роллю показників рельєфного різноманіття та різноманіття рослинного покриву. Статистично вірогідний характер канонічних осей як предикторів електропровідності вказує також на значення ландшафтно-екологічного різноманіття як фактору варіювання ґрунтових властивостей.

При обчисленнях показників ландшафтно-екологічного різноманіття (рослинного або рельєфного його аспектів) ураховується просторовий контекст – кількість якісних типів покриву, що знаходяться навколо даної точки простору. Саме ця кількість виражена як різноманіття також виступає як чинник, який впливає на варіювання ґрунтових властивостей.

У результаті проведеного дослідження нами встановлена процедура, яка дозволяє трансформувати точкові об'єкти, які містять інформацію про електричну провідність ґрунту в континуальний (растровий) шар на основі визначеної регресійної залежності досліджуваного показника від предикторів, які встановлені на основі даних дистанційного зондування поверхні Землі. Предикторами виступають канонічні осі, які одержані внаслідок змішаного аналізу відповідностей, якому піддали континуальні дані (цифрова модель рельєфу та її похідні, вегетаційні та інші індекси Landsat, значення рельєфного різноманіття та різноманіття рослинного покриву) та дискретні дані (результати класифікації поверхні Землі на елементарні рельєфні одиниці та типи рослинного покриву). Важливим результатом є залежність електричної провідності ґрунту від показників рельєфного різноманіття та різноманіття рослинного покриву.

7.2. Оцінювання екологічних градієнтів арени р. Дніпро за властивостями рослинного покриву

Результати фітоіндикаційного оцінювання едафічних і кліматичних умов у досліджених біогеоценозах, представлені в таблиці 7.7. Її аналіз дозволяє скласти уявлення про діапазон мінливості екологічних режимів у межах вивченої катени. Едафічні шкали характеризуються більшим рівнем варіабельності (коефіцієнт варіації знаходиться в діапазоні 8,84–43,35 %), ніж кліматичні (4,47–16,93 %).

Найбільш типові умови зволоження відповідають лучно-степовому/сухолісолуговому режиму. Умови зволоження варіюють від сухостепного (5,76) до болотно-лісолугового (17,72) режимів.

Статистичні характеристики фітоіндикаційних оцінок і екоморфічної структури
рослинності

Показник	Середнє	CV, %	Діапазон		Персентиль	
			Мінімум	Максимум	2,5 %	97,5 %
Фітоіндикаційні шкали за Я. П. Дідухом [551]						
Hd	10,50±0,11	23,64	5,76	17,72	7,01	16,54
ffl	6,72±0,08	25,62	4,18	10,59	4,56	9,62
Rc	7,58±0,03	8,84	6,08	11,30	6,39	8,84
Sl	5,94±0,03	12,98	2,89	7,66	4,30	7,09
Ca	7,18±0,04	12,02	4,62	9,51	5,74	8,89
Nt	8,14±0,15	43,35	2,01	12,51	2,49	12,18
Ae	5,39±0,06	26,59	1,49	10,41	3,62	9,11
Tm	10,05±0,03	6,48	8,61	11,64	8,92	11,28
Om	12,50±0,05	9,04	10,13	15,05	10,42	14,58
Kn	8,64±0,06	16,93	5,55	11,49	6,36	10,91
Cr	9,21±0,02	4,47	8,50	10,64	8,66	10,14
Lc	8,25±0,05	13,03	5,05	9,67	5,47	9,36
Індекси, засновані на екоморфах за О. Л. Бельгардом [35]						
Troph_B	2,06±0,02	22,66	1,02	3,00	1,13	2,72
Hygr_B	3,07±0,03	25,09	1,11	5,73	1,60	4,61
Hel_B	3,32±0,02	11,81	2,65	4,00	2,84	4,00
Частка ценоморф за О. Л. Бельгардом [35]						
Pal	0,03±0,005	296,87	0,00	0,73	0,00	0,37
Pr	0,16±0,01	161,00	0,00	0,90	0,00	0,76
Ps	0,12±0,01	226,83	0,00	1,00	0,00	0,90
Ru	0,09±0,005	128,07	0,00	0,58	0,00	0,40
Sil	0,47±0,02	80,29	0,00	1,00	0,00	1,00
St	0,13±0,01	105,08	0,00	0,75	0,00	0,49

Умови сольового режиму дозволяють віднести ґрунти досліджуваної катени до категорії небагатих ґрунтів. Цей режим змінюється від бідних (4,18) до багатих/слабозасолених ґрунтів (10,59).

Розміщення геоботанічних описів у просторі шкал вологості й сольового режиму представлені на рисунку 7.10. Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою вологості статистично достовірні ($F = 391,06$, $p = 0,00$). Найбільш посушливими є ґрунти піщаного степу, а найбільш вологими є ґрунти болота. Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою сольового режиму статистично достовірні ($F = 165,53$, $p = 0,00$). Для піщаного степу характерний широкий діапазон мінливості сольового режиму, тоді як для болотного місцеперебування характерний широкий діапазон мінливості умов вологості. Найбільш сприятливі умови для мезотрофної групи рослин формуються в ґрунтах луку й чорнокленового дубняку, а для семіоліготрофної – у в'язо-осокорнику.

Лісові біогеоценози в межах катени характеризуються подібністю умов водного режиму. В них сприятливі умови для субксерофітних – мезофітних видів рослин. За змінністю умов зволоження найбільш типові біотопи можна віднести до категорії слабо змінного зволоження/помірковано змінного зволоження з діапазоном варіювання від відносно стійкого зволоження/слабо змінного зволоження (4,18) до різко змінного зволоження (11,30). Відповідно, типовою екологічною групою в межах катени є гемігідроконтрастофоби. Вони характерні для свіжих лесолугових екотопів з помірковано нерівномірним зволоженням корневмісного шару ґрунту [551]. Найбільш типовий кислотний режим у межах катени можна оцінити як характерний для слабкокислих ґрунтів/нейтральних ґрунтів. Він варіює від кислих ґрунтів/слабкокислих ґрунтів до слабколужних ґрунтів ($pH=7,2-8,0$), але в 95 % випадках знаходиться в межах від кислих ґрунтів/слабкокислих ґрунтів до слабкокислих ґрунтів/нейтральних ґрунтів. Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою змінності умов зволоження статистично достовірні ($F = 1325,71$, $p = 0,00$).

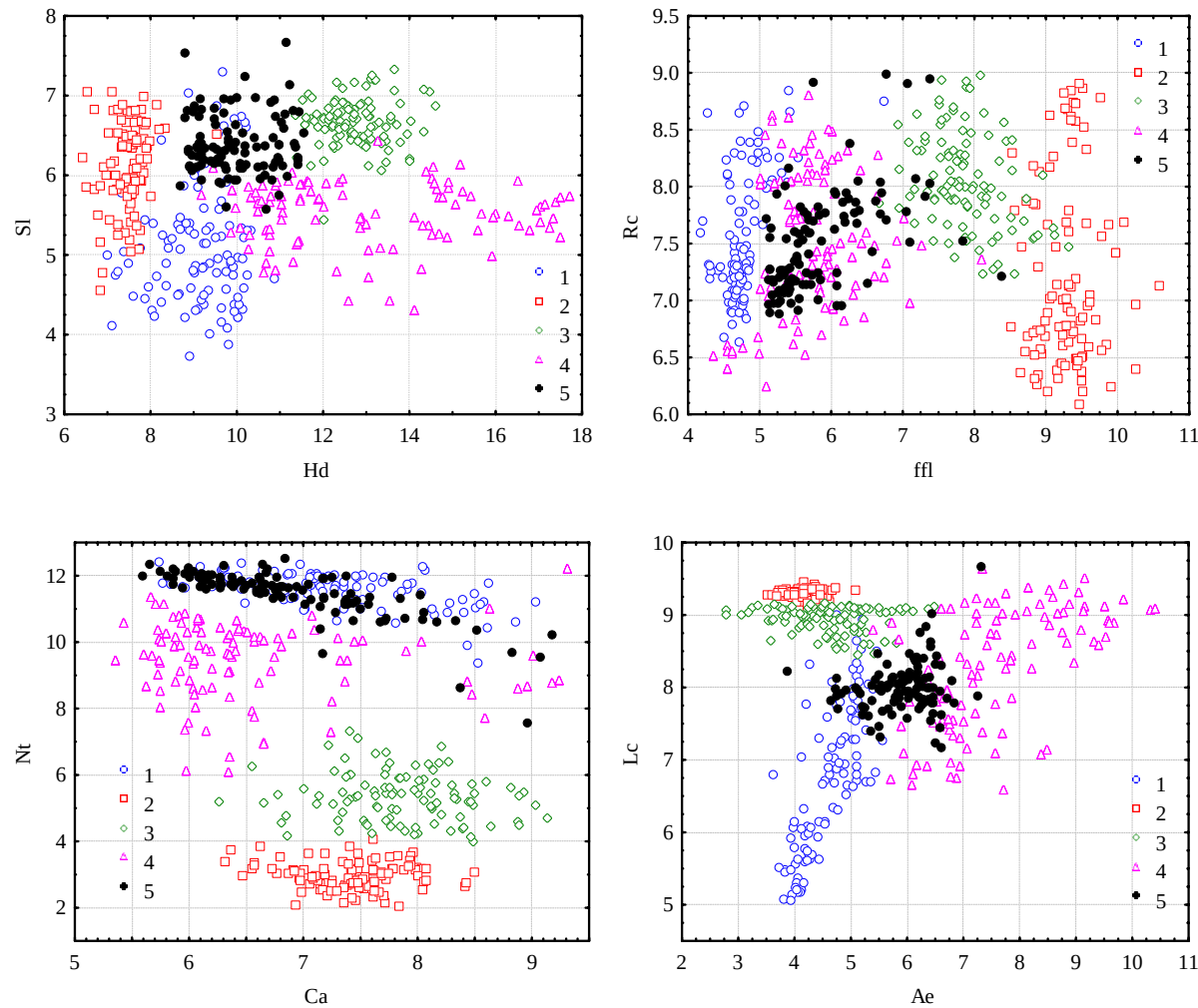


Рис. 7.10. Розташування геоботанічних описів у просторі едафічних фітоіндикаційних шкал і мікрокліматичної шкали освітленості

Умовні позначення: 1 – в'язо-осокорник; 2 – піщаний степ; 3 – луг; 4 – болото; 5 – чорнокленовий дубняк; *Hd* – зволоження едафотопу, *ffl* – змінність зволоження, *Ae* – аерація, *Rc* – режим кислотності, *Sl* – сольовий режим, *Ca* – вміст карбонатних солей, *Nt* – вміст засвоюваних форм азоту.

Екотопи піщаного степу в досліджуваній катені характеризуються найбільшою мінливістю умов зволоження. У межах даного біогеоценозу формуються умови, сприятливі для гідроконтрастофілів. Характерні для сухих степових екотопів, які формуються в умовах надзвичайно нерівномірного зволоження корневмісного шару ґрунту й дуже не значного його промочування опадами або талими водами [551]. У протилежній ділянці градієнту умов мінливості зволоження знаходиться екотоп в'язо-осокорнику з розхідником. У цьому екотопі перевагу мають гідроконтрастофоби. Вони характерні для сирих або вологих лісолугових біогеоценозів з рівномірним стійким зволоженням [551]. Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою кислотності ґрунту статистично достовірні ($F = 25,59$, $p = 0,00$). Найменшим рівнем кислотності ґрунту характеризується піщаний степ, а найбільшим – лугове угруповання. Для піщаного степу характерні субацидофіли, які виростають на слабокислих ґрунтах. Для лугових і болотних угруповань характерні нейтрофіли.

Вміст карбонатів у ґрунтах катени варіює від рівня, сприятливого для карбонатофобів до рівня, сприятливого для гемикарбонатофілів. Найбільш типовими для вивченої катени є акарбонатофіли. Рослини цієї екологічної групи живуть у нейтральних екотопах і витримують незначний вміст карбонатів у ґрунті. Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою вмісту карбонатів у ґрунті статистично достовірні ($F = 50,03$, $p = 0,00$). Найменшим рівнем карбонатів характеризується болотний біогеоценоз, а найбільшим – луговий. Необхідно відзначити, що ця фітоіндикаційна шкала істотно варіює в межах усіх вивчених біогеоценозів.

Важливим аспектом трофності едафотопу є вміст засвоюваних форм азоту, які індикуються шкалою Nt. Найбільш типовими для катени є екотопи, у яких умови сприятливі для нітрофілів, які виростають на досить забезпечених мінеральним азотом ґрунтах. Умови азотного живлення варіюють від сприятливих для анітрофілів до сприятливих для гіпернітрофілів. Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою вмісту засвоюваних форм азоту статистично достовірні ($F = 2727,98$, $p = 0,00$).

Найменший рівень азотного живлення встановлений для піщаного степу, а найбільший – для лісових біогеоценозів (в'язо-осокорник і чорнокленовий дубняк).

Аерація – показник, який відбиває роль забезпечення ґрунту повітрям і роль цього фактора в протіканні хімічних процесів (окислювання/відновлення), у формуванні складу й розвитку ґрунтової мікрофлори й може лімітувати поширення багатьох видів рослин. Найбільш типовими для вивченої катени є субаерофіли – вони займають значно аеровані ґрунти в умовах незначного або помірного промочування корневмісного шару ґрунту опадами або талими водами. Умови аерації ґрунту в межах катени варіюють у межах від сприятливих для гіпераерофілів до сприятливих для субаерофобов. Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою аерації статистично достовірні ($F = 391,24$, $p = 0,00$). Значно погіршеними умовами аерації відрізняється болотний біогеоценоз. У ньому формуються умови, сприятливі для субаерофобів-аерофобів. Так, аерофоби виростають на вологих оглеєних ґрунтах з максимальним капілярним зволоженням корневмісного шару. Ґрунти піщаного степу, луку й в'язо-осокорника здебільшого сприятливі для субаерофілів. Ґрунти в лісовому біогеоценозі балки Орлова займають проміжне положення між болотними та іншими і сприятливі для геміаерофобів.

Найбільш типовий режим освітленості в межах катени формує умови, сприятливі для субгеліофітів (рис. 7.11). Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою освітленості статистично достовірні ($F = 265,52$, $p = 0,00$). Мінімальний рівень освітленості характерний для в'язо-осокорника. У цьому біогеоценозі сприятливі умови знаходять субгеліофіти – рослини світлих лісів. Найбільш прояснений режим характерний для піщаного степу, де сприятливі умови формуються для геліофітів. Слід зазначити, що варіабельність режиму освітленості в піщаному степу мінімальна, тоді як у в'язо-осокорнику умови варіюють від сприятливих для гемісціофітів до сприятливих для геліофітів.

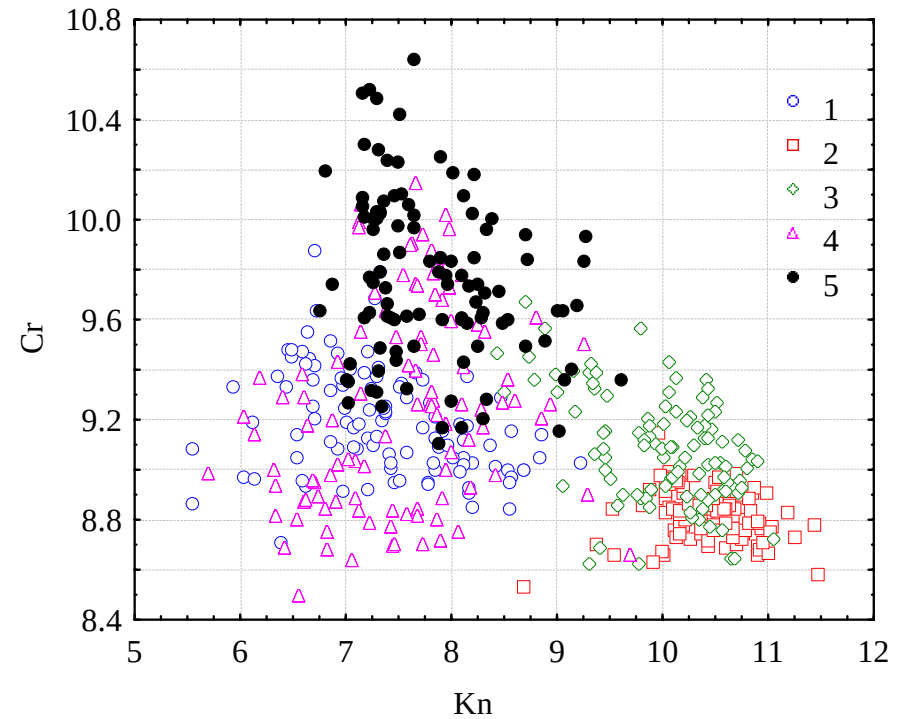
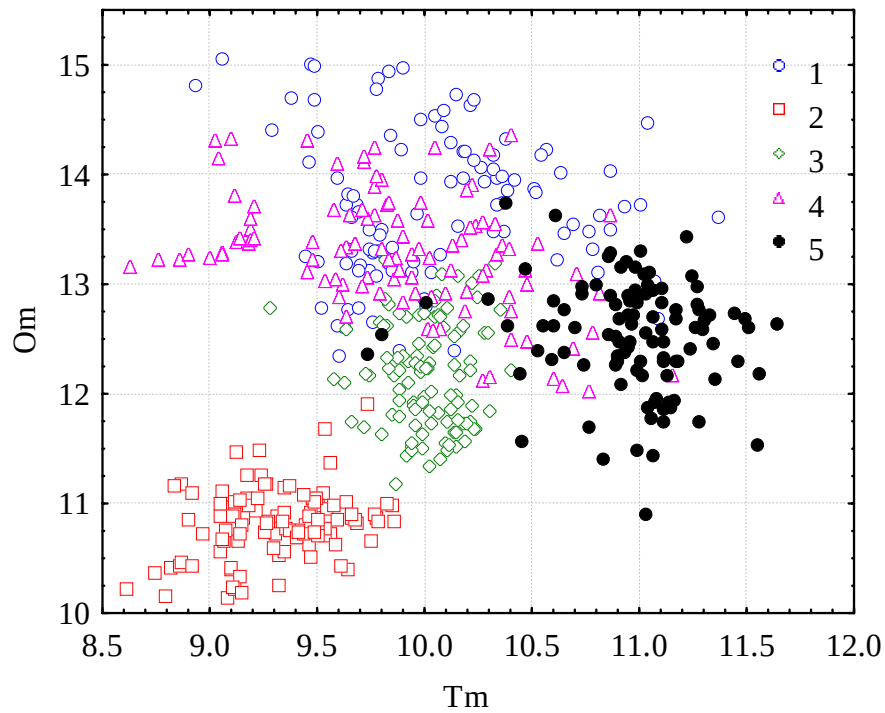


Рис. 7.11. Розташування геоботанічних описів у просторі кліматичних фітоіндикаційних шкал

Умовні позначки: позначення біогеоценозів – см. рис. 1; Tm – терморегим, Om – омброрегим, Cr – кріорегим, Kn континентальність клімату.

Терморезим характеризує кількість тепла, що одержує деяка територія поверхні за певний період (радіаційний баланс – $\text{мДж} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{рік}^{-1}$) [551]. Для вивченої території середня оцінка терморезима становить 10,05, що відповідає оптимуму для субмезотремів. Радіаційний режим може бути оцінений рівним $2103,9 \text{ мДж} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{рік}^{-1}$. Фітоіндикаційне оцінювання вказує на те, що в межах катени терморезим змінюється в діапазоні від 8,61 до 11,64. Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою терморезиму статистично достовірні ($F = 258,41$, $p = 0,00$). Мінімальним рівнем теплозабезпеченості характеризується піщаний степ (9,32). У його межах формуються умови, сприятливі для субмезотермів. Найбільшим рівнем теплозабезпеченості характеризується чорнокленовий дубняк у балці Орлової (10,96). У межах цього біогеоценозу умови сприятливі для мезотермів. Шкала омброрезима відбиває ступінь аридності-гумідності клімату, що визначається вологістю повітря й пов'язана з кількістю опадів, стоком, випаровуваністю, транспірацією, вологістю ґрунтів (Константинов, 1968). Показник омброрезиму інтегрує відносини впливу опадів і термічних ресурсів [551]. Показник омброрезима Om оцінюється як різниця між кількістю атмосферних опадів і випаровуваністю. У межах досліджуваної катени середнє значення фітоіндикаційної шкали омброклімата дорівнює 12,50, що дозволяє оцінити зазначене відношення, як дорівнює $-85,33$ мм. Такий режим омброклімату сприятливий для субаридофітів. Фітоіндикаційні оцінки омброклімата варіюють у межах від 10,13 ($-550,13$ мм, зона оптимуму мезоаридофітів) до 15,05 (416,82 мм, оптимум мезоомброфітів). Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою терморезиму статистично достовірні ($F = 506,60$, $p = 0,00$). Найбільшими показниками за омброшкалою характеризуються лісові біогеоценози (в'язо-осокорник, чорнокленовий дубняк і болото, у межах якого частково перебувають деревні рослини). Найменші показники за шкалою омброклімата встановлені для піщаного степу.

Шкала континентальності клімату відбиває складний характер впливу більших площ моря й суші на атмосферу й кліматоутворюючі процеси (центри

атмосферного тиску, характер циркуляції атмосфери, концентрації й розподіли вологи, кількості й періодичності опадів, амплітуди температур і т.д.) [551]. Усереднена оцінка шкали континентальності по катені становить 8,64, що відповідає геміконтинентальному типу. Цей показник варіює від 5,55 (субокеанічний тип) до 11,49 (субконтинентальний тип). Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою континентальності статистично достовірні ($F = 553,96$, $p = 0,00$). Найбільш високими значеннями показника континентальності характеризуються піщаний степ і луг, а найменшими – інші типи біогеоценозів.

Кріорежим відбиває ступінь морозності клімату – середню температуру самого холодного місяця в році. Середня оцінка шкали криоклімата по вивченій катені склала 9,21, що відповідає температурі самого холодного місяця $-2,89^{\circ}\text{C}$. Такий режим сприяє гемікріофітам. Шкала криоклімата варіює від 8,49 ($-5,65^{\circ}\text{C}$, оптимум для субкріофітів) до 10,64 ($2,58^{\circ}\text{C}$, оптимум гемікріофітів). Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за фітоіндикаційною шкалою криоклімата статистично достовірні ($F = 163,14$, $p = 0,00$). Найменше значення шкали криоклімату встановлено для піщаного степу, а найбільше – для чорнокленового дубняка в балці Орлова.

Оцінка режиму вологості едафотопу за екоморфами О. Л. Бельгарда [35] указує на те, що за цим показником спостерігається варіабельність від сухуватих умов, які сприятливі для мезоксерофітів, до мокрих умов, сприятливих для ультрагігрофітів (рис. 7.12).

Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за гігротопом статистично достовірні ($F = 39,75$, $p = 0,00$). Найбільш сухі умови характерні для псамофільною степу, а найбільш вологі – для болота. Луг і лісові угруповання перебувають на одному рівні режиму вологості (вологі умови, сприятливі для мезогігрофітів). Оцінка трофності едафотопу за екоморфами О. Л. Бельгарда [35] указує на те, що за цим показником спостерігається варіабельність від бідних малородючих ґрунтів, які сприятливі для оліготрофів до багатих родючих ґрунтів, сприятливих для мегатрофів.

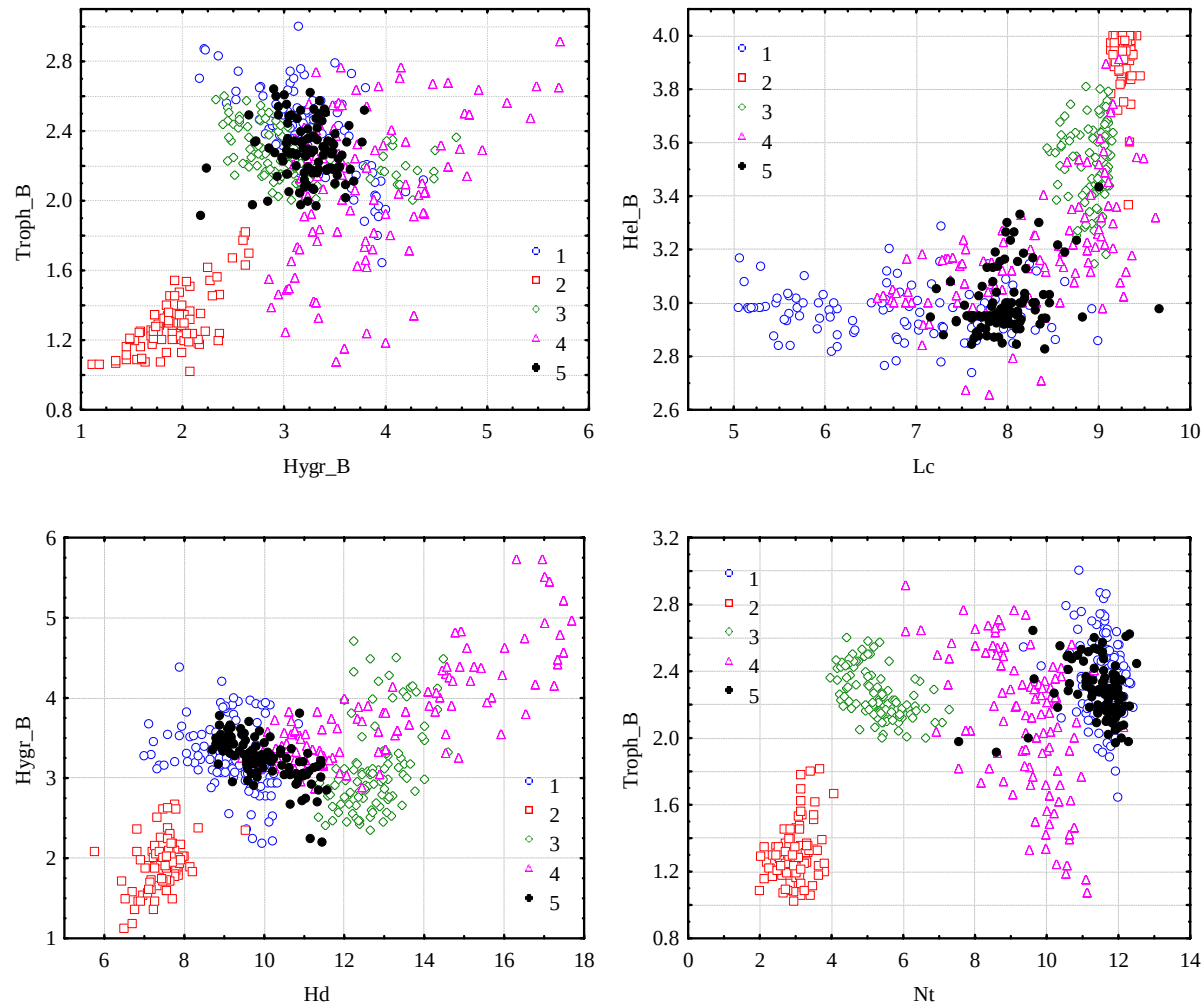


Рис. 7.12. Розташування геоботанічних описів у просторі оцінок гігροтопа та трофотопу за екоморфами О. Л. Бельгарда та порівняння фітоіндикаційних шкал з аналогічними оцінками за екоморфами

Умовні позначення: позначення біогеоценозів – див. рис. 1; Hygr_B – оцінка гігροтопа; Troph_B – оцінка трофотопу; Hel_B – оцінка геліотопу; інші позначення – див. рис. 1 і 2.

Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за трофністю едафотопу статистично достовірні ($F = 21,69$, $p = 0,00$). Найменша трофність едафотопу характерна для псамофільного степу, а найбільша – для в'язо-осокорника.

Світловий режим варіює в межах від напівтіньового, який створює оптимальні умови для геліосціофітів, до проясненого, сприятливого для геліофітів. Розбіжності між вивченими типами біогеоценозів за світловим режимом статистично достовірні ($F = 275,52$, $p = 0,00$). Закономірно, найбільш прояснений режим характерний для піщаного степу. Затінені умови представлені в лісових угрупованнях, проміжне положення займають лугові й болотні біогеоценози. Екоморфи О. Л. Бельгарда [35] і фітоіндикаційні шкали Я. П. Дідуха [551] на різній методологічній основі дозволяють оцінити деякі аналогічні властивості екотопу. Нами було проведене порівняння деяких з них. Порівняння фітоіндикаційною шкали L_c і оцінки світлового режиму на основі структури геліоморф показало, що ці два показники тісно позитивно між собою корелюють ($r = 0,72$, $p = 0,00$). Однак слід зазначити, що в більш затінених умовах фітоіндикаційна шкала виявляється більш чутливою, тоді як в умовах більшої освітленості більшою інформаційною цінністю володіє геліоморфічна структура. Фітоіндикаційна шкала вологості та бальна характеристика гігротопу також сильно статистично вірогідно корелюють між собою ($r = 0,66$, $p = 0,00$). Однак аналіз діаграми розсіювання свідчить про те, що при загальному тренді позитивної кореляції на рівні окремих біогеоценозів зв'язок має протилежний характер. Так, для піщаного степу, луку та болота ($r = 0,40$, $p = 0,00$; $r = 0,43$, $p = 0,00$; $r = 0,79$, $p = 0,00$ відповідно), а для в'язо-осокорника і чорнокленового дубняку ($r = -0,29$, $p = 0,003$ і $r = -0,65$, $p = 0,003$ відповідно). Таким чином, для трав'янистих угруповань спостерігається позитивний кореляційний зв'язок між фітоіндикаційними оцінками вологості та бальною характеристикою гігротопа, а в лісових угруповань зв'язок зворотній.

Показник трофності у відображається різними фітоіндикаційними шкалами: R_c , Sl , Ca , Nt . Показник вмісту карбонатів Ca не корелює із трофністю за трофоморфам ($r = -0,01$, $p = 0,88$). Незначна негативна кореляція встановлена між

бальною оцінкою трофотопу й фітоіндикаційною оцінкою вмісту солей ($r = -0,07$, $p = 0,01$), а з оцінкою кислотності встановлена позитивна кореляція ($r = 0,24$, $p = 0,00$). Найбільша кореляція встановлена між бальною оцінкою трофотопу та фітоіндикаційною оцінкою вмісту засвоюваних форм азоту ($r = 0,60$, $p = 0,00$). Таким чином, у межах вивченої катени оцінка трофотопу найбільшою мірою відбиває забезпеченість рослин доступними формами азоту. У різних біогеоценозах кореляція між цими показниками істотно різна. Так, для піщаного степу кореляція позитивна ($r = 0,31$, $p = 0,001$), для в'язо-осокорника, луку та болота – негативна ($r = -0,19$, $p = 0,05$; $r = -0,53$, $p = 0,00$, $r = -0,51$, $p = 0,00$ відповідно), а для чорнокленового дубняку в балці Орлової зв'язку не встановлено ($r = -0,06$, $p = 0,53$). Аналіз кореляцій між матрицями, отриманих після різних способів трансформації даних за ценоморфічною структурою рослинних угруповань і матрицями відстаней фітоіндикаційних шкал і екоморф показав, що оптимальним способом трансформації є балансовий (табл. 7.8).

Таблиця 7.8

Тест Мантеля між матрицею, отриманою після лог-трансформації композитних даних за ценоморфічною структурою рослинних угруповань і матрицями відстаней фітоіндикаційних шкал і екоморф

Базиси трансформації	Тест Мантеля	p -рівень
Базовий	0,17	0,001
Балансовий	0,23	0,001
Оптимальний	0,17	0,001
Pbhclust	0,15	0,001
Pbmaxvar	0,16	0,001
Pbangprox	0,11	0,001

Примітка – * матриця географічних відстаней у якості керуючої змінної

Матриця внесків змінних в обчислення лог-трансформованих змінних за балансовим алгоритмом дає можливість змістовно інтерпретувати нові змінні, які отримані після трансформації композитних даних (табл. 7.9). Катений підхід припускає упорядкування пробних площ уздовж істотного градієнта, очевидного в межах даного ландшафту. Маркером такого градієнта звичайно виступає висота

рельєфу. Пробні площі розташовують від найбільш піднесених позицій (як правило, це плакор), до найбільш знижених – ділянки поблизу русла ріки. Аналогічне розташування пробних площ має місце й у нашому дослідженні. Пробна площа «Піщаний степ» розташована на вершині дюнного пагорба, а пробні площі «Луг» і «Болото» – поблизу р. Протічъ.

Таблиця 7.9

Матриця внесків змінних в обчислення лог-трансформованих змінних за балансовим алгоритмом

Змінні	Лог-трансформирование змінні					
	ilr1	ilr2	ilr3	ilr4	ilr5	ilr6
Pal	-0,71	0,00	0,00	0,00	0,50	0,33
Pr	0,71	0,00	0,00	0,00	0,50	0,33
Ps	0,00	-0,71	0,00	0,00	-0,50	0,33
Ptr	0,00	0,71	0,00	0,00	-0,50	0,33
Ru	0,00	0,00	-0,71	0,41	0,00	-0,44
Sil	0,00	0,00	0,71	0,41	0,00	-0,44
St	0,00	0,00	0,00	-0,82	0,00	-0,44

Для виявлення реальної природи екологічних градієнтів нами проведений дискримінантний аналіз фітоіндикаційних шкал і екоморфічних характеристик рослинності, що дозволяє виявити ті фактори, які приводять до екологічних розбіжностей вивчених типів біогеоценозів у межах катени (табл. 7.10). Канонічний корень 1 найбільш чутливий до протилежного взаємозв'язку змінності зволоження й забезпеченості ґрунту доступними формами азоту. За цій оссю чітко протиставляються угруповання піщаного степу як такі, для яких характерна значна варіабельність режиму зволоження й низький рівень забезпеченості ґрунту азотом з однієї сторони й лісові й болотні угруповання – з іншої (рис. 7.13).

Канонічний корень 2 відбиває диференціювання біогеоценозів по градієнту вологості й мінерального живлення. Ця вісь позитивно корелює з показниками вологості едафотопу (Hd, Hygr_B) і трофності (Rc, Sl, Troph_B).

Об'єднана межгруповая кореляційна матриця канонічних коренів,
отриманих після дискримінатного аналізу та фітоіндикаційних шкал і показників
екоморфічної структури рослинності

Показники	Корінь 1	Корінь 2	Корінь 3	Корінь 4
<i>Фітоіндикаційні шкали за Я. П. Дідухом [551]</i>				
Hd	-0,07	0,47	-0,34	0,04
ffl	0,43	0,10	0,07	-0,19
Rc	-0,01	0,14	0,03	0,04
Sl	0,08	0,20	0,11	-0,38
Ca	0,05	0,08	0,18	0,07
Nt	-0,61	-0,23	0,03	-0,25
Ae	-0,12	0,06	-0,60	-0,23
Tm	-0,13	0,08	0,16	-0,48
Om	-0,25	0,06	-0,10	0,35
Kn	0,27	0,15	0,20	-0,02
Cr	-0,11	0,02	0,02	-0,40
Lc	0,17	0,14	-0,14	-0,22
<i>Індекси, засновані на екоморфах за О. Л. Бельгардом [35]</i>				
Troph_B	-0,18	0,23	0,15	0,03
Hygr_B	-0,15	0,18	-0,21	0,04
Hel_B	0,34	0,01	-0,05	0,10
<i>Лог-трансформована ценоморфічна структура</i>				
ilr_1	0,00	0,33	0,08	0,09
ilr_2	-0,08	0,18	0,00	0,00
ilr_3	-0,08	-0,14	0,01	0,03
ilr_4	-0,04	-0,17	-0,16	-0,10
ilr_5	-0,03	0,34	0,09	0,12
ilr_6	0,06	0,17	0,10	0,14
<i>Статистичні характеристики канонічних коренів</i>				
Власне число	54,04	9,24	5,63	3,53
Лямбда Уїлкса	0,00	0,00	0,03	0,22
p-рівень	0,00	0,00	0,00	0,00

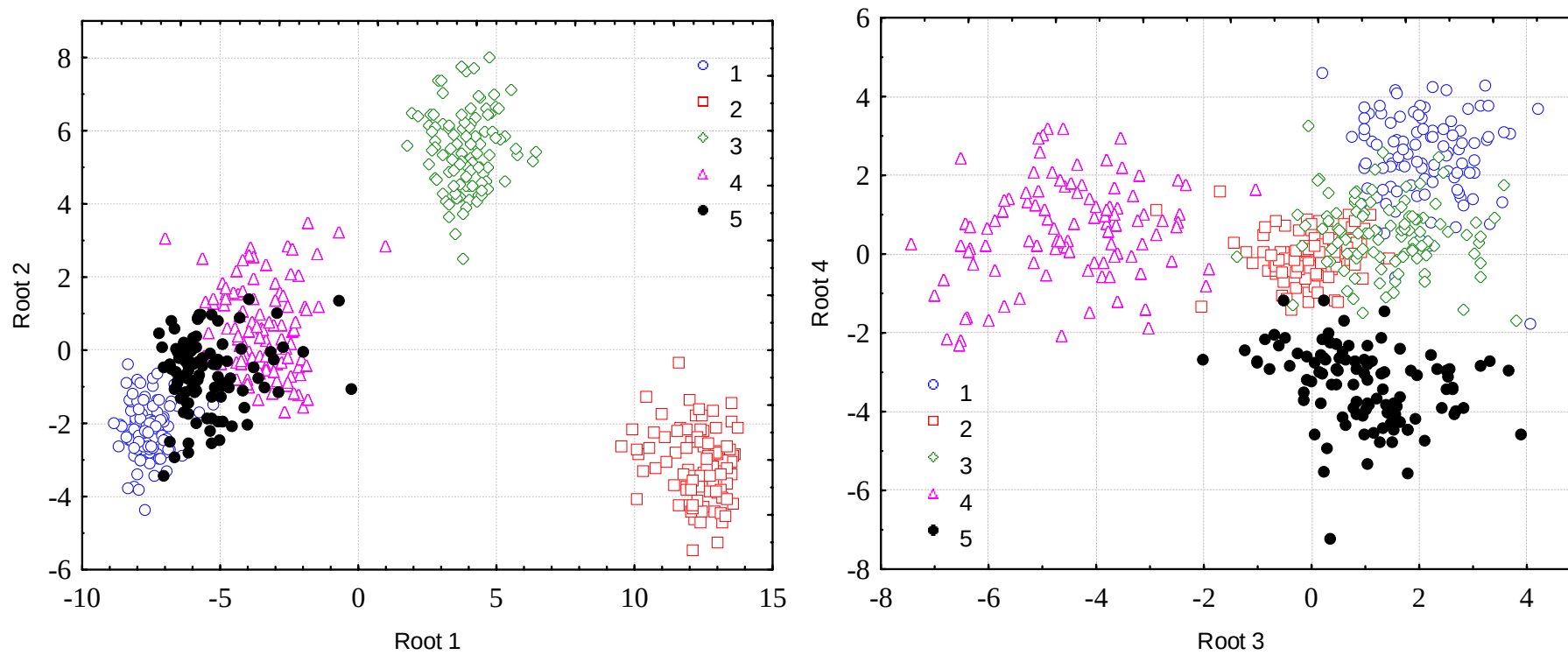


Рис. 7.13. Розташування геоботанічних описів у просторі дискримінантних функцій

Також ця вісь чутлива до ценотичних особливостей рослинного покриву. Вона позитивно корелює з ilr_1 (співвідношення палюдантів і пратантів) і ilr_5 (співвідношення палюдантів і пратантів до псаммофітів і петрофітів), а негативно – з ilr_3 (співвідношення рудерантів і сільвантів) і ilr_4 (співвідношення степантів до рудерантів і сільвантів). За цій оссю істотно відрізняється луговий біогеоценоз від усіх інших. Канонічний корень 3 чутливий до аерації ґрунту та до його вологості, а також до ценоморфічної структури. Найбільшою кореляцією відрізняється змінна ilr_4 , що відбиває співвідношення степантів з однієї сторони та рудерантів і сільвантів – з іншої. За виміром 3 істотно відрізняється болото від усіх інших біогеоценозів. Канонічний корень 4 чутливий до комплексу кліматичних фітоіндикаційних шкал – термоклімату, омброклімату, кріоклімату та освітленості, а також до мінералізації ґрунтового розчину та забезпеченості ґрунту доступними формами азоту. За цій оссю диференціюються такі біогеоценози, як в'язо-осокорник і чорнокленовий дубняк.

Таким чином, у межах вивченої катени можуть бути виділені чотири диференціальних градієнтів факторів середовища: градієнт трофності, вологості, аерації й мікрокліматичних особливостей. Ці градієнти, кількісно виражені як значення канонічних осей та їх можна використати як фактори середовища, вплив яких на структуру й різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни може бути оцінено.

7.3. Різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни

Оцінки α -, β - та γ -різноманіття метаугруповання ґрунтових безхребетних на основі кількості видів наведені на рисунку 7.14. Загальне α -різноманіття становить 5,25 видів (2,5 %-й квантиль – 5,19 видів, 97,5-й квантиль – 5,32 видів). Загальне γ -різноманіття становить 108 видів (2,5 %-й квантиль – 103,33 видів, 97,5-й квантиль – 112,33 видів). Загальне β -різноманіття становить 20,55 (2,5 %-й квантиль – 19,71, 97,5-й квантиль – 21,36).

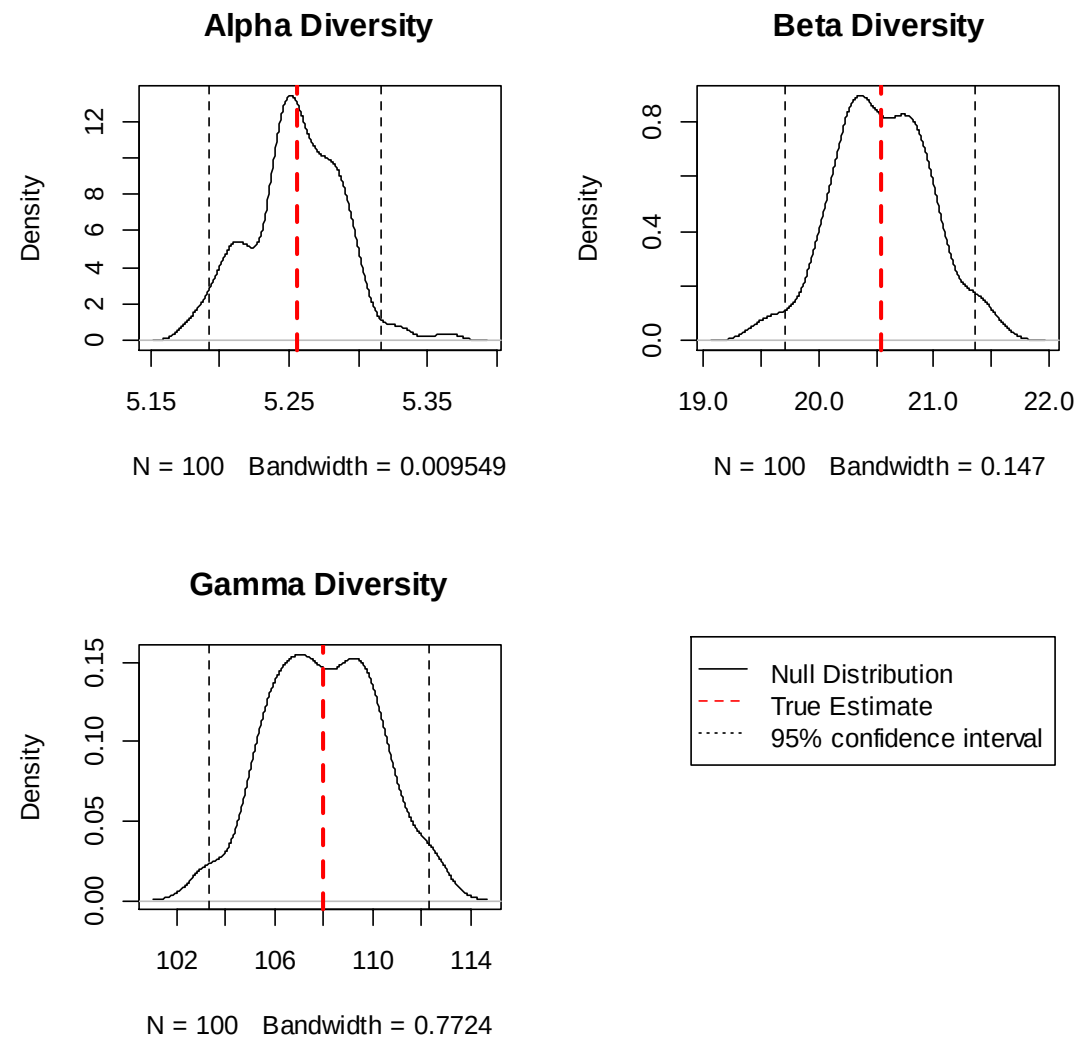


Рис. 7.14. Оцінки α -, β - та γ -різноманіття метагрупування ґрунтових безхребетних на основі кількості видів

Оцінки α -, β - та γ -різноманіття метаугруповання ґрунтових безхребетних на основі індексу Шеннона наведені на рисунку 7.15. Загальне α -різноманіття становить 3,63 біт/вид (2,5 %-й квантиль – 3,58 біт/вид, 97,5-й квантиль – 3,71 біт/вид). Загальне γ -різноманіття становить 31,73 біт/вид (2,5 %-й квантиль – 30,77 біт/вид, 97,5-й квантиль – 32,61 біт/вид). Загальне β -різноманіття становить 8,73 (2,5 %-й квантиль – 8,47, 97,5-й квантиль – 9,02).

Таблиця результатів аналізу девіації включає переклад девиации в ^1H (ентропія) і ^1D (різноманіття), що дозволяє зробити ряд інтерпретацій і порівнянь (табл. 7.11). Модель MDM включає константу (γ -різноманіття), канонічні змінні 1–4, отримані при дискримінантному аналізі фітоіндикаційних і екоморфічних показників рослинності й сайти (α -різноманіття).

Як показав пермутаційний тест, вплив вивчених факторів на різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни є статистично достовірним. Послідовний аналіз ефектів свідчить про те, що канонічна змінна 1 визначає 19,8 % (0,43) всієї присутньої ентропії (3,43–1,29), канонічна змінна 2 визначає 5,5 % (0,12), змінна 3 – 7,7 % (0,16), змінна 4 – 6,0 % (0,13). Інші особливості біогеоценозів, які не описуються обраними характеристиками рослинного покриву, описують 5,53 % (0,12) ентропії. На частку α -різноманіття припадає 55,8 % (1,21) ентропії. Це свідчить про те, що на різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни впливають також інші фактори.

Якщо отримані результати виразити в термінах різноманіття, то γ -різноманіття дорівнює 31,73 (можливе максимальне значення дорівнює 108), а α -різноманіття дорівнює 3,64 (можливе мінімальне значення дорівнює 1). Відношення цих значення дає β -різноманіття 8,72 (можливий діапазон – 1–108).

У загальній редукції кількості видів $31,73 - 3,64 = 28,09$, фактором R1 обумовлена редукція 11,06 видів, фактором R2 – 2,34 видів, R3 – 2,66 видів, R4 – 1,88 видів, а фактором типу біогеоценозу – 1,60 видів. Таким чином, одержані результати свідчать про значну роль досліджених екологічних факторів у структуруванні β -різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни.

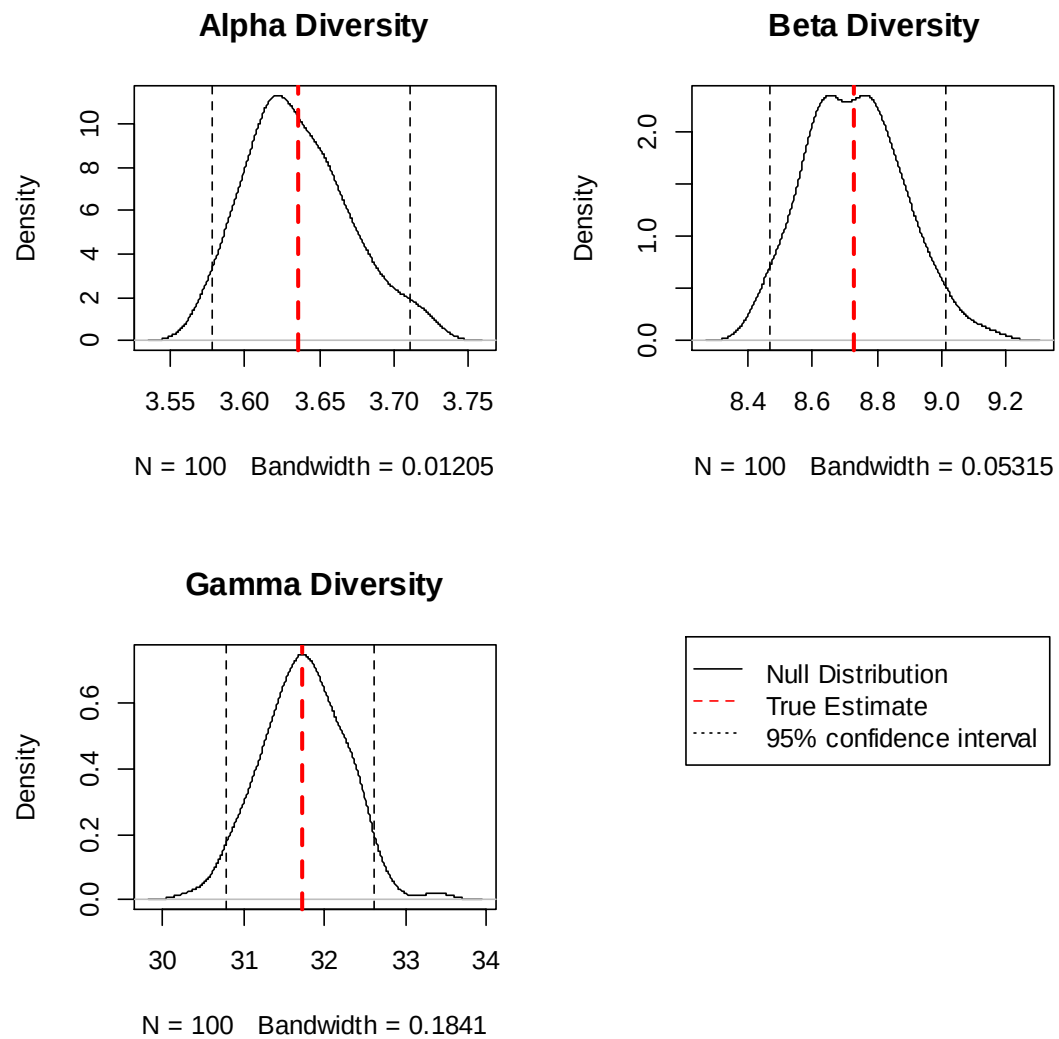


Рис. 7.15. Оцінки α -, β - та γ -різноманіття метагрупування ґрунтових безхребетних на основі індексу Шеннона

Аналіз девіації, ентропії й різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни відповідно до MDM-підходу

Модель	DF	DF-Diff	Dev	Dev-Diff	Ent	Ent-Diff	<i>p</i> -рівень	Div	Div-Ratio
γ -різноманіття	56068	–	3630.2	–	3.46	–	–	31.73	–
R1	55961	107	3180,1	450,06	3,03	0,43	0,00	20,67	1,54
R1+R2	55854	107	3053,7	126,43	2,91	0,12	0,01	18,33	1,13
R1+R2+R3	55747	107	2889,4	164,28	2,75	0,16	0,01	15,67	1,17
R1+...+R4	55640	107	2755,4	134,00	2,62	0,13	0,01	13,79	1,14
R1+...+R4+N	55212	428	2625,6	129,77	2,50	0,12	0,01	12,19	1,13
α -різноманіття	0	55212	1355,3	1270,37	1,29	1,21	1,00	3,64	3,35

Умовні позначки: R1, ..., R4 – канонічні корені, отримані за результатами дискримінантного аналізу фітоіндикаційних і екоморфічних характеристик рослинності; N – категоріальна змінна, яка вказує на типи вивчених біогеоценозів; DF – ступені волі; DF-Diff – зміна ступенів волі; Dev – девіація; Dev-Diff – зміна девіації; Ent – ентропія; Ent-Diff – зміна ентропії; *p*-рівень – рівень значимості, оцінений за пермутаційним тестом; Div – різноманіття; Div-Ratio – зміна різноманіття

7.4. Ординація угруповання макрофауни засобами неметричного шкалювання

Для ординації метаугруповання ґрунтової макрофауни було застосоване неметричне багатовимірне шкалювання, що вважається однією з найкращих і робастних процедур непрямої ординації [675]. Під робастністю розуміється здатність методу давати надійні результати навіть тоді, коли порушуються припущення, що лежать у його основі. Неметричне шкалювання може застосовуватися для ситуацій з будь-яким характером відгуку угруповань живих організмів на фактори навколишнього середовища. Однак застосування цього методу сполучено з деякими особливостями. Насамперед, це вибір матриці вимірів відстані між об'єктами. Відомий широкий перелік вимірів відстані й залежно від вибору результат проведеного аналізу може сильно розрізнятися. Крім того, розрахункова процедура виконання неметричного шкалювання є ітераційною без гарантованого збіжного рішення. Це значить, що користувач повинен розглянути кілька альтернативних результатів і деяким чином розпізнати й вибрати краще рішення. Для визначення кращої метрики розбіжності-подібності можна виходити із припущення про те, що отримана на її основі матриця повинна характеризуватися найбільшою ранговою кореляцією з факторами зовнішнього середовища [480]. У таблиці 7.12 наведені результати обчислення кореляції Спірмена з матрицями дистанцій між сайтами відбору проб, установленими за видовою структурою угруповань ґрунтової макрофауни і матрицями дистанцій, знайденими на основі факторів навколишнього середовища. Аналіз отриманих даних свідчить про те, що найбільшою кореляцією з факторами середовища характеризується матриця на основі метрики Брея-Куртиса з попередньою трансформацією даних за Хеллінджером [621]. Багатовимірне шкалювання дозволяє у просторі меншої розмірності відобразити вихідний багатовимірний масив даних. Стрес є мірою точності відображення вихідних даних у просторі меншої розмірності – чим менше ця статистика, тим краще відображення.

Таблиця 7.12

Коефіцієнти рангової кореляції Спірмена матриць вимірів розбіжності-подібності між сайтами відбору проб за таксономічною матрицею рослин і змінних навколишніх середовища

Метрика	Спосіб трансформації даних										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Евклідова	0.07	0.16	0.17	0.23	0.13	0.12	0.34	0.13	0.36	0.29	0.19
Манхеттенівська	0.09	0.15	0.15	0.36	0.15	0.13	0.28	0.15	0.30	0.31	0.36
Гувера	0.15	0.16	0.17	0.22	0.15	0.15	0.23	0.15	0.22	0.22	0.19
Брея-Куртіса	0.37	0.38	0.38	0.37	0.37	0.36	0.36	0.37	0.41	0.39	0.37
Кульчинського	0.35	0.36	0.36	0.37	0.36	0.35	0.36	0.36	0.39	0.39	0.37
Морісіта	–	–	–	–	0.00	0.08	–	0.00	–	0.29	–
Горна-Морісіта	0.35	0.36	0.37	0.35	0.36	0.35	0.35	0.36	0.37	0.38	0.36
Као	0.33	0.36	0.37	0.15	0.15	0.28	0.20	0.15	0.22	0.24	0.05
Жаккара	0.37	0.38	0.38	0.37	0.37	0.36	0.36	0.37	0.39	0.39	0.37
Моунфорда	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37
Рауппа-Кріка	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37
Канберра	0.36	0.37	0.38	0.39	0.36	0.36	0.38	0.36	0.39	0.39	0.37
Чао	0.38	0.38	0.39	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.39	0.39	0.37
Махаланобіса	0.08	0.08	0.08	0.09	0.08	0.08	0.09	0.08	0.08	0.09	0.06

Умовні позначки: 1 – дані не трансформовані; 2 – логарифмовані дані; 3 – корень квадратний; 4 – дані, ділені на маргінальну суму; 5 – дані, ділені на маргінальний максимум; 6 – дані, ділені на маргінальну суму й помножені на кількість ненульових значень; 7 – нормалізовані дані (маргінальна сума квадратів значень дорівнює 1); 8 – стандартизовано до діапазону 0–1; 9 – перетворення Хеллінджера; 10 – χ^2 -трансформація; 11 – вісконсіанська трансформація.

Питання про кількість вимірів може бути вирішене шляхом оцінки швидкості зміни стресу при збільшенні кількості вимірів. Якщо при збільшенні кількості вимірів зменшення стресу відбувається повільно, то такий приріст кількості не дає істотного поліпшення якості відображення. Таким чином, різкий перегин кривої стрес-кількість вимірів може вказувати на оптимальну кількість вимірів. Різкість перегину підсилюється, якщо використати диференціальний стрес [480] – різницю значень стресу між сусідніми числами вимірів (рис. 7.16). Проведені розрахунки свідчать про те, що варіант багатовимірної шкалювання із шістьма багатомірними вимірами достатній для точного відображення вихідного масиву даних про структуру угруповання макрофауни. Виміри, одержані після шкалювання, відбивають істотні тренди мінливості угруповання ґрунтової макрофауни і вони можуть бути пояснені за допомогою факторів середовища, які маркіруються фітоіндикаційними шкалами й екоморфічними характеристиками середовища (табл. 7.13).

Вимір 1 найбільшою мірою може бути пояснено градієнтом умов трофності едафотопу, вимір 2 – вологістю, вимір 3 – режимом аерації ґрунту, 4 – кількістю карбонатів. Виміри 5 і 6 мають складну факторну природу, яку важко інтерпретувати змістовно. Залежність багатомірних шкал 1–4 від найбільш інформативних для їхнього визначення факторів середовища представлені на рисунку 7.17.

Таким чином, тренди мінливості структури метаугруповання ґрунтової макрофауни чітко залежать від таких градієнтів, як трофність і вологість едафотопу. Групи ґрунтової макрофауни, які знаходять оптимальні умови при тих або інших режимах трофності й вологості позначаються як трофоценоморфи та гігроморфи відповідно [120, 237].

Багатовимірні виміри 3 і 4 показують актуальність у структуруванні метаугруповання ґрунтової макрофауни таких факторів, як режим аерації едафотопу та карбонатність ґрунтів. Відповідно, можна виділити такі екоморфи ґрунтових тварин, як аероморфи та карбонатоморфи.

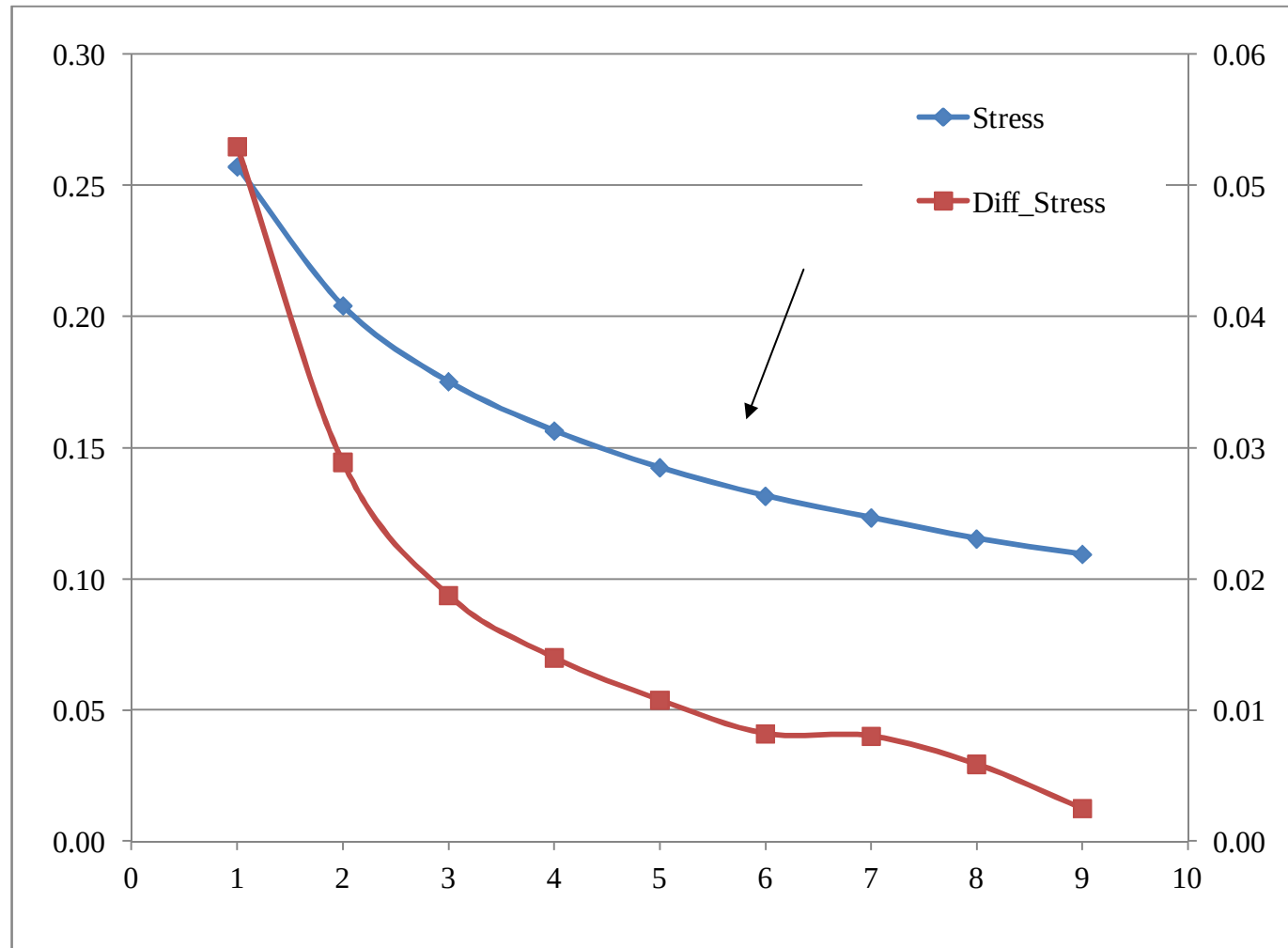


Рис. 7.16. Залежність стресу та диференціального стресу від кількості вимірів

Умовні позначки: вісь абсцис – кількість вимірів; вісь ординат – стрес (Stress, ліворуч) і диференціальний стрес (Diff_Stress, праворуч).

Стрілка вказує на зону різкого перегину диференціального стресу.

Уточнення структури трофоценоморф і гігоморф і встановлення аероморф і карбонатоморф може бути проведене за наступною методикою. Використана процедура неметричного багатовимірного шкалювання дозволяє в одному просторі відобразити як розташування видів (рис. 7.18, А), так і розташування сайтів (рис. 7.18, В). Багатовимірні шкали одночасно вимірюють як властивості видів, так і властивості сайтів.

Таблиця 7.13

Частка поясненої фітоіндикаційними шкалами та екоморфічними характеристиками рослинності дисперсії осей і розподіл інформаційної значимості між багатовимірними шкалами

Показники	NMDS1	NMDS2	NMDS3	NMDS4	NMDS5	NMDS6	R^2	Pr(>r)
<i>Фітоіндикаційні шкали</i>								
Hd	-0,40	0,62	-0,41	-0,37	0,34	0,17	0,50	0,001
ffl	0,73	-0,01	-0,15	-0,64	-0,16	-0,04	0,57	0,001
Rc	-0,45	0,43	-0,13	-0,53	-0,56	0,03	0,15	0,001
Sl	0,09	-0,41	-0,37	-0,81	-0,13	0,11	0,24	0,001
Ca	0,12	0,16	0,47	-0,83	-0,19	-0,08	0,21	0,001
Nt	-0,72	-0,30	0,02	0,63	0,05	0,05	0,63	0,001
Ae	-0,31	0,25	-0,67	0,38	0,46	0,20	0,33	0,001
Tm	-0,63	-0,76	-0,09	0,01	-0,13	0,04	0,53	0,001
Om	-0,73	0,36	0,07	0,52	0,20	0,16	0,51	0,001
Kn	0,59	0,08	0,09	-0,79	-0,10	-0,09	0,48	0,001
Cr	-0,67	-0,64	-0,28	-0,02	0,08	0,24	0,35	0,001
Lc	0,53	0,13	-0,40	-0,71	0,09	0,16	0,43	0,001
<i>Індекси, засновані на екоморфах</i>								
Troph_B	-0,92	-0,01	0,28	-0,20	0,10	0,16	0,57	0,001
Hygr_B	-0,67	0,43	-0,41	0,22	0,23	0,30	0,48	0,001
Hel_B	0,77	0,21	-0,05	-0,60	0,00	-0,03	0,62	0,001
<i>Лог-трансформована ценоморфічна структура</i>								
ilr_1	-0,17	0,36	0,10	-0,91	0,09	-0,07	0,43	0,001
ilr_2	-0,85	0,34	0,02	-0,37	0,08	0,13	0,29	0,001
ilr_3	-0,18	-0,23	0,30	0,90	-0,01	-0,13	0,19	0,001
ilr_4	0,00	-0,27	-0,34	0,88	0,16	0,10	0,25	0,001
ilr_5	-0,12	0,46	0,26	-0,83	0,11	0,07	0,46	0,001
ilr_6	0,10	0,46	0,10	-0,86	0,07	0,12	0,37	0,001

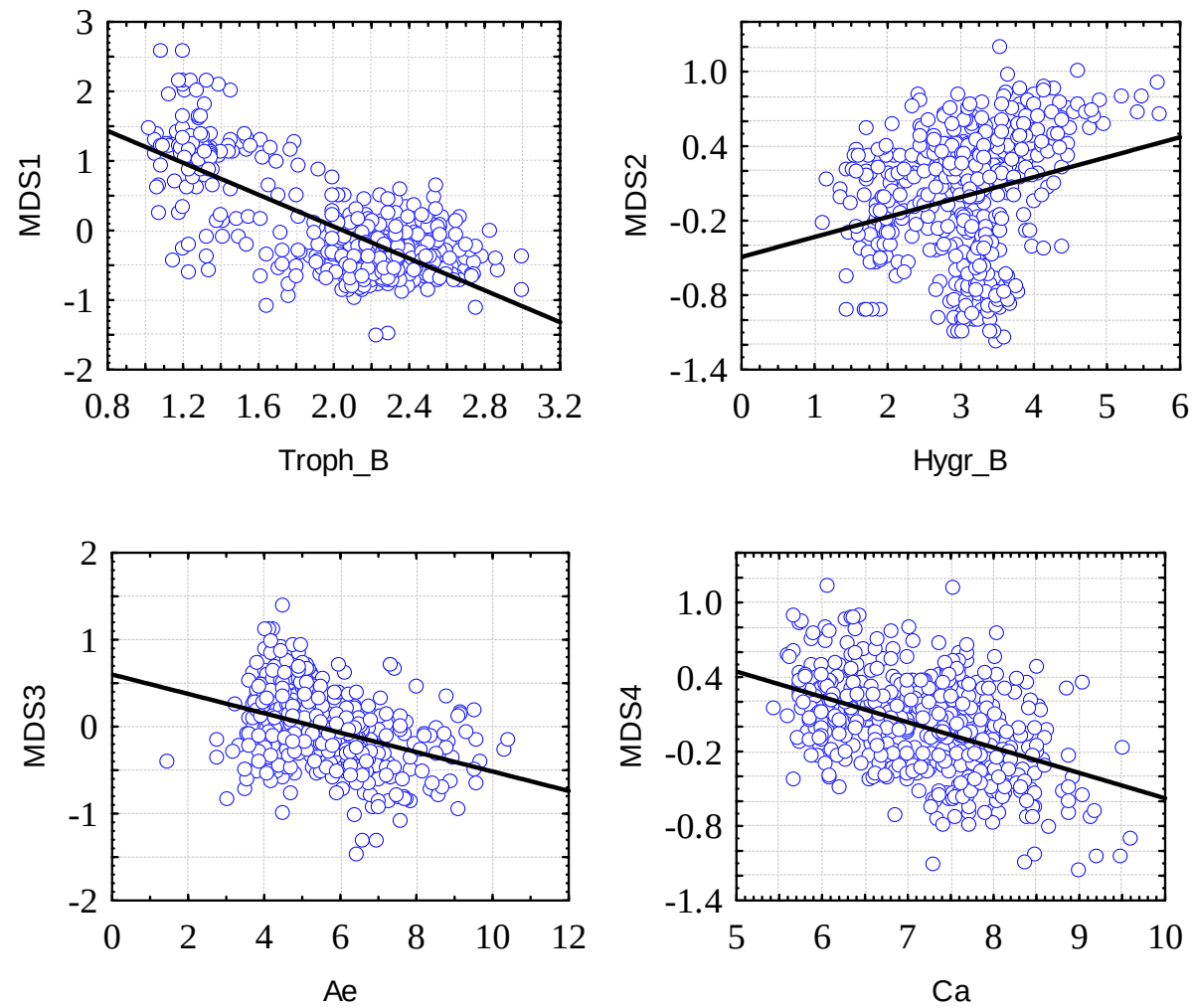


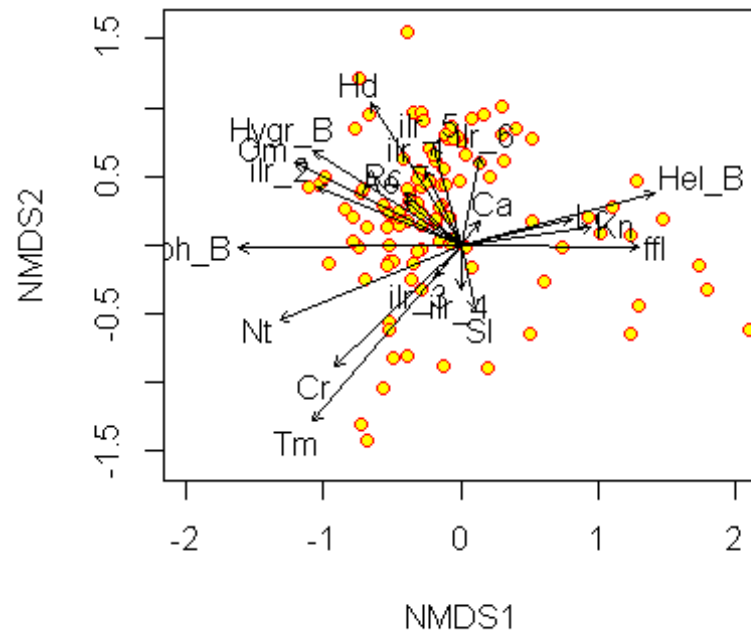
Рис. 7.17. Залежність багатовимірних шкал 1–4 від найбільш інформативних для їхнього визначення факторів середовища

7.5. Обґрунтування аероморф та карбонатоморф макрофауни

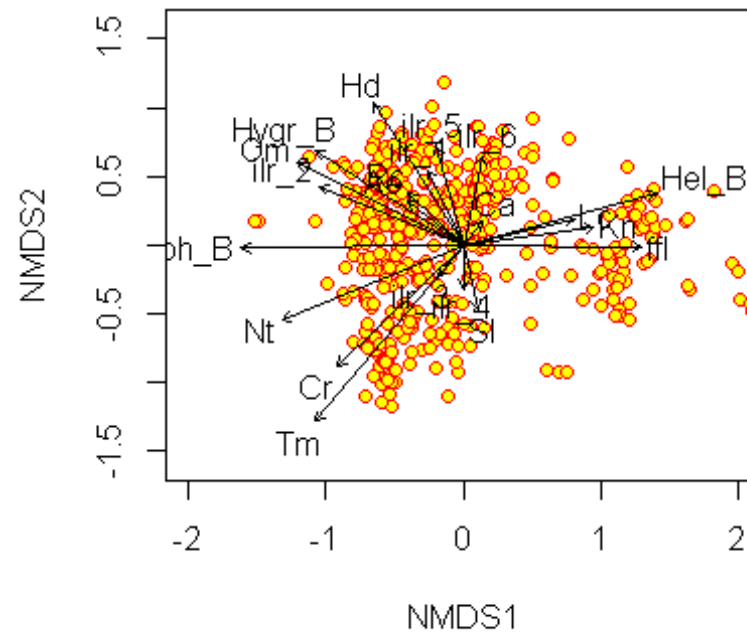
Кожний сайт характеризується вектором із шести значень кожного з вимірів. У свою чергу кожний з видів також характеризується вектором із шести значень кожного з вимірів. Кожний із сайтів також характеризується деякими значеннями факторів середовища, виражених за допомогою фітоіндикаційних шкал і екоморфічних характеристик рослинного покриву. Значення цих факторів можуть бути індикувані за допомогою багатовимірних вимірів, що відбивають тренди мінливості метаугруповання ґрунтової макрофауни. Завдання індикації може бути виконане за допомогою множинного регресійного аналізу. У такій моделі залежною змінною виступають значення факторів середовища, а предикторами – багатовимірні виміри. Регресійні моделі будуються на основі матриці даних сайтів. Ці моделі дозволяють оцінити значення відповідних факторів на основі властивостей тваринного населення ґрунтів у кожному сайті.

У матриці даних видів представлені тільки значення багатовимірних змінних. Значення факторів середовища можуть бути оцінені на основі раніше отриманих регресійних моделей, тому що і сайти і види характеризуються однотипними змінними – значеннями багатомірних шкал. Ці оцінки будуть визначати найбільш типові значення факторів середовища для кожного виду. Ґрунтуючись на цих оцінках види можуть бути згруповані, а отримані групи є нічим іншим, як екоморфами ґрунтових тварин. Регресійні моделі для оцінки трофності, вологості, аерації та карбонатності едафотопу за допомогою багатовимірних шкал, отриманих у результаті багатовимірного шкалювання метаугруповання ґрунтової макрофауни, представлені в таблиці 7.14.

Прогнозні властивості моделей убувають у порядку, який відповідає порядку багатомірних шкал. Найбільшою прогнозною здатністю характеризується модель для трофності едафотопу ($R_a^2 = 0,57$), а найменшою – для карбонатності ґрунтів ($R_a^2 = 0,31$). Стандартизовані регресійні коефіцієнти дозволяють оцінити внесок різних предикторів у регресійну модель.



A



B

Рис. 7.18. Розміщення у просторі вимірів 1 і 2 видів (A) і сайтів (B). Векторами показані статистично достовірні фактори, що пояснюють багатовимірні шкали. Координати вершини вектора – см. табл. 1

Так, для індексу трофності найбільшу роль відіграє багатовимірна шкала 1, для індексу вологості – шкали 1–3, для аерації ґрунту – шкали 3, для карбонатності ґрунту – шкала 4.

Якщо у якості предикторів використати значення багатовимірних шкал, які характеризують кожний окремий вид, то за відповідними регресійними моделями ми зможемо одержати оцінки зони оптимуму для кожного виду за відповідним фактором – індекси трофності, вологості, аерації та карбонатності цього виду. Ці індекси мають самостійне індикаторне значення та можуть використатися для одержання інтегральної (точніше – середньої зваженої) оцінки по угруповання ґрунтової макрофауни того або іншого фактора як результату зооіндикації.

Континуальні за своєю природою індекси ключових екологічних факторів ґрунтових безхребетних можуть бути згруповані з виділенням екологічних груп ґрунтових тварин – екоморф: трофоценоморфи, гігроморфи, аероморфи та карбонатоморфи (рис. 7.19).

І. А. Жирков [114] відзначає: «Введення простору в класичні закони екології змінює їх нетривіальним чином». В умовах експерименту в природі головна ідея вивчення складається в оцінці стану біологічних систем у всьому діапазоні режимів, представлених у межах даної місцевості. Методологічним вираженням даного принципу є концепція катени [656]. На суші основним фактором, у градієнті якого формуються ценотичні системи, є температура, а в межах однієї ценотичної системи асоціації формуються у градієнті вологості, причому сама система більшою мірою контролює умови вологості, чим ближче асоціація у суцесійному ряду знаходиться ближче до клімаксу [417, 418]. Рельєф є інформативним маркером режиму вологості в послідовному ряді екосистем, які формують катену. Однак не тільки режим вологості може виступати у якості значного ординуючого фактора. Так, типологічна система лісів степової зони О. Л. Бельгарда [35] поряд з фактором вологості як ординати розглядає режим трофності, аллювіальності та заплавності. Ускладнення структури фітокатени відбувається також у міру розгляду усе більших водотоків у результаті збільшення площі території водозбору [247].

Регресійна модель для оцінки екологічних факторів за допомогою багатовимірних шкал, отриманих у результаті багатовимірного шкалювання метаугруповання ґрунтової макрофауни

Предиктор	Константа	MDS1	MDS2	MDS3	MDS4	MDS5	MDS6
<i>Індекс трофності, $R^2 = 0,75$, $R^2_a = 0,57$</i>							
Бета±ст. помилка	–	–0,74±0,03	–0,01±0,03	0,13±0,03	–0,08±0,03	0,04±0,03	0,06±0,03
В±ст. помилка	2,05±0,01	–0,47±0,02	–0,01±0,03	0,14±0,03	–0,10±0,04	0,05±0,04	0,08±0,04
p-рівень	0,00	0,00	0,83	0,00	0,00	0,15	0,03
<i>Індекс вологості, $R^2 = 0,48$, $R^2_a = 0,47$</i>							
Бета±ст. помилка	–	–0,58±0,03	0,25±0,03	–0,21±0,03	0,10±0,03	0,10±0,03	0,12±0,03
В±ст. помилка	3,06±0,02	–0,61±0,03	0,39±0,05	–0,37±0,06	0,20±0,06	0,21±0,07	0,27±0,07
p-рівень	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Аерація ґрунту, $R^2 = 0,33$, $R^2_a = 0,32$</i>							
Бета±ст. помилка	–	–0,28±0,04	0,15±0,04	–0,37±0,04	0,18±0,04	0,22±0,04	0,09±0,04
В±ст. помилка	5,38±0,05	–0,55±0,07	0,44±0,10	–1,20±0,12	0,68±0,13	0,82±0,14	0,36±0,14
p-рівень	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
<i>Карбонатність ґрунту, $R^2 = 0,32$, $R^2_a = 0,31$</i>							
Бета±ст. помилка	–	0,17±0,04	0,10±0,04	0,25±0,04	–0,44±0,04	–0,12±0,04	–0,05±0,04
В±ст. помилка	7,18±0,03	0,19±0,04	0,17±0,06	0,49±0,07	–0,95±0,08	–0,26±0,08	–0,12±0,08
p-рівень	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17

Умовні позначки: Бета – стандартизовані регресійні коефіцієнти; В – регресійні коефіцієнти; R^2_a – скоректований R^2

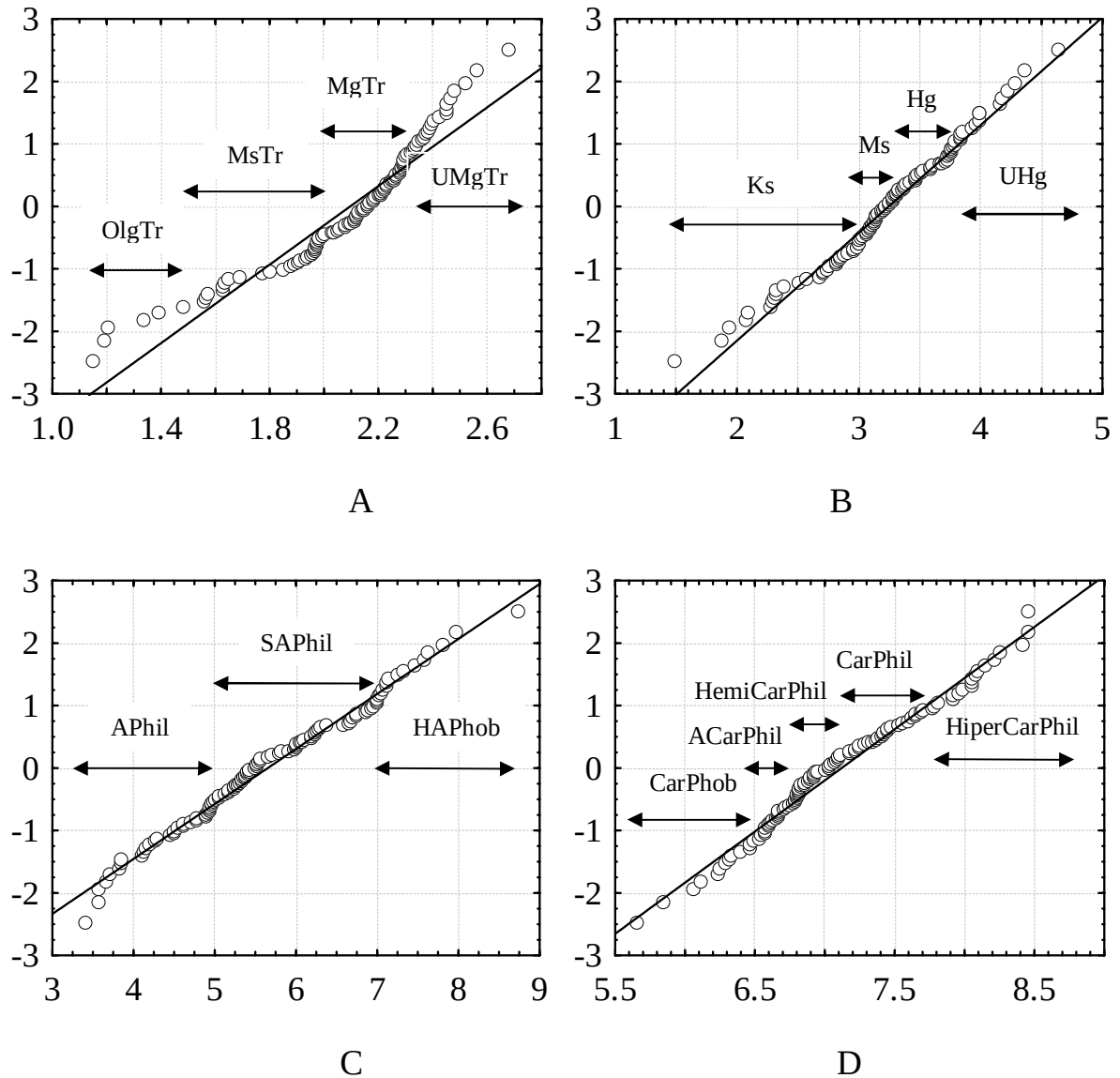


Рис. 7.19. Категоризація значень індексів трофності (А), вологості (В), аерації (С) і карбонатності ґрунтів (D) відповідно на трофоморф, гігроморф, аероморф та карбонатоморф

Умовні позначки: вісь абсцис – значення індексів, вісь ординат – очікуване нормальне z -значення; трофоморфи: OlgTr – оліготрофоценоморфи; MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; гігроморфи: Ks – ксерофіли; Ms – мезофіли; Hg – гігрофіли; UHg – ультрагігрофіли; аероморфи: APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; SAPHob – субаерофоби (у катені не представлені), Arhob – аерофоби (у катені не представлені); карбонатофіли: CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли

Слід зазначити, що при збільшенні деталізації розгляду структури живого покриву роль різних факторів може змінюватися й у цьому сенсі також буде спостерігатися ускладнення катени. Таким чином, тільки у деякій кількості варіантів рельєф може розглядатися як оптимальний маркер катенарної організації структури біогеоценотичного покриву. Фітоіндикація є інструментом, що дозволяє зробити обґрунтовану оцінку екологічних режимів у межах ландшафту [551]. При цьому класичний катенарний підхід не зменшує свого значення, будучи відправною точкою для пошуку оптимальної стратегії організації дослідження біогеоценотичного й ландшафтного покриву. Розміщення пробних полігонів у межах досліджуваного ландшафту повинне охоплювати все рельєфне різноманіття даної території. Але крім рельєфного різноманіття повинне враховуватися ще й різноманіття рослинного покриву. Рослинний покрив, з одного боку, чуйно реагує на особливості структури ґрунтового покриву та катенарну гетеролітність. З іншого боку, сукцесійний розвиток рослинності приводить до трансформації середовища існування – пертиненції (Висоцький, 1960). Таким чином, в аналогічних геоморфологічних позиціях біогеоценози, що перебувають на різних етапах сукцесійної динаміки, будуть формувати різні екологічні умови. Очевидно, що найбільш адекватним способом оцінки цих умов, є біоіндикація. Інтеграція катенарного й біоіндикаційного підходів показала свою ефективність при зоологічній діагностиці ґрунтів [347] і при дослідженні рослинного покриву долин рік [551].

Для оцінки екологічних режимів нами були застосовані фітоіндикаційні шкали Я. П. Дідуха [551], а для біогеоценотичної характеристики рослинного покриву – екоморфи О. Л. Бельгарда [35]. У межах вивченої катени найбільшою варіабельністю характеризується режим азотного живлення едафотопу ($CV = 43,35 \%$), тоді як режим вологості варіабельний меншою мірою ($CV = 23,64 \%$). У свою чергу, оцінки варіювання гігротопу та трофотопу за О. Л. Бельгардом вказують на співрозмірний рівень варіювання цих режимів (22,66 і 25,09 % відповідно). Отримані результати свідчать про важливу роль не

тільки режиму вологості в організації угруповань живих організмів досліджуваної території, але й інших екологічних режимів.

Дискримінантний аналіз дозволив установити, що фактори, які диференціюють екологічні умови для різних пробних площ, мають складну природу. Так, ключовий аспект диференціації чутливий до рівня азотного живлення едафотопу та режиму змінності зволоження (дискримінантна функція 1). Роль вологості як диференціальний фактор тісно переплетена з умовами мінерального живлення едафотопу (дискримінантна функція 2). Важливе значення мають також градієнти аерації (функція 3) і мікрокліматичних особливостей (функція 4). Ці градієнти, кількісно виражені як значення канонічних осей, можна використати як маркери факторів середовища, вплив яких може бути оцінений на структуру й різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни.

Поряд з фітоіндикацією для оцінки екологічних режимів може бути застосована зооіндикація. Однак у методичному відношенні цей підхід набагато менш розроблений. З об'єктивних обставин такого положення справ варто вказати значно більшу таксономічну та екологічну гетерогенність угруповань ґрунтових тварин, не рівну вивченість різних таксонів. Відомості про екологічні особливості та індикативні властивості ґрунтових тварин у край не повні. Екоморфічний аналіз тваринного населення ґрунтів є методичним вирішенням для розробки зооіндикаційного інструментарію [210].

Високий рівень різноманіття робить угруповання ґрунтової макрофауни важливим джерелом інформації про властивості середовища, у яких вони живуть. Загальне γ -різноманіття угруповань ґрунтової макрофауни досліджуваного полігона становить 108 видів, а α -різноманіття – 5,25 видів. Загальне β -різноманіття становить 20,55 і може бути пояснене за допомогою канонічних змінних, які були встановлені при аналізі рослинного покриву як маркери найбільш істотних екологічних градієнтів. Усі канонічні змінні є статистично значимими предикторами β -різноманіття, однак їхня значимість трохи відмінна від значимості в рослинному покриві. Пріоритет у визначенні β -

різноманіття має канонічна змінна 1 (19,8 % всієї ентропії метаугруповання ґрунтової макрофауни), потім слідують канонічна змінна 3 (7,7 % ентропії), змінна 4 (6,0 %) і змінна 2 (5,5 %). Такий результат свідчить про специфічність цієї інформації, що може передати про екологічну обстановку тваринне населення ґрунту порівнянно з рослинним покривом.

Для ординації угруповань ґрунтової макрофауни була застосована процедура багатовимірного шкалювання. Вона припускає різні варіанти, нами було обґрунтовано як оптимальне рішення підхід на основі метрики Брея-Куртиса з попередньої трансформації даних за Хеллінджером [621]. Проведені розрахунки свідчать про те, що варіант багатовимірного шкалювання із шістьма багатомірними шкалами достатній для точного відображення вихідного масиву даних про структуру угруповання макрофауни. Установлено, що фітоіндикаційні оцінки екологічних режимів є статистично достовірними предикторами багатомірних шкал, отриманих при ординації угруповань ґрунтової макрофауни. Цей результат дозволяє нам змістовно інтерпретувати природу виявлених трендів мінливості угруповань ґрунтової макрофауни. Вимір 1 найбільшою мірою може бути пояснено градієнтом умов трофності едафотопу, вимір 2 – вологістю, вимір 3 – режимом аерації ґрунту, 4 – кількістю карбонатів. Виміри 5 і 6 мають складну факторну природу, яку складно інтерпретувати змістовно.

Роль вологості та трофності едафотопу цілком уписується в існуючі уявлення про організацію угруповань ґрунтової макрофауни [202]. Оцінка екологічних режимів за допомогою фітоіндикаційних шкал дозволила встановити значення аерації та карбонатності ґрунтів у структуруванні угруповань ґрунтових тварин. Отриманий результат робить обґрунтованим виділення нових екоморф ґрунтових тварин – аероморф і карбонатоморф.

Аероморфи – екологічна група ґрунтових тварин, що поєднує тварин, які надають перевагу подібним умовам аерації ґрунту. Аналогічно класифікації рослин [551], ми виділяємо аерофілів, субаерофілів, геміаерофобів і субаерофобів.

Карбонатоморфи – екологічна група ґрунтових тварин, що поєднує тварин, які надають перевагу подібним умовам карбонатності ґрунту. Аналогічно класифікації рослин [551], ми виділяємо карбонатобів, акарбонатобів, гемікарбонатобів, карбонатобів і гіперкарбонатобів.

Таким чином, класичний катенарний підхід для вивчення ландшафтного та біогеоценотичного різноманіття доповнений оцінкою екологічних режимів за допомогою фітоіндикаційного оцінювання та екоморфічного аналізу рослинного покриву. Виявлені ординати екологічних режимів виступають як градієнти, у просторі яких розглядається варіювання структури угруповань ґрунтових тварин. Інформаційно цінні маркери рослинного покриву (фітоіндикаційні шкали та рослинні екоморфи) можуть використатися як навчальні змінні для оцінки індикаційних властивостей тваринного населення ґрунтів. Екоморфи ґрунтових тварин відбивають основні аспекти структурної організації їх угруповань і можуть виступати як інформаційно цінні індикатори властивостей і режимів ґрунту як середовища існування живих організмів.

Висновки по розділу

1. Загальне α -різноманіття угруповання ґрунтової макрофауни катени у межах арени р. Дніпро становить 5,25 видів, γ -різноманіття становить 108 видів, β -різноманіття становить 20,55. Для пояснення вимірів встановлених після багатовимірного шкалювання як техніки ординації угруповання ґрунтової макрофауни застосовані фітоіндикаційні шкали. Вимір 1 найбільшою мірою може бути пояснено градієнтом умов трофності едафотопу, вимір 2 – вологістю, вимір 3 – режимом аерації ґрунту, вимір 4 – вмістом карбонатів у ґрунті.
2. Неметричне багатовимірне шкалювання дозволяє в одному просторі відобразити як розташування видів, так і розташування сайтів. Кожний із сайтів також характеризується значеннями факторів середовища, виражених за допомогою фітоіндикаційних шкал. Їх значення може бути встановлене за допомогою багатовимірних вимірів, що відбивають тренди мінливості

метаугруповання ґрунтової макрофауни. Індикація може бути виконана на основі множинного регресійного аналізу.

3. Для окремого виду за одержаними регресійними моделями можна одержати оцінки екологічного оптимуму відповідним фактором – індекси трофності, вологості, аерації та карбонатності цього виду. Континуальні за своєю природою індекси ключових екологічних факторів ґрунтових безхребетних можуть бути згруповані з виділенням екологічних груп ґрунтових тварин – екоморф: трофоценоморфи, гігморморфи, аероморфи та карбонатоморфи.

4. Обґрунтоване виділення аероморф і карбонатоморф як екоморф ґрунтової макрофауни. Аероморфи – екологічна група ґрунтових тварин, що поєднує тварин, які надають перевагу подібним умовам аерації ґрунту. Вони представлені аерофілами, субаерофілами, геміаерофобами і субаерофобами. Карбонатоморфи – екологічна група ґрунтових тварин, що поєднує тварин, які надають перевагу подібним умовам карбонатності ґрунту. Аналогічно класифікації рослин, ми виділяємо карбонатобів, акарбонатofilів, гемікарбонатofilів, карбонатofilів і гіперкарбонатofilів.

ВИСНОВКИ

У дисертації наведене теоретичне узагальнення і нове вирішення наукової наукової проблеми ролі географічного та екологічного простору в організації угруповань ґрунтових тварин, що виявляється в розробці принципів та методів просторової екології ґрунтових тварин як наукової основи охорони біологічного та ландшафтного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів за умов інтенсивного сільськогосподарського виробництва, рекультивації земель в умовах степового Придніпров'я. На основі виконаної роботи ми прийшли до наступних висновків.

1. Послідовне застосування технік аналізу GNSFA розкриває особливості організації екологічної ніші тварин на масштабному рівні окремого біогеоценозу. Екологічна ніша мікромолюска *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) може бути описана за допомогою едафічних властивостей і властивостей рослинного покриву. За результатами ENFA-підходу встановлено, що молюски віддають перевагу ділянкам з високим вмістом у ґрунті гумусу, з більшою максимальною гігроскопічною вологістю та усадкою, але меншою температурою верхнього шару ґрунту. Карта преференції місцеперебувань є результатом перетворення дискретних точкових об'єктів у континуальну вірогіднісну змінну на основі відомостей про особливості екологічної ніші тварини.
2. Моделі точкових процесів можуть бути широко застосовані для дослідження просторового розподілу тварин або слідів їх активності на масштабному рівні окремого біогеоценозу або на ландшафтному рівні. Ці моделі описують два аспекти просторового варіювання: це просторова гетерогенність або вплив коваріат (ефекти першого порядку) та міжточкові взаємодії (ефекти другого порядку). Комбінація інструментарію статистики точкових процесів та SEPATN-процедури дозволяє перевіряти гіпотези про причинно-наслідкові зв'язки, які генерують регулярні просторі паттерни екологічних явищ.
3. Індекс переваги місцеперебувань, установлений за допомогою ENFA-процедури, є континуальною моделлю екологічного простору виду, яка

одержана на основі точкових обліків, відомостей про просторове варіювання екогеографічних змінних та моделі факторної структури екологічної ніші тварини. Показано, що екогеографічні змінні, одержані на основі даних дистанційного зондування поверхні Землі (рельєфні показники та характеристики рослинного покриву) придатні для ефективного описання просторового розподілу тварин на ландшафтному рівні.

4. Оцінки за регресійними моделями трофотопу та гігротопу, а також ценотичних типів, де у якості змінних-предикторів використані ваги видів за вимірами NMDS1-NMDS8, дозволяють установити місце розташування центроїда ніші виду в екологічному просторі за відповідним градієнтом. Екоморфи як цілісні екологічні групи характеризуються нормальним законом розподілу кількісних екологічних характеристик, при цьому вся сукупність екоморф може являти собою суміш нормальних розподілів. Цілісність і однорідність конкретної екоморфи є свідченням того, що її існування визначається структурно-функціональною організацією біогеоценозу, отже, екоморфічна структура компонентів біогеоценозу є відбиттям його організації.

5. Екоморфічна ідентифікація виду несе інформацію про його ландшафтно-біогеоценотичні преференції в умовах географічного простору. Екоморфічні спектри конкретних угруповань павуків розкривають їхню роль і місце в біогеоценозі в термінах, придатних для порівняння з іншими компонентами біогеоценозу. Угруповання павуків як екологічно пластична і мобільна компонента біогеоценозу можуть бути використані як індикатор стану та режимів екосистем в умовах антропогенного навантаження.

6. Сильватизація, яка викликає оптимізацію режиму зволоження та формування тіньової світлової структури лісового культурбіогеоценозу в умовах урбанізації сприяє збільшенню чисельності та різноманіття ґрунтової макрофауни на рівні досліджуваної точки. Режим трофності едафотопу та представленість пратантів у рослинному угрупованні коригують відхилення видового багатства від рівня, який визначається чисельністю угруповання ґрунтової макрофауни.

7. Просторова організація ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу визначається просторовою варіабельністю властивостей ґрунту як середовища існування тварин і може бути представлена у термінах екоморф. Вирішення питання про співвідношення між структуралізмом та континуалізмом полягає у тому, що у екологічному просторі екологічні явища можуть мати дискретну природу та чіткі границі, а у географічному просторі екологічні явища мають континуальну природу та відсутність чітких границь.

8. Формування просторових паттернів угруповання орибатид сільськогосподарського поля обумовлене агрегатною структурою та твердістю ґрунту. Індикатори якості ґрунту (високий рівень агрегатної структури та низький рівень твердості ґрунту) включають *Hypochthonius luteus*, *Ceratozetes minutissimus*, *Protoribates capucinus*, *Tectocephus velatus* (неспеціалізовані форми), *Oppeiella nova* (мешканці дрібних ґрунтових шпар). Індикаторами негативних умов, які виникли внаслідок порушення ґрунтової структури є види *Micropopia minus* (глибокоґрунтові форми) і *Multioppia glabra* (мешканці дрібних ґрунтових шпар).

9. Просторові PCNM-змінні здатні пояснити 21,38 % мінливості структури угруповання орибатид. У просторовій компоненті варіювання угруповання орибатид встановлені три масштабних рівні – широкомасштабний, середньомасштабний та детальномасштабний. Факторами середовища найбільш детермінованими є паттерни просторової мінливості на середньо- та на широкомасштабному рівнях. Загальний рівень залежності PCNM-змінних від факторів середовища дозволяє припустити істотну роль нейтральних механізмів у формуванні просторової організації угруповання орибатид. Найбільша роль нейтральних факторів характерна для детальномасштабної просторової компоненти мінливості угруповання орибатид.

10. На основі маркування властивостей екологічного простору фітоіндикаційними шкалами розширений перелік екоморф ґрунтової макрофауни та обґрунтоване виділення аероморф і карбонатоморф. Аероморфи – це екологічна група, що поєднує ґрунтових тварин, які надають перевагу

подібним умовам аерації ґрунту. Вони представлені аерофілами, субаерофілами, геміаерофобами і субаерофобами. Карбонатоморфи – це екологічна група, що поєднує ґрунтових тварин, які надають перевагу подібним умовам карбонатності ґрунту. Аналогічно класифікації рослин, ми виділяємо карбонатобів, акарбонатofilів, гемікарбонатofilів, карбонатofilів і гіперкарбонатofilів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Акимов М. П. Биоморфический метод изучения биоценозов / М. П. Акимов // Бюллетень московского о-ва исп. природы. – Т. LIX (3). – 1954. – С. 27–36.
2. Акимов М. П. Биоценотическая рабочая схема жизненных форм – биоморф / М. П. Акимов // Науч. зап. Днепропетр. госун-та. Днепропетровск. – 1948. – С. 61–64.
3. Акимов М. П. Сравнительный биоценотический анализ животного населения порожистой части Днепра и Днепровского водохранилища в первые годы его существования / М. П. Акимов, А. И. Берестов // Сборник работ биолог. ф-та. Науч. зап. – 1948. – Т. XXXII. – С. 161–176.
4. Акимов М. П. Очередные задачи зооэкологического изучения искусственных лесов степной зоны Украины / М. П. Акимов // Сб. р-т биол. ф-та Днепропетр. госун-та. – Д.: 1960. – С. 251–257.
5. Акинфиев И.Я. Растительность Екатеринослава в год его 100-летия / И.Я. Акинфиев / Екатеринослав, 1889. – 238 с.
6. Алеев Ю. Г. Экоморфология / Ю. Г. Алеев. – К.: Наук. думка. – 1986. – С. 424.
7. Андреева Р. В. Определитель личинок слепней / Р. В. Андреева. К.: Наукова думка. – 1990. – 172 с.
8. Андриевский, В. С. Сукцессии сообщества панцирных клещей в степи Центрального Казахстана под антропогенным влиянием [Текст] : Автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. С. Андриевский. – Новосибирск, 1992. – 18 с.
9. Андрусевич Е. В., Жуков А. В., Задорожная Г. А., Осадчук О. Н. Количественная оценка цветовых свойств дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах участка рекультивации Никопольского марганцеворудного бассейна // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: Збірка матеріалів III Міжнародної конференції. – Запоріжжя: Сору Art. – 2012. – С. 378–379.

10. 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.
11. Андриющенко А.Ю. Масштабно–зависимые эффекты в структуре экологической ниши лебедя–шипунa *Cygnus olor* (Gmelin, 1803) в период зимовки в пределах залива Сиваш / А.Ю. Андриющенко, А.В. Жуков // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2016. – № 6 (3). – С. 234–247.
12. Апостолов Л. Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов юго–востока Украины / Л. Г. Апостолов // Автореф. дис. ... на соиск. уч. ст. докт. биол. наук. Харьков, – 1970. – 45 с.
13. 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.
14. Апостолов Л. Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов Центрального Приднeпровья / Л. Г. Апостолов. – К.: Вища школа, 1981. – 232 с.
15. Апостолов Л. Г. Почвенные беспозвоночные как индикатор генезиса почв под лесной растительностью в степи // Проблемы почвенной зоологии. – Вильнюс. – 1975. – С. 67
16. Апостолов Л. Г. Про структуру ентомокомплексів у лісових біогеоценозах степової зони України // Біогеоценологічні дослідження на Україні. – Л.: 1975. – С. 52–54.
17. Арнольди К. В. К выяснению зональных закономерностей образования группировок насекомых и заселения лесопосадок ксерофильными видами при степном лесоразведении // Зоолог. журн. – 1952. Т. 2. № 3. – С. 329–345.
18. Арнольди К. В. Жизненные формы у муравьев // Докл. АН СССР. – 1937. – Т. 20, № 16. – С. 37–59.

19. Арнольди К. В. Очерк энтомофауны и характеристика энтомокомплексов лесной подстилки в районе Деркула // Тр. ин-та леса. – 1956. – Т. 30. – С. 279–342.
20. Арнольди К. В., Арнольди Л. В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме / К. В. Арнольди, Л. В. Арнольди // Зоологический журнал – 1963. – Т. 42, Вып. 2. – С. 161–183.
21. Арнольди Л. В. Краткие методические указания по изучению консортивных связей насекомых при биокомплексных исследованиях // Программно-методическая записка по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана.– М.–Л.: АН СССР. – 1960. – С.9–14.
22. Арнольди Л. В., Борисова И. В. Опыт исследования консортивных связей степных растений и животных. // Бюлетень МОИП. Отд. биол. – 1966. –Т. 77, Вып. 4. С. – 109–122.
23. Арнольди Л. В., Борисова И. В., Скалон И. С. Консорции и типы консортивных связей. // Биокомплексная характеристика основных ценообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. – Ч. 2. – Л.: Наука. – 1969. – С. 21–26.
24. Арнольди Л. В., Лавренко Е. М. Краткая программная записка по изучению консортивных связей животных и низших растений с доминантными видами высших растений в растительных сообществах // Программно-методическая записка по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана.– М.–Л.: АН СССР. – 1960. – С.5–8.
25. Балюк Ю.А. Адаптивная стратегия отбора проб для оценки пространственной организации сообществ почвенных животных урбанизированных территорий на различных иерархических уровнях / Ю. А. Балюк, О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Г. А. Задорожная, Д. С. Ганжа // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. – 2014. – № 4 (3). – С. 8–33.

26. Барсов В. А. Сезонные, годовые и вызванные антропогенными факторами изменения структуры популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных в некоторых биогеоценозах центрального степного Приднепровья / В. А. Барсов, А. Ф. Пилипенко, А. В. Жуков, Ю. Л. Кульбачко, Т. И. Кисенко // Вестн. Днепропетр. ун-та. Днепропетровск. ДГУ. – 1996. – Вып. 2. – С. 24–30.
27. Барсов В. А., Жуков А. В., Кульбачко Ю. Л., Кисенко Т. И. Естественная и антропогенная динамика структуры населения почвенных и наземных беспозвоночных животных в некоторых биогеоценозах центрального степного Приднепровья // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. – Тез. докл. I международ. науч.–практич. конфер. – Днепропетровск. – 1995. – Т. 2. – С. 39.
28. Барсов В. А., Кисенко Т. И., Кульбачко Ю. Л., Жуков А. В. Проблемы охраны энтомофауны ландшафтов Днепропетровщины, находящихся под угрозой исчезновения // Франція та Україна, науково–практичний досвід у контексті діалогу національних культур. Дніпропетровськ. – Поліграфіст, 1997–Т. 2., Ч. 2. – С. 6–7.
29. Барсов В. А., Пилипенко А. Ф., Кисенко Т. И., Кульбачко Ю. Л. Зоологический метод диагностики почв в системе регионального мониторинга состояния земельных ресурсов // Франція та Україна, науково–практичний досвід у контексті діалогу національних культур. Дніпропетровськ. Поліграфіст. 1997. Т. 2. Ч. 2. С. 66–67.
30. Барсов В. А., Пилипенко А. Ф., Шимкина М. А. Структура почвенной энтомофауна лесных биогеоценозов степного Приднепровья и ее связь с наземными энтомокомплексами // Проблемы почвенной зоологии. Ашхабат. 1984. Кн. 1. С. 31.
31. 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.
32. Бахнов В.К. Методологические и методические аспекты почвоведения / В.К. Бахнов, Г.П. Гамзиков, В.Б. Ильин и др. – Новосибирск, 1988. – 168 с.

33. Беклемишев В. Н. О классификации биогеоценологических (симфизиологических) связей // Бюллетень МОИП. – 1951. – Т.55, Вып. 5–С. 3–30.
34. Беклемишев В.Н. Методология систематики / В. Н. Беклемишев. – М.: КМК Scientific Press Ltd. – 1994. – 250 с.
35. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго–востока УССР / А. Л. Бельгард // Киев.: Изд–во КГУ, 1950. – 263 с.
36. Бельгард А. Л. Об амфиценозах / А. Л. Бельгард // Науч. записки Днепропетровского госун–та. – Днепропетровск, 1948. – Т. 30. – С. 87–89.
37. Бельгард А. Л. Осинный колок в долине реки Самары Днепровской // Сб. работ биолог. Ф-та. – Днепропетровск, 1948. – Т. 32. – С. 23–27.
38. Бельгард А. Л. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов / А. Л. Бельгард, А. П. Травлеев // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. – М.: Изд–во МГУ. – 1980. – С. 155–163.
39. Бельгард А. Л. Степное лесоведение / А. Л. Бельгард // М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 С.
40. Бельгард А. Л., Травлеев А. П. Изучение взаимодействий растительности с почвами в лесных биогеоценозах степной Украины в свете воззрений С.В.Зонна // Вопр. биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. – Днепропетровск, 1980. – С. 5–15.
41. Бельгард О. Л. Геоботанічний нарис Новомосковського бору // Збірник робіт біолог. ф–ту Дніпропетр. держ. ун–ту. – Дніпропетровськ, 1938. – Вип. 1. – С. 107–133.
42. Бельгард О. Л. До рослинності байрачних лісів Мілеровського району // Збірник робіт біологічного факультету Дніпропетровського державного університету. Дніпропетровськ. 1938. Вип. 1. С. 149–155.
43. Бельгард О. Л. До типології Заплавних лісів середньої течії Дніпра / О. Л. Бельгард, Т. Ф. Кириченко // Збірник робіт біологічного факультету. – 1938. Вип. 2. – С. 129–141.

44. Березина О. Г., Мордкович В. Г. Опыт морфологической классификации приводных жуков (Insecta, Coleoptera) // Сибирский экологический журнал. – 2000. – №3. – С. 271–277.
45. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції і сообщества. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 478 с.
46. Бондарь Г. А. Экологическая структура растительного покрова, сформированного в результате самозарастания дерново–литогенных почв на лессовидных суглинках / Г. А. Бондарь, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 1. – С. 54–62.
47. Бондарь Г. А., Задорожная Г. А., Кунах О. Н., Жуков А. В. ГИС–анализ экологической структуры растительности дерново–литогенных почв на лессовидных суглинках // Відновлення порушених природних екосистем: Матер. IV міжнар. наук. конф. (м. Донецьк, 18–21 жовтня 2011 р.) – Донецьк, 2011. – С. 56–60.
48. Бригадиренко В. В., Жуков А. В. Структура и диагностические возможности комплексов герпетобионтов степного Приднепровья // Франція та Україна, науково–практичний досвід у контексті діалогу національних культур. Дніпропетровськ. Поліграфіст. – 1997. – Т. 2., ч. 2. – С.13–14.
49. Буланова–Захваткина Е. М. Панцирные клещи – орибатида / Е. М. Буланова–Захваткина. – М.: Высш. шк., 1967. – 254 с.
50. Булахов В. Питание и трофическая роль земноводных в степных лесах Украины / В. Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства – К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. – С. 32–35.
51. Булахов В. Л. Формирование фауны и роль земноводных на участках лесной рекультивации шахтных отвалов Западного Донбасса / В.Л. Булахов, В.Я. Гассо, Н.Л. Губанова // Материалы V международной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах». – Д.: Лира, 2009. – С.265– 266.

52. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности крота на физико–химические и биоценотические свойства почв лесов степной зоны УССР // Проб. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 85–88.
53. Булахов В. Л. Роющие земноводные как естественные экологические факторы формирования физических свойств почв в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В.Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Экология и биология почв: Мат. межд. научн. конф. – Ростов–на Дону, 2005. – С. 73– 74.
54. Булахов В. Л. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Земноводні та плазуни (Amphibia et Reptilia) / В. Л. Булахов, В. Я. Гассо, О. Є. Пахомов. – Дніпропетровськ: Вид–во Дніпропетр. ун–ту, 2007. – 420 с.
55. Булахов В. Л. Закономерности распределения позвоночных животных в лесных биогеоценозах днепровских водохранилищ степной зоны УССР / В. Л. Булахов, О. М. Мясоедова // Изв. Днепроп. отдела географ. о–ва Украины. – Д., 1973. Вып. 3–С. 39–53.
56. Булахов В. Л. К методике изучения пластических экстерьерных признаков у наземных позвоночных // Изучение ресурсов наземных позвоночных фа– уны Украины. – К.: Наук. думка, 1969. – С. 19–21.
57. Булахов В. Л. Математическое моделирование зависимости плотности населения амфибий от биогеоценотических факторов экстразональных лесных экосистем / В. Л. Булахов, И. В. Алексахин // Проблемы экологии Прибайкалья. – Иркутск: Иркутск. ун – т, 1982. Ч. 1. – С. 9–10.
58. Булахов В. Л. Фауна позвоночных животных как структурный компонент лесных биогеоценозов степной зоны Украины / В. Л. Булахов // Автореф. дис. ... д–ра биол. наук. – Д.: ДГУ, 1980. – С. 11–14.
59. Булахов В. Л., Константинова Н .Ф. О закономерностях распределения амфибий и рептилий лесов Приорелья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1975. Вып. 5. – С. 211–216.
60. Булахов В. Л., Константинова Н.Ф. О суточной активности *Pelobates fuscus* в условиях Центральной поймы лесов Присамарья // Некоторые

актуальные вопросы современного естествознания. – Д.: ДГУ, 1971. – С. 133–135

61. Булахов В. Л., Константинова Н.Ф. Характеристика структуры популяций чесночницы обыкновенной в условиях лесов Присамарья // Вопр. степ. лесовед.: тр. Комплексной экспедиции ДГУ. – Д.: ДГУ, 1973. Вып. 4. – С. 151–157.

62. Булахов В. Л., Пахомов О. Є. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia). – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2006. – 356 с.

63. Булахов В.Л. Закономірності біогеоценотичного розподілу ріючої форми земноводних – часникової жаби (*Pelobates fuscus* L.) в лісових біогеоценозах Присамар'я / В.Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Сучасні проблеми зоологічної науки: мат. Всеукр. наук. конференції “Наукові питання, присв. 170 річчю заснування кафедри зоолгії та 100 – річчю з дня народження проф. О.Б. Кістяковського. – Київ: КНУ. – 2004. — с. 22–24.

64. Булахов В.Л. Масштабы роющей деятельности земноводных–почвороев в степных лесах Приднепровья / В.Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Чтения памяти А.А.Браунера. – Одесса: Астропринт, 2003. – С. 160–161.

65. Булахов В.Л. О необходимости смены устоявшейся парадигмы в формировании природного заповедного пространства в условиях смены собственности и интенсивного пресса антропогенеза в решении глобальных проблем биоэтики./ В.Л. Булахов, А.Пахомов, А.А. Рева, Н.Л. Губанова // Глобальна біоетика: сучасні вимири, проблеми, рішення. Мат. III міжнародного симпозіум з біоетики. Київ: Сфера, 2004. – с. 40 –41.

66. Булахов В.Л. Организация заповедных территорий для сохранения важнейших функциональных групп позвоночных в условиях усиленного техногенного пресса / В.Л. Булахов, А.Пахомов, А.А. Рева, Н.Л. Губанова // Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины, их изучение и охрана. Материалы

научно – практической конференции, посвященной 80-летию Крымского природного заповедника. – Алушта, 2003. – с. 9– 11.

67. Булахов В.Л. Роль земноводных в охране защитных лесных насаждений в условиях интенсивного пресса в промышленном степном Приднепровье / В.Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Мат–лы Международ.научно–прак. конф. "Актуальные проблемы экологии". – Караганда: КарГУ. – т. 2002. – С. 64–67.

68. Булахов В.Л. Энергетический баланс земноводных лесных экосистем центрально–степного Приднепровья / В.Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Матеріали другої Всеукраїнської науково–прак. Конф. "Україна наукова". – Д: Наука і освіта, 2002–т. 11. – С.36–37.

69. Булик И. К. Травлеев Л. П. О распределении почвенных Protozoa в почвогрунтах лесных биогеоценозов Присамарья в зависимости от увлажнения и глубины залегания грунтовых вод // Проб. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 90.

70. Булик И. К., Белова Н. А. Мат. к индикации лесных почв Присамарья с использованием видового и количественного состава раковинных амеб // Вопр. биолог. диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. – Днепропетровск, 1980. – С. 84–92.

71. Вадюнина А. Ф. Методы исследования физических свойств почв / А. Ф. Вадюнина, З. А. Корчагина // М., Агропромиздат. – 1986. – 416 с.

72. Вильямс В. Р. Почвоведение. / В. Р. Вильямс // – М.: Сельхозгиз, 1947. – 455 с.

73. Волкова Е. Н., Чорная В. И., Шульгина А. Е., Кунах О. Н. Геостатистический анализ электропроводности почвы в парке им. Ю. Гагарина (г. Днепропетровск) // Регіональні екологічні проблеми. Матер. IV Між народ. наук. конф. – Одеса: ОДЕКУ. – 2011–С. 30–32.

74. Воробейчик Е. Л. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Известия АН. – Сер. биол. – 2002. – №3. – С. 368–379.

75. Воробейчик Е. Л. К методике измерения мощности лесной подстилки для целей диагностики техногенных нарушений экосистем // Экология. – 1997, № 4. – С. 265–269.
76. Воронов А. Г. Геоботаника./ А. Г. Воронов – М.: Высшая школа, 1973. – 384 с.
77. Всеволодова–Перель Т. С. Дождевые черви фауны России / Т. С. Всеволодова–Перель. – М.: Наука, 1997. – 102 с.
78. Высоцкий Г. Н. Избранные сочинения. – М.: Изд-во АН СССР. – 1962. – 730 с.
79. Ганжа Д. С. Экоморфическая организация чернокленовников в псаммофильной степи на арене р. Днепр / Д. С. Ганжа, О. Н. Кунах, А. В. Жуков, В. А. Новикова // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. – 2015, вип. 44. – 110–126.
80. Геннадиев А. Н. Латеральная миграция вещества в почвах и почвенно–геохимические геокалены / А. Н. Геннадиев, Н. С. Касимов // Почвоведение. – 2004. № 12. – С. 1447–1461.
81. Герасимов И. П. Генетические, географические и исторические проблемы современного почвоведения. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
82. Герасимов И. П. Основы почвоведения и географии почв / И. П. Герасимов, М. А. Глазовская.– М.: 1960. – 236 с.
83. Герасимова М. И. Антропогенные почвы: генезис, география, рекультивация / М. И. Герасимова, М.Н. Строганова, Н.В. Можарова, Т.В. Прокофьева – Под редакцией академика РАН Г. В. Добровольского. – Смоленск: Ойкумена, 2003. – 268 с.
84. Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше / М. С. Гиляров. – М.: Наука, 1970. – 275 с.
85. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв / М. С. Гиляров // М.: Наука, 1965. – 276 с.
86. Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых / М. С. Гиляров. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 279 с.

87. Гиляров М. С. Отряд Нуменоптера – Перепончатокрылые // Определитель обитающих в почве личинок насекомых: Отв. ред. М. С. Гиляров. М.: Наука, 1964. – С. 586–597.
88. Глотов А. А. Применение данных о рельефе для эффективного использования сельскохозяйственных земель / А. А. Глотов // Геопрофи. – 2013. – № 4. – С. 20–22.
89. Голеусов П.В., Лисецкий Ф.Н. Воспроизводство почв в антропогенно нарушенных ландшафтах лесостепи. - М.: ГЕОС, 2009. - 210 с.
90. Горовая А. И., Лисицкая С. М., Жуков А. В. Разработка экспресс–метода определения гумусу в техноземах для экологической оценки в практике рекультивации земель // Сучасні проблеми науки та освіти. Матеріали 11-ї Міжнародної міждисциплінарної науково–практичної конференції. – Ялта. – 2011. – С. 134–135
91. Кунах О. М. Просторова екологія ґрунтових безхребетних. Матеріали наукової конференції за підсумками науково-дослідної роботи Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара за 2016 рік. – Дніпропетровськ, 2017. С. 131.
92. Грицан Ю. І., Демидов О. А., Жуков О. В. Екологічне різноманіття агробіогеоценозів як передумова впровадження системи точного землеробства на рекультивованих землях // Структурна перебудова та екологізація економіки в контексті переходу України до збалансованого розвитку. – Матер. III Українського екологічного конгресу. – 10–11 грудня 2009 р. – К. Центр екологічної освіти та інформації. – 2009. – С. 75–78.
93. Грицан Ю. І., Жуков О. В., Добровольська К. В. Система екологічних показників як основа прийняття управлінських рішень для відновлення земель, порушених гірничодобувною промисловістю // Проблеми екології та екологічної освіти. – Мат. VII міжн. конф. – Кривий Ріг, 2008. – С. 33–35.
94. Грицан Ю.І. Екологічне різноманіття агробіогеоценозів як передумова впровадження системи точного землеробства на рекультивованих землях / Ю.І.

- Грицан, О.А. Демидов, О.В. Жуков // Екологічний вісник. – Ніжин: Вид-во «Аспект-Поліграф», 2011. – № 1(65). – С. 22–23
95. Гураль–Сверлова Н.В. Визначник наземних молюсків України / Н.В. Гураль–Сверлова, Р.І. Гураль. – Львів, 2012. – 216 с.
96. Демидов А. А. Пространственная агроэкология и рекультивация земель: монография / Демидов А.А., Кобец А.С., Грицан Ю.И., Жуков А.В. – Днепропетровск: Изд-во «Свидлер А.Л.», 2013. – 560 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.5175.5040
97. Демидов А. А. Пространственная вариабельность агрегатного состава техноземов / А. А. Демидов, Ю. И. Грицан, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2010, № 2. – С. 11–19.
98. Джеррард А.Дж. Почвы и формы рельефа / А.Дж. Джеррард – Л.: Недра. – 1984. – 208 с.
99. Диченко О. Ю. Просторова агроекологія як основа прогнозу чисельності шкідників / О. Ю. Диченко, П. В. Писаренко, О. М. Кунах, О. В. Жуков. Навчальний посібник. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – 139 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.1014.4485
100. Дідух Я. П. Методологічні підходи до проблем фітоіндикації екологічних факторів // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47. – С. 5–12.
101. Дідух Я. П. Основи біоіндикації / Я. П. Дідух. – К.: Наукова думка, 2012. – 344 с.
102. Дідух Я. П., Куземко А. А. Фітоіндикаційна оцінка синтаксонів класу *Molinio–Arrhenatheretea* Полісся та Лісостепу України // Український ботанічний журнал. 2014. № 71(2). С. 140–147.
103. Дідух Я. П., Немченко О. А., Сіренко І. П. Проблема створення бази даних еколого-фітоценотичної інформації флори України // Ойкумена. – 1991. – №4. – С. 67–71.

104. Дідух Я. П., Плюта П. Г. Градієнтний аналіз екологічних параметрів рослинних угруповань долини р. Ворскли (УРСР) // Укр. ботан. журн. – 1991. – Т. 48, №4. – С. 18–23.
105. Дідух Я. П., Плюта П. Г. Екологічні режими степових та лісових угруповань у підзоні північного степу // Укр. ботан. журн. – 1992. Т. 49, №4. – С. 13–18.
106. Дідух Я. П., Плюта П. Г. Применение фитоиндикации для комплексной характеристики природных режимов различных элементов склонов // Изв. АН СССР. Сер. географ. – 1991. – №2. – С. 106–113.
107. Дідух Я. П., Плюта П. Г. Фітоіндикація гідротермічного і едафічного режимів лучних степів // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47, №5. – С. 41–46.
108. Дідух Я. П., Плюта П. Г. Фітоіндикація екологічних факторів. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
109. Длусский Г. М. Методы количественного учета почвообитающих муравьев // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44. – № 5. – С. 716–727.
110. Дмитриев Е. А., Самсонова В. П. О пространственном варьировании содержания обменного катиона в дерново-подзолистой почве под ельником // Биологические науки. – 1975. – № 11. – С. 112–118.
111. Дмитриев Е. А., Самсонова В. П. Пространственная изменчивость некоторых свойств в профиле дерново-подзолистой почвы под лесом // Структура почвенного покрова и использование почвенных ресурсов. М.: Наука. – 1975. – С. 61–65.
112. Долин В. Г. Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР / В. Г. Долин. – К.: Урожай, 1978. – 126 с.
113. Дьяконов К. Н. Геофизика ландшафта. Биоэнергетика, модели, проблемы. / К.Н. Дьяконов – М.: Изд-во МГУ, 1991. – 96 с.
114. Жирков И. А. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса / И. А. Жирков. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – 453 с.

115. Жуков А. В. Анализ биоморфической структуры мезофауны в диагностике почв // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультівації земель. – Дніпропетровськ. – 1999. – С. 106–114.
116. 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.
117. Жуков А. В. Биоморфический анализ животного населения в диагностике почв // Придніпровський наук. вісн. Біологія, сільське господарство та ветеринарія. – 1998. – № 113 (180). – С. 114–120.
118. Жуков А. В. Биоразнообразие и устойчивость в пространстве почвенной мезофауны // Экология и ноосферология. – 2005. – Т. 16, №3–4. – С. 165–177.
119. Жуков А. В. Временная динамика биохимических показателей дождевого червя *Lumbricus rubellus* в условиях загрязнения почвы кадмием // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Сер. биол. и экол. – Вып. 1. – Днепропетровск. – 1993. – С. 57–58.
120. 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. – Вып. 6. – С. 113–130.
121. Жуков А. В. Гипотеза альтернативного разнообразия и пространственное распределение почвенных беспозвоночных в экосистемах степной зоны Украины // Проб. почв. зоологии. Мат. II(XII) Всероссийского совещания. М. 1999. С. 53–54.
122. Жуков А. В. Диагностика почв лесной рекультивации Западного Донбасса зоологическим методом // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. Тез. докл. I международ. науч.-практич. Конфер. Т.1. Днепропетровск, 1995. С. 118–119.

123. Жуков А. В. Динамика почвенной фауны урочища Круглик (Днепропетровская область) // Известия Харьковского энтомологического общества. – 1999. – Т. VII. – Вып. 2. – С. 62–70.
124. Жуков А. В. Дождевые черви как компонент биогеоценоза и их роль в зооиндикации / А. В. Жуков // Грунтознавство. Київ–Дніпропетровськ. – 2004. – Т. 5, № 1–2. – С. 44–57.
125. Жуков А. В. Зоологическая диагностика почв на основе анализа трофической структуры почвенной мезофауны степного Приднпровья / А. В. Жуков // Экология и ноосферология. – 2003. – Т. 13, №1–2. – С. 104–112.
126. Жуков А. В. Зоологическая диагностика почв степного Приднпровья: применение методов многомерной статистики // Проб. почв. зоологии. – Ростов–н/Д. – 1996. – С. 43–44.
127. Жуков А. В. Идентификация пространственных группировок почвенной мезофауны на уровне микрорельефа / А. В. Жуков, А. Ф. Пилипенко // Вісн. Дніпропетр. ун–ту. – Сер. Біологія, екологія. – Вип. 9. – Т. 2. – 2001. – С. 159–165.
128. Жуков А. В. Иерархическая организация и разнообразие животного населения почвы поймы // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивації земель. – Дніпропетровськ. – 2006. – Вип. 10 (35). – С. 170–184.
129. Жуков А. В. Иерархическая организация экологического разнообразия растительности техноземов / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Г. А. Задорожная, Е. В. Андруевич // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2013. – Т. 9, № 4. – С. 37–47.
130. 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 рекультивації земель. – Д. – 2004. – Вип. 8 (33). – С. 161–174.

131. Жуков А. В. Накопление тяжелых металлов почвенными беспозвоночными урбанизированных территорий / А. В. Жуков, А. Н. Мисюра // *Вопр. биоиндикации и экологии.* – Запорожье. – 1997. – Вып. 2. – С. 141–145.
132. Жуков А. В. Продукция и разнообразие комплексов почвенной мезофауны Присамарья / А. В. Жуков // *Вопр. степ. лесоведения и лесной рекультивации земель.* – Днепропетровск. – 1996. – С.142–149.
133. Жуков А. В. Пространственная изменчивость твердости педоземов / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная // *Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького* – 2013. – № 1(7). – С. 34–49.
134. Жуков А. В. Пространственное распределение почвенных беспозвоночных в прирусловой пойме р. Самара // *Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивації земель.* Дніпропетровськ. Випуск 6. 2002. С. 108–120
135. Жуков А. В. Своеобразие животного населения чернозема обыкновенного // *Вісн. Дніпропетр. ун-ту.* – 2005. – №3/1. – С. 77–88.
136. Жуков А. В. Содержание гликогена в тканях дождевых червей из естественных и техногенных биогеоценозов // *Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов.* – Тез. докл. II респ. студенч. научн. конфер. – Донецк. – 1993. – С. 174.
137. Жуков А. В. Структура и устойчивость сообществ почвенной фауны правого берега реки Самары–Днепровской // *Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов.* – Тез. докл. II респ. студенч. научн. конфер. – Донецк. – 1992. – С. 84.
138. Жуков А. В. Таксономическое разнообразие почвенной фауны в контексте типологии лесов степной зоны // *Типологія лісів степової зони, їх біорізноманіття та охорона.* – Тези доповідей міжнародної конференції. – Дніпропетровськ. – 2005. – С.142–145.
139. Жуков А. В. Трофическая структура почвенной мезофауны степного Приднепровья // *Друга міжнародна коференція «Наука і освіта».* – Днепропетровск. – 1999. – С. 11–13.

140. Жуков А. В. Фодересфера слепышей (*Spalax microphthalmus*) / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Т. П. Коновалова // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2010. – Вып. 10, № 1–С. 105–123.
141. Жуков А. В. Экологическая структура животного населения почв чернокленовых дубрав правого берега р.Самара Днепропетровская // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Дніпропетровськ. – Випуск 5. – 2001. С. 84–93.
142. Жуков А. В. Экологические основы зоологической диагностики лесных почв степного Приднепровья. Диссертация на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. – Днепропетровск. – 1996. – 267 с.
143. Жуков А. В. Экологическое разнообразие животного населения почв пойменных биогеоценозов р.Самара // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Сер. Биология и экология. – Вып. 7. – Днепропетровск. – 2000. – С. 73–79.
144. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и таксономическая организация сообществ животных / А. В. Жуков // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2005. – № 3/2. – С. 96–104.
145. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и таксономическая организация сообществ животных // Тези III Міжнародної наукової конференції “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Дніпропетровськ: ДНУ. – 2005. – С. 120–121.
146. Жуков А. В. Эколого–биохимическая характеристика дождевых червей Днепропетровско–Орельского заповедника // Екологічні основи оптимізації режиму охорони і використання природно–заповідного фонду. Тези доповідей міжн. наук. практичн. конфер. – Рахів. – 1993. – С. 153–155.
147. Жуков А. В. Эколого–биохимические особенности дождевого червя *Nicodrilus roseus* (Savigny, 1926) как обитателя почв степных зональных сообществ // Вид и его продуктивность в ареале. – Матер. VI совещания. С.–Петербург. Гидрометеиздат. 1993. С. 196–197.

148. Жуков А. В. Агрегатная структура техноземов Никопольского марганцеворудного бассейна / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная, И. В. Лядская // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2013. – Том 3, № 3. – С. 287–316.
149. Жуков А. В. Байесовский подход для оценки гетерогенизации пространственного распределения почвенных свойств / А. В. Жуков, Е. В. Андруевич, А. Ю. Покуса, Е. В. Лапко // Acta Biologica Sibirica. – 2015. – № 3–4. – С. 76–91.
150. Жуков А. В. Влияние эдафических факторов на обилие популяции моллюсков *Vallonia pulchella* в дерново–литогенных почвах на красно–бурых глинах / А. В. Жуков, К. В. Андруевич // Zoocenosis–2013. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах VII Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 22–25.10.2013 р. –С. 139–138.
151. Жуков А. В. Геостатистическое оценивание агрегатной структуры почвы как композитной переменной / А. В. Жуков, Е. В. Андруевич, Е. В. Лапко, В. О. Сиротина // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. – 2015. – № 3. – С. 101–121.
152. 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.
153. Жуков А. В. ГИС–подход для оценки влияния обычных и сдвоенных колес на твердость почвы / А. В. Жуков // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. – 2015. – № 3. – С. 73–100.
154. Жуков А. В. Зоогеографический анализ почвенной и подстилочной фауны степного Приднепровья / А. В. Жуков, А. Ф. Пилипенко, В. А. Барсов, Ю. Б. Смирнов, Ю. Л. Кульбачко, Т. И. Кисенко // Вопр. степ. лесоведения и лесной рекультивации земель. – Д. – 1997. – С. 89–92.

155. Жуков А. В. Киреева О. П. Изучение биохимической адаптации популяций дождевых червей в различных частях ареала // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. – Тез. докл. I международ. науч.–практич. конфер. – Т.2. – Д. – 1995. – С. 63.
156. Жуков А. В. Ландшафтная экология как основа пространственного анализа продуктивности агроценозов / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Г. А. Задорожная, Е. В. Андруевич // Екологія та ноосферологія. 2013. – Т. 24, № 1–2. – С. 68–80.
157. Жуков А. В. Ландшафтный аспект экологической ниши слепышей / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Т. М. Коновалова // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2011. – № 3. – С. 13–27.
158. Жуков А. В. Возможности географично зваженого метода головних компонент для аналізу просторової нестационарності взаємозв'язку морфометричних характеристик кукурудзи (*Zea mays* L.) / О. В. Жуков, К. В. Андруевич // Чорноморський ботанічний журнал. – 2015. – Т. 11 (3). – С. 257–266.
159. Жуков А. В. Оценка пространственной зависимости морфометрических характеристик кукурузы (*Zea mays* L.) от эдафических свойств / А. В. Жуков, К. В. Андруевич // Acta Biologica Sibirica. – 2015. – № 3–4. – С. 24–41.
160. Жуков А. В. Оценка экоморфогенеза педозема и чернозема обыкновенного на основе показателей твердости / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная // Агрохімія та ґрунтознавство. – 2015. – 84. – С. 72–79.
161. Жуков А. В. Педотурбационная активность слепышей (*Spalax microphthalmus*) как фактор пространственной организации пауков (*Aranei*) / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко, Т. М. Коновалова // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 2. – С. 28–35.
162. Жуков А. В. Применение спектральных характеристик для оценки пространственной неоднородности экологических свойств дерново–литогенных почв на красно–бурых глинах / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная, К. В.

Андрусевич, В. В. Тур // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2013. Вып. 8. – С. 154–172.

163. Жуков А. В. Пространственная изменчивость электропроводности почвы под воздействием роющей активности слепышей на различных масштабных уровнях / А. В. Жуков, Т. М. Коновалова // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Медицина. – 2011. – Вип. 2, т. 2. – С. 34–41.

164. Жуков А. В. Пространственная организация сообщества мезопедобионтов городской почвы [Текст] / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Ю. А. Балюк // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2015. – Т. XXIII, вып. 1. – С. 46–57.

165. Жуков А. В. Пространственная организация сообщества мезопедобионтов дерново-боровой почвы на арене р. Днепр / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, В. А. Новикова // Вестник Харьковского национального университета. – 2016. – Вып. 27. – С. 63–79.

166. Жуков А. В. Пространственно-временная динамика твердости рекультивированных почв, сформированных в результате добычи полезных ископаемых открытым способом / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – 24(2). – С. 324–331.

167. Жуков А. В. Пространственное размещение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) и твёрдость почвы / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Т. М. Коновалова // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 1. – С. 3–15.

168. Жуков А. В. Пространственные паттерны изменчивости морфометрических характеристик кукурузы (*Zea mays* L.) / А. В. Жуков, Е. В. Андрусевич // Природне агровиробництво в Україні: проблеми становлення, перспективи розвитку: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції (м. Дніпропетровськ, 22–23 жовтня 2015). – Дніпропетровськ: РВВ ДДАЕУ, 2015. – с. 422–424.

169. Жуков А. В. Пространственные паттерны инфильтрации почвы на склоне балки / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная, И. В. Лядская // Вісник Харківського національного аграрного університету імені В. В. Докучаєва. Серія

Грунтознавство, агрохімія, землеробство, лісове господарство, екологія ґрунтів.
– 2013, № 2. – С. 22–27.

170. Жуков А. В. Роль внегоризонтных почвенных морфоструктур в организации растительности дерново–литогенных почв на лёссовидных суглинках (Никопольский марганцево–рудный бассейн) / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2015. – Вип. 24. – С. 171–186.

171. Жуков А. В. Твердость дерново–литогенных почв на лёссовидных суглинках / А. В. Жуков, О. Н. Кунах // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 1. – С. 63–69.

172. Жуков А. В. Фитоиндикационное оценивание измерений, полученных при многомерном шкалировании структуры растительного сообщества / А. В. Жуков // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. – 2015. – № 1 (1). – С. 69–93.

173. Жуков А. В. Форморфы в системе экоморф почвенных животных / А. В. Жуков // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. 2015. – Вип. 25. – С. 254–266.

174. Жуков А. В. Фракционирование пространственной вариации сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины / А. В. Жуков, А. Д. Штирц, Г. А. Задорожная, О. Н. Кунах // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № 1 (13). – 87–105.

175. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и организация животного населения байрака Яцев Яр/ А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 51–59.

176. Жуков А. В. Экоморфическая организация сообществ мезопедобионтов дубняка со свежим разнотравьем на арене р. Днепр / А. В. Жуков, О. Н. Кунах,

- В. А. Новикова // Известия Харьковского энтомологического общества – 2015. – Т. XXIII, вып. 2. – С. 39–53.
177. Жуков А. В. Экоморфические спектры комплексов дождевых червей в зоологической диагностике почв / А. В. Жуков, В. В. Жукова // Вестн. Днепропетр. гос. ун-та. – Д. – 1997. – Сер. биол. и экология. – Вып. 3. – С. 216–221.
178. Жуков А. В. Экоморфы дерново–литогенных почв на красно–бурых глинах / А.В.Жуков, Г.А.Задорожная // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. – 2016, вип. 45. – 91–103.
179. Жуков А. В., Задорожная Г. А. Пространственная изменчивость твердости техноземов // Природно–техногенные комплексы: рекультивация и устойчивое функционирование: Сборник материалов международной научной конференции (10 – 15 июня 2013 г.) / Под ред. В.А. Андроханова (отв. ред.) – Новосибирск: издательство Окарина, 2013. – С. 104–107.
180. Жуков А. В., Задорожная Г. А. Пространственная изменчивость твердости рекультивируемых почв // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 66–80. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6322
181. Жуков А. В., Задорожная Г. А., Андруевич Е. В. Оптимальная стратегия отбора почвенных образцов на основании данных об электрической проводимости техноземов // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2012. – № 4. – С. 64–80.
182. Жуков А. В., Задорожная Г. А., Андруевич Е. В. Экологические характеристики педонов дерново–литогенных почв на лёссах // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2012, № 2. – С. 9–11.
183. Жуков А. В., Задорожная Г. А., Тур В. В. Пространственная изменчивость твердости педоземов // Матеріали міжнар. науково–практичної конференції «Екологізація сталого розвитку і ноосферна перспектива інформаційного суспільства», 2–4 жовтня 2013 р. – Харків: ХНАУ. – 2013. – С. 31–33.
184. Жуков А. В., Кунах О. Н. Геостатистический анализ электрической проводимости техноземов на экспериментальном участке рекультивации

земель ДГАУ (г. Орджоникидзе) // Сучасний стан та проблеми розвитку сільськогосподарських меліорацій – Матеріал. міжнарод. науково–практичної конференції. – Дніпропетровськ, ДДАУ, 2010. – С. 105–107.

185. Жуков А. В., Кунах О. Н., Волошина Н. В., Андрусевич Е. В. Экологическое разнообразие растительности техноземов // Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково–практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 31–41.

186. Жуков А. В., Кунах О. Н., Новикова В. А., Ганжа Д. С. Экоморфическая организация сообществ почвенной мезофауны в пределах катены арены в долине р. Днепр. Фауна України на межі XX-XXI ст. Нові концепції зоологічних досліджень. Всеукраїнська зоологічна конференція (12-16 вересня 2017 р., м. Харків): тези доповідей. Харків, 2017. С. 23-24.

187. Жуков А. В., Лядская И. В. Первичная продуктивность агробиогеоценозов на экспериментальном участке рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2010. – Вип. 18, т. 1. – С. 29–36.

188. Жуков А. В., Лядская И. В., Вагнер А. В. Геостатистический анализ распределения фитомассы на участке рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2010, № 1. – С. 48–52.

189. Жуков А. В., Сумароков А. Н., Кунах О. Н., Прокопенко Е. В. Разнообразие почвенной мезофауны на экспериментальном участке рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью // Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково–практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 144–149.

190. Жуков А. В., Штирц Ю. А., Жуков С. П. Оценка методами геометрической морфометрии морфологической изменчивости листовых

платинок *Betula pendula* Roth в екосистемах с различной степенью антропогенной трансформации // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2011. – № 1 (11) – С. 128–134.

191. Жуков А.В. Пространственная изменчивость твердости педоземов / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная, А. А. Демидов // Агрохімія та ґрунтознавство. – 2014, вип. 81. – 28–34.

192. Жуков А.В. Феномен почвенной экоморфы / А.В. Жуков, Г.А. Задорожная // V-й Всеукраїнський з'їзд екологів з міжнародною участю (Екологія/Ecology-2015), 23–26 вересня, 2015. Збірник наукових праць. – Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛДТ», 2015. – С. 190.

193. Жуков А.В. Фитоиндикационное оценивание катены сообществ почвенной мезофауны и их экоморфическая организация / А.В. Жуков, О.Н. Кунах, В.А. Новикова, Д.С. Ганжа // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. – 2016. – № 6 (3). – С. 39–45.

194. Жуков А.В. Экологическое значение пространственной изменчивости твёрдости почвы в условиях природного земледелия / А.В. Жуков, Г.А. Задорожная, А.А. Демидов, Е.В. Рысина // Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва. – Умань, 2014. – вип. 84. – С. 21–37.

195. Жуков О. В. Визначення ступеня антропогенних змін біогеоценозів урбанізованих територій з використанням біохімічних індикаторів // Урбанізація як фактор змін біогеоценотичного покриву. – Матеріали конференції. – Львів: Академічний Експрес. – 1994. – С. 33.

196. Жуков О. В. Еколого-фаунистичний огляд дощових черв'яків східної України // Вісн. Запорізького держ. ун-ту. – 2004. – № 2. – Фізико-математичні науки. Біологічні науки. – С. 145–154.

197. Жуков О. В. Зоологічна індикація едафічних факторів, що визначають розподіл мезофауни в лісах степової зони України // Науковий Вісн. Укр. держ. лісотехнічного ун-ту. – Львів. – 1999. – Вип. 9. – С. 131–135.

198. Жуков О. В. Просторовий розподіл мезофауни правого берега р. Самари // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – Сер. Біологія, екологія. – 2000. – Вип. 8. – Т. 2. – С. 94–100.
199. Жуков О. В. Агрегатна структура ґрунту в системі едафічних властивостей та її роль у варіюванні морфометричних характеристик кукурудзи *Zea mays* / О. В. Жуков, К. В. Андрусевич, В. О. Сиротіна, О. Ю. Покуса // Вісник Дніпропетровського державного аграрно–економічного університету. – 2015. – №4 (38). – С. 16–25.
200. Жуков О. В. Аналіз просторових даних в екології та сільському господарстві / О. В. Жуков. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – 124 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.3480.2406
201. Жуков О. В. Аналіз часових рядів показника NDVI рослинності Великого Чапельського поду за 2010–2015 рр. / О. В. Жуков, О. П. Гофман // Наукові записки НаУКМА. – 2016. – Т. 184. Біологія та екологія. – С. 40–46.
202. Жуков О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах. – Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с.
203. Жуков О. В. Динамічна стійкість угруповання земноводних короткозаплавних лісових екосистем / О. В. Жуков, Н. Л. Губанова // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2015. – Вип. 23, т. 2. – С. 161–171.
204. Жуков О. В. Дослідження просторових параметрів екологічної ніші зяблика (*Fringilla coelebs*) за допомогою даних дистанційного зондування Землі / О. В. Жуков, О. Л. Пономаренко, А. А. Зимароєва // Вісник Львівського національного університету. Серія Біологічна. – 2015. – Вип. 70. – С. 110–121.
205. Жуков О. В. Екологічна ніша дощових черв'яків (Lumbricidae) у просторі гігратопу і трофотопу біогеоценозів степового Придніпров'я / О. В. Жуков, Д. Б. Шаталін // Біоресурси і природокористування. – 2016. – Т. 8, № 3–4. – С. 53–67.

206. Жуков О. В. Еколого–морфологічні особливості дощових черв'яків степового Придніпров'я / О. В. Жуков, Д. Б. Шаталін // Вісник Дніпропетровського державного аграрно–економічного університету. – 2016. – №3 (41). – С. 14–22.
207. Жуков О. В. Екоморфи Бельгарда–Акімова та екологічні матриці / О. В. Жуков // Екологія та ноосферологія, 2010. – Т. 21, № 3–4. – С. 109–111.
208. Жуков О. В. Екоморфічна організація ґрунтового тіла: геостатистичний підхід / О. В. Жуков, Г. О. Задорожна // Біологічні студії. – 2015. – Т. 9, № 3–4. – С. 119–128.
209. Жуков О. В. Екоморфічна організація дерново–літогенного ґрунту на червоно–бурій глині (Нікопольський марганцеворудний басейн) / О. В. Жуков, Г. О. Задорожна // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. – 2015, вип. 44. – 101–110.
210. Жуков О. В. Екоморфічний аналіз консорцій ґрунтових тварин // Проблеми екології та екологічної освіти. – Мат. VII міжн. конф. – Кривий Ріг, 2008. – С. 48–49.
211. Жуков О. В. Екоморфічний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О. В. Жуков // Д.: Вид-во «Свідлер А. Л.». – 2009. – 239 с.
212. Жуков О. В. Екоморфічні матриці мезофауни лісових ґрунтів степового Придніпров'я / О. В. Жуков: дис. докт. біол. наук: 03.00.16 / . – Дніпропетровськ, 2011. – 407 с.
213. Жуков О. В. Значення еколого-морфологічних особливостей дощових черв'яків (Lumbricidae) степового Придніпров'я та впливу факторів середовища в організації угруповань природних, аграрних та урбанізованих екосистем / О. В. Жуков, Д. Б. Шаталін // Вісник Полтавської державної аграрної академії. – 2016. – №4. – С. 6–19.
214. Жуков О. В. Основи ґрунтової зоології та біоіндикації / О. В. Жуков, О. Ф. Пилипенко, С. М. Кірієнко: Навч. посіб. – Д.: РВВ ДНУ, 2002. – 88 с.
215. Жуков О. В. Оцінка варіювання у просторі та часі рослинного покриву засобами дистанційного зондування Землі / О. В. Жуков, П. В. Писаренко, О.

- М. Кунах, О. Ю. Диченко // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2015. – №2 (36). – С. 105–112.
216. Жуков О. В. Просторове варіювання екоморфічної 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.
217. Жуков О. В. Просторово–часові зміни твердості рекультоземів Нікопольського марганцево–рудного басейну / О. В. Жуков, Г. О. Задорожна // Biological systems. – 2016. – Vol. 8., Is. 1. – P. 124–134.
218. Жуков О. В. Різноманіття та динаміка угруповань земноводних заплавних екосистем р. Самара–Дніпровська / О. В. Жуков, Н. Л. Губанова // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2015. – Вип. 23, т. 1. – С. 66–73.
219. Жуков О. В. Розвиток ґрунтово-зоологічних досліджень у Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара / О. В. Жуков, О. М. Кунах, Т. М. Коломбар // Біогеоценологічні дослідження лісів степової зони України : колективна монографія. – Під ред. А. П. Травлєєва. – Дніпро : Вид-во «Свідлер А.Л.», 2016. – С. 35–53.
220. Жуков О. В. Роль ландшафтного різноманіття в динаміці чисельності популяцій шкідників сільського господарства / О. В. Жуков, О. М. Кунах // Zoocenosis–2015. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems. The VIII International Conference. Ukraine, Dnipropetrovsk, DNU, 21–23.12.2015. – С. 159–163.
221. Жуков О. В. Роль ландшафтного різноманіття у динаміці чисельності популяцій шкідників цукрового буряку в Полтавській області / О. В. Жуков, П. В. Писаренко, О. М. Кунах, О. Ю. Диченко // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2015. – Вип. 23, т. 1. – С. 21–27.
222. Жуков О. В. Фізичні властивості рекультоземів Нікопольського марганцеворудного басейну / О. В. Жуков, Г. О. Задорожная, І. В. Лядська //

Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – 2014. – Вип. 43. – С. 93–114.

223. Жуков О. В. Фітоіндикаційне оцінювання вимірів, отриманих при багатовимірному шкалюванні структури рослинного угруповання / О. В. Жуков // Чорноморський ботанічний журнал. – 2015. – Т. 11. – С. 84–98.

224. Жуков О. В., Задорожна Г. О., Андрусевіч К. В., Шляхта О. І., Осадчук О. М. Просторова організація дерново–літогенних ґрунтів на червоно–бурих глинах // Рекультивація складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково–практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 149–151.

225. Жуков О. В., Задорожна Г. О., Коцун В. І., Мізін М. С. Дерново-алювіальні ґрунти у заплаві р. Дніпро в межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський»: морфологія та профільний розподіл фізичних властивостей // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2017, № 3(45). – С. 44–55.

226. Жуков О. В., Кунах О. М., Дубініна Ю. Ю., Ганжа Д. С. Різноманіття та фітоіндикаційні можливості рослинного угруповання // Ukrainian Journal of Ecology. 2017. 7(4). С. 14–31.

227. Жуков О. В., Пилипенко О. Ф. Екологічні напрямки зоологічної діагностики лісових ґрунтів степового Придніпров'я // Нукові записки Держ. Природознавчого музею. – Львів. – 1996. – Т. 12. – С. 37.

228. Жуков О. В., Пономаренко С. В. Агроекологічна детермінація тренду врожайності зернових та зернобобових культур // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. 2017. 4 (46). С. 12–19.

229. Жуков О. В.. Екологічна структура угруповань павуків урочища Круглик / О. В. Жуков, О. М. Кунах, Ю. О. Балюк, О. В. Прокопенко // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 150–152.

230. Жуков О. В., Лядская І. В. Целюлозолітична активність техноземів на експериментальній ділянці рекультивації земель, порушених гірничодобувною

промисловістю // Вісник Донецького університету. – Серія А. Природничі науки. – 2009, № 2. – С. 286–290.

231. Жуков О.В. Агроекологічні аспекти просторово-часової динаміки урожайності соняшнику / О.В. Жуков, С.В. Пономаренко // Ukrainian Journal of Ecology. – 2017. – № 7(3). – Р. 186–207.

232. Жуков О.В. Динаміка розмірів сільськогосподарських полів як функція їх розмірів та форми / О.В. Жуков, В.О. Сироватко, Н.О. Пономаренко // Ukrainian Journal of Ecology. – 2017. – (3). – С. 14–31. doi: 10.15421/2017_45

233. Жуков О.В. Динаміка усадки дерново-літогенних ґрунтів на червоно-бурих глинах за шарами / О.В. Жуков, Г.О. Задорожна, Т.Ю. Бець, І. В. Лядська // Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи), 2013. – Т. 5. Вип. 3. – С. 425–430.

234. Жуков О.В. Екологія техноземів: монографія / О.В. Жуков, Г.О. Задорожна, К. П. Маслікова, К.В. Андрусевич, І.В. Лядська – Дніпро: Журфонд. – 2017. – 442 с.

235. Жуков О.В. Залежність інфільтрації техноземів Нікопольського марганцеворудного басейну від фізичних властивостей / О. В. Жуков, К. П. Маслікова, І. В. Лядська // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2016. – №4 (42). – С. 113–119.

236. Жуков О.В. Просторова варіабельність електропровідності ґрунтів арени долини р. Дніпро (у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський») / О.В. Жуков, О.М.Кунах, В.О.Таран, М.М.Лебединська // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2016. – № 6 (2). – С. 129–157.

237. 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.

238. Жуков О.В. Фітоіндикація екологічних умов у межах територій електричних підстанцій / О.В. Жуков, О.В. Потапенко // Ukrainian Journal of Ecology. – 2017. – Vol. 7(1). – Р. 5–21.

239. Жуков О.В. Функциональная структура сообщества мезопедобионтов дерново-боровой почвы арены р. Днепр / О.В. Жуков, О.Н. Кунах, В.А. Новикова // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – 24(1). – С. 26–39.
240. Жуков О.В., Ганжа С.Д., Дубініна Ю.Ю. Моделювання просторового варіювання філогенетичного різноманіття рослинного покриву за допомогою даних дистанційного зондування Землі // Ukrainian Journal of Ecology, 2017, 7(2), 37–54, doi: 10.15421/201707
241. Жуков О.В., Йоркіна Н.В. Екотоксикологічна та малакоіндикаційна оцінка екологічного стану поверхневих водотоків міста Мелітополь // Питання біоіндикації та екології. 2017. Вип. 22, №1 С. 143–158.
242. Жуков О.В., Лядська І.В., Маслікова К.П. Екологічні детермінанти вологості стійкого в'янення рослин у дерново-літогенних ґрунтів на лесоподібних суглинках // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2017, № 2(44). – С. 12–16.
243. Задорожная Г. А. Пространственная организация дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах / Г. А. Задорожная, О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Проблемы экологии та охорони природи техногенного регіону. – 2012. – № 1 (12). – С. 226–237.
244. Залеская Н. Т. Определитель многоножек-костянок СССР / Н. Т. Залеская. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
245. Залеская Н. Т., Шилейко А. А. Сколопендровые многоножки. М.: – Наука. – 1991. – 102 с.
246. Заугольнова Л. Б. Характеристика лесных фитокатен в подзвоне хвойно-широколиственных лесов / Л. Б. Заугольнова // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. – 2001. – Т. 106, вып. 5. – С. 43–51.
247. Заугольнова Л. Б. Пространственная структура биогеоценотического лесного покрова / Л. Б. Заугольнова, Н. В. Лукина, Е. В. Тихонова // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне

- малой реки / Л. Б. Заугольнова, Т. Ю. Браславская (отв. ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. – 2010. – С. 10–19.
248. Зонн С. В. Почва как компонент лесного биогеоценоза. // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964.– 372–457 С.
249. Зонн С. В., Травлеев А. П. Географо–генетические аспекты почвообразования, эволюции и охраны почв. – К.: Наукова думка. – 1989. – 216 с.
250. Кабаков О.Н. Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран / О.Н. Кабаков – Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 374 с.
251. Кабарь А. Н. Биолого-экологические свойства почвенного покрова ботанического сада Днепропетровского национального университета (становление, развитие, рациональное использование) / А. Н. Кабарь // Дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. Днепропетровск. – 2003. – 203 с.
252. Капрусь І. Я. Порівняльний аналіз фаун Collembola на території України / І. Я. Капрусь // Біологічні Студії. – 2011. – Том 5, №3. – С. 135–154
253. Карпачевский Л. О. Зеркало ландшафта. – М.: Мысль, 1983. – 107 с.
254. Карпачевский Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 327 с.
255. Карпачевский Л. О. Некоторые методические аспекты учета пространственной неоднородности в почвоведении / Л. О. Карпачевский // Масштабные эффекты при исследовании почв. – М.: Изд-во МГУ, 2001. – С. 39–46.
256. Катенин А. Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундры / А. Е. Катенин // Ботан. журн. – 1988. – Т. 73, №2. – С. 186–197.
257. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров. – Л.: Учпедгиз., 1945. – 383 с.
258. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров. – М. Л.: Медгиз., 1938. – 602 с.

259. Кашкаров Д. Н. Среда и общество (основы синэкологии) / Д. Н. Кашкаров. – М.: Медгиз., 1933. – 244 с.
260. Кирпотин С. Н. Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы / С. Н. Кирпотин // Журн. общ. биологии. – 2005. – Т. 66., № 3. – С. 239–250.
261. Кисенко Т. И. Почвенная мезофауна поймы р. Самара–Днепровская / Т. И. Кисенко, А. В. Жуков // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Сер. Биология и экология. – Вып. 7. – Д. – 2000. – С. 62–68.
262. Кисенко Т. И. Биотопическое распределение и фауна двупарноногих многоножек лесов степной зоны Украины / Т. И. Кисенко, А. В. Жуков // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Д. – 1998. – Вып. 4. – С. 90–94.
263. Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Мир. – 1990. – 248 с.
264. Кобець А. С. Агроекологічні перспективи розвитку природного агровиробництва / А. С. Кобець, М. М. Харитонов, Ю. І. Грицан, О. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського державного аграрно–економічного університету. – 2015. – №4 (38). – С. 6–10.
265. Кобець А. С. Напрями розвитку природного агровиробництва в Дніпропетровській області / А. С. Кобець, М. М. Харитонов, Ю. І. Грицан, О. В. Жуков // Природне агровиробництво в Україні: проблеми становлення, перспективи розвитку: матеріали Міжнародної науково–практичної конференції (м. Дніпропетровськ, 22–23 жовтня 2015). – Дніпропетровськ: РВВ ДДАЕУ, 2015. – с. 3–7.
266. Кобець А. С., Демидов О. А., Грицан Ю. І., Жуков О. В. Просторово агроекологія у вирішенні завдань сільськогосподарського напрямку біологічного етапу рекультивації земель // Рекультивація складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково–практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 44–49.
267. Кобець А. С., Макаренко П. М., Узбек І. Х., Волох П. В., Масюк О. О., Чабан І. П., Грицан Ю. І., Жуков О. В. Рекультивація порушених земель: досвід та перспективи досліджень в Дніпропетровському державному

- аграрному університеті // Пріоритети збалансованого (сталого) розвитку України. – Матер. II Українського екологічного конгресу. – 27–28 жовтня 2008 р. Ч. 1. – К. Центр екологічної освіти та інформації. – 2008. – С. 375–379.
268. Козловский Ф.И. Теория и методы изучения почвенного покрова / Ф.И. Козловский. М.: ГЕОС, 2003. – 536 с.
269. Колесников, В. Б. Панцирные клещи (Oribatida) как биоиндикаторы состояния пахотных земель [Текст] / В. Б. Колесников // Вестн. защиты растений. – 2010. – № 4. – С. 56–60.
270. Коломбар Т. Роль педотурбаційної активності сліпака звичайного (*Spalax microphthalmus*) у формуванні структури ґрунтового покриву / Т. Коломбар, О. Пахомов, О. Жуков // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2014. – Вип. 64. – С. 219–225.
271. Крамаренко С.С. Анализ паттернов пространственной организации популяций наземных моллюсков: подход с использованием методов геостатистики / С.С. Крамаренко, О.Н. Кунах, А.В. Жуков, Е.В. Андруевич // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. – 2014, вып. 18. – С. 5–40.
272. Крамаренко С.С. Фрактальный анализ пространственной структуры популяций наземных моллюсков / С. С. Крамаренко, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського державного аграрно–економічного університету. – 2014. – №1 (33). – С. 32–41.
273. Криволицкий Д. А. Почвенная фауна в экологическом контроле / Д. А. Криволицкий. – М.: Наука, 1994. – 240 с.
274. Криволицкий Д. А. Жизненные формы и биологическое разнообразие животных / Д. А. Криволицкий // Бюл. Московского о–ва испытателей природы. Отд. Биол. – 1999. – Т. 104. Вып. 5. – С. 61–67.
275. Криволицкий Д. А. Морфо–экологические типы панцирных клещей (Acariformes, Oribatei) / Д. А. Криволицкий // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44, вып. 8. – С. 1176–1189.

276. Криволуцкий, Д. А. Влияние хозяйственной деятельности человека на комплексы панцирных клещей [Текст] / Д. А. Криволуцкий, А. А. Казадаев, А. В. Пономаренко // Вестн. зоологии. – 1977. – № 6. – С. 7–12.
277. Кривошеина М. Г. Определитель семейств и родов палеарктических двукрылых насекомых подотряда Nematocera по личинкам / М. Г. Кривошеина. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. – 244 с.
278. Кунах О. М. Структура домінування тваринного населення ґрунту центральної заплави р. Самара в умовах експериментального забруднення важкими металами // Тези III Міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Д.: ДНУ. – 2005. – С. 195–196.
279. Кунах О. М. Структура домінування тваринного населення ґрунту центральної заплави р. Самара в умовах штучного експериментального забруднення важкими металами // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2005. – № 3/2. – С. 113–117.
280. Кунах О. М. Трофічний аспект функціонального розмаїття тваринного населення ґрунту за умов забруднення ґрунту важкими металами // Екологічні дослідження у промислових регіонах України: Мат. Всеукр. наук.–практ. конф. – Д.: ДНУ. – 2005. – С. 109–111.
281. Кунах О. М. Геоморфологічні екогеографічні змінні, які визначають особливості екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca* L.) / О. М. Кунах, О. С. Папка // Біологічний вісник МДПУ. – 2016. – №1. – С. 243–275.
282. Кунах О. М. Динаміка угруповань ґрунтових тварин с позицій теорії нейтрального розмаїття / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – Донецьк: ДонНУ. – 2007. – Вип. 7. – С. 100–105.
283. Кунах О. М. Екологічна структура угруповань павуків заплави р. Самара / О. М. Кунах, О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 160–162.

284. Кунах О. М. Морфологія дощових черв'яків (Lumbricidae) / О. М. Кунах, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов – Д.: ФОП Дрига Т. В., 2010. – 52 с.
285. Кунах О. М., Гассо В. Я. Моніторинг навколишнього середовища. – Д. : РВВ ДНУ, 2008. – 52 с.
286. Кунах О. М., Жуков О. В. Екологічна та географічна компоненти мінливості форми головної капсули мокриці *Trachelipus rathkei* // Тези VI Міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Д.: ДНУ. – 2011. – С. 191–192.
287. Кунах О. М., Жуков О. В. Міра гігрофільності й гігроморфи ґрунтових тварин // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. – Матер. міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 227–228.
288. Кунах О. М., Шилкіна О. І. Алометрична залежність між довжиною та масою тіла дощових черв'яків // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. – матер. міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 228–230.
289. Кунах О. М., Шилкіна О. І. Стан угруповань дощових черв'яків в умовах урбанізації // Проблеми екології та екологічної освіти. – Мат. VII міжн. конф. – Кривий Ріг, 2008. – С. 93–95.
290. Кунах О. Н. Почвенная мезофауна в условиях экспериментального загрязнения тяжелыми металлами // Мат. IV(XIV) Всерос. сов. по почв. зоолог. “Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв”. – Тюмень, 2005. – С. 78–79.
291. Кунах О. Н. Экологическое разнообразие животного населения почвы в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами // Екологія і ноосферологія. – Київ, Дніпропетровськ. – 2005. – Т. 16, № 3–4. – С. 188–201.
292. Кунах О. Н. Анализ размерной структуры популяций дождевых червей г. Днепропетровска // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – IV Міжнар. наук. конф. – Д.: ДНУ. – 2007. – С. 204–207.

293. Кунах О. Н. Динамика содержания никеля и свинца в профиле пойменной лугово-лесной почвы в эксперименте // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2005. – №3/1. – С. 134–143.
294. Кунах О. Н. Животное население почвы центральной поймы р. Самары // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. – 2006. – Вип. 10 (35). – С. 158–164.
295. Кунах О. Н. Зоо- и фитоиндикация роли автотрофной и гетеротрофной консорций в организации биогеоценоза / О. Н. Кунах, М. В. Трифанова, Д. С. Ганжа // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2014. – № 2. – С. 115–141.
296. Кунах О. Н. Почвенная мезофауна центральной поймы р. Самара // Типологія лісів степової зони, їх біорізноманіття та охорона. – Тези доп. міжнар. конф. – Д. – 2005. – С.159–161.
297. Кунах О. Н. Трофические группы почвенной мезофауны центральной поймы р. Самара / О. Н. Кунах // Проб. экол. и охр. природы техноген. региона. – Донецк: ДонНУ, 2006. – Вып. 6. – С. 130–135.
298. Кунах О. Н. Трофические группы почвенной мезофауны центральной поймы р. Самара // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: Зб. матер. міжнародної наук. конф. – Запоріжжя, ЗНУ. – 2007. – С. 166–169.
299. Кунах О. Н. Анализ маргинальности и пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – 2014. – Вип. 43. – С. 103–115.
300. Кунах О. Н. Влияние педотурбационной активности слепыша (*Spalax microphthalmus*) на целлюлозолитическую активность и электрическую проводимость почвы / О. Н. Кунах, Т. М. Коновалова, Е. В. Прокопенко // Вісник Донецького національного університету. Сер. А: Природничі науки, 2011, № 11. – С. 151–155

301. Кунах О. Н. Динамика сообществ почвенных животных с позиций теории нейтрального разнообразия / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Грунтознавство. – 2007. – Т. 8, № 3–4. – С. 100–105.
302. Кунах О. Н. Животное население почв придолинно–балочного ландшафта / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель – Д.: Вид-во ДНУ, 2008. – Вип. 12. – С. 148–158.
303. Кунах О. Н. Иерархическая модель отбора проб для изучения пространственной организации сообществ почвенной мезофауны урбанизированных территорий / О. Н. Кунах, Ю. А. Балюк // Zoocenosis–2013. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах VII Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 22–25.10.2013 р. – С. 143–144.
304. Кунах О. Н. Пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Грунтознавство. – 2013. – Т. 14, № 3–4 (23). – С. 76–97.
305. Кунах О. Н. Пространственная организация сообщества почвенных мезопедобионтов в условиях рекреационной нагрузки в лесопарковом насаждении / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2013. – Том 3, № 3. – С. 274–286.
306. Кунах О. Н. Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – Том 26 (65), № 3. – С. 107–126.
307. Кунах О. Н. Размерная структура популяций дождевых червей и теория нейтральности // Вісник Дніпропетровського університету. – 2008, вип. 16, т. 1. – С. 133–140.
308. Кунах О. Н. Факторный анализ экологической ниши микромоллюсков *Vallonia pulchella* в дерново–литогенных почвах на красно–бурых глинах / О. Н. Кунах, Г. А. Задорожная, Е. В. Андрусевич, А. В. Жуков // Zoocenosis–2013.

Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах VII Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 22–25.10.2013 р. – С. 142–143.

309. Кунах О. Н. Фауна губоногих многоножек (Chilopoda) степного Придніпровья / О. Н. Кунах // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2013. – № 1(7). – С. 65–81.

310. Кунах О. Н. Экологическая структура животного населения байрака Яцев Яр / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 74–85.

311. Кунах О. Н. Экологический аспект твердости почвы в пристенной дубраве / О. Н. Кунах, А. А. Балдин // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 65–74.

312. Кунах О. Н. Экоморфическая и пространственная организация мезопедобионтов лесопаркового насаждения в черте г. Днепропетровска / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № 1 (13). – 106–121.

313. Кунах О. Н. Экоморфическая организация сообществ пауков степной зоны Украины / О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко, А. В. Жуков // Грунтознавство. – 2014. – Т. 14, № 2. – С. 101–119.

314. Кунах О. Н. Экоморфическая проекция пространственной организации сообщества почвенной мезофауны / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вестник Харьковского национального университета. – 2013. – Вып. 18 (№1079). – С. 118–131.

315. Кунах О. Н. Экоморфический аспект пространственной организации сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. Вып. 10. – С. 159–176.

316. Кунах О. Н. Экоморфическое разнообразие и пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк, М. П. Федюшко // Вісник Дніпропетровського державного аграрно–економічного університету. – 2014. – №1 (33). – С. 32–41.

317. Кунах О. Н., Ванярха В. В. Разнообразие и экоморфическая структура мезопедобионтов арены реки Днепр // Актуальні питання медицини і біології (Матеріали Міжнародної науково–практичної конференції, Полтава, 30.05–01.06.2017 р.). Полтава. 2017. С. 65–65.
318. Кунах О. Н., Задорожна Г. А., Жуков А. В. ГИС–технологии и 3D–описание твердости почвы при рекультивации земель // III–й Всеукраїнський з'їзд екологів з міжнародною участю. Збірник наукових статей. Том. 1. – Вінниця: ВНТУ, 2011. – С. 184–187.
319. Кунах О. Н., Коляда В. В. Отображение техноземов в географическом и экологическом пространствах // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2010, № 1. – С. 56–60.
320. Кунах О.М. Екогеографічні детермінанти екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca*) на основі індексів знімків дистанційного зондування Землі / О.М. Кунах, О.С. Папка // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – 24(1). – С. 78–86.
321. Кунах О.М. Перевірка теорії екологічних ніш та теорії нейтральності на прикладі населення павуків / О.М. Кунах, О.В. Прокопенко, О.В. Жуков // Вісник Донецького університету. – Серія А. Природничі науки. – 2009, № 2. – С. 265–270.
322. Лебедева Н. В. Роль птиц в формировании биологического разнообразия почвенной микрофауны на островах Арктики / Н. В. Лебедева, Д. А. Криволуцкий // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Матер. II Междун. науч. конф. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 127–129.
323. Левич А. П. Структура экологических сообществ. – М.: Изд–во МГУ. – 1980. – 182 с.
324. Лисецкий Ф. Н. Эрозионные катены на земляных фортификационных сооружениях / Ф. Н. Лисецкий, В. В. Половинко // Геоморфология. – 2012. – № 2. – С. 65–78.

325. Лихарев И. М. Наземные моллюски фауны СССР / И. М. Лихарев, Е. С. Раммельмейер. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 600 с.
326. Лысенко Е. А. Пространственная изменчивость твердости педоземов / Е. А. Лысенко, Т. В. Невтринис, А. В. Жуков // XXIII Всеукраїнська наукова конференція аспірантів і студентів «Охорона навколишнього середовища та раціональне використання природних ресурсів», 16–18 квітня 2013 року. – Донецьк. – 2013. – С. 208.
327. Лядська І. В. Методичні підходи до оцінки вологості стійкого в'янення рослин дерново-літогенних ґрунтів на червоно-бурих глинах / І. В. Лядська, К. П. Маслікова, О. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2016. – №3 (41). – С. 68–72.
328. Мазей Ю. А. Изменения сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль катен в лесостепной зоне / Ю. А. Мазей, Е. А. Ембулаева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. Экология. – 2015. – № 1 (9). – С. 98–114.
329. Марченковська О. О., Гассо В. Я., Місюра А. М., Загубіженко Н. І., Жуков О. В., Кульбачко Ю. Л. Різноманітні групи тварин як біоіндикатори забруднення природного середовища важкими металами // Наук. Вісн. Укр. держ. лісотехніч. ун-ту. – Львів. – 1999. – Вип. 9–11. – С. 76–79.
330. Маслікова К.П. Водопроникність техноземів у моделях конструкції з різною стратиграфією / К.П. Маслікова, І.В. Лядська, О.В. Жуков // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2016. – № 6 (3). – С. 250–265.
331. Матвеев Н. М. Количественные оценки экоморфного состава лесонасаждений в степной зоне / Н. М. Матвеев // Проблемы устойчивого функционирования лесных экосистем. – Ульяновск: Изд-во Ульяновского ун-та, 2001. – С. 118–122.
332. Матвеев Н. М. Оптимизация системы экоморф растений А.Л. Бельгарда в целях фитоиндикации экотопа и биотопа / Н. М. Матвеев // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. 2003. – Т. 2. Вип. 11. – С. 105–113.

333. Матвеев Н. М. Основы степного лесоведения профессора А. Л. Бельгарда и их современная интерпретация / Н. М. Матвеев – Самара: Самарский университет, 2011. – 126 с.
334. Медведев В. В. Структура почвы / В. В. Медведев // Харьков. – 2008. – 406 с.
335. Медведев В. В. Твердость почвы / В. В. Медведев / Харьков. – Изд. КП «Городская типография». – 2009. – 152 с.
336. Медведев С.И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР / С.И. Медведев. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 242 с.
337. Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов / С. В. Мейен // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. 39, № 4. – С. 495–508.
338. Мисюра А. Н. Жуков А. В. Некоторые аспекты биохимического тестирования животных для контроля состояния окружающей среды // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. – Тез. докл. I международ. науч.–практич. конфер. – 1995. – Д. – Т. 2. – С. 43–44.
339. Мисюра А. Н., Гассо В. Я., Жуков А. В., Марченковская А. А., Смирнов Ю. Б., Чернышенко С. В. Использование эколого–биохимических показателей различных групп животных для биотестирования состояния популяций в техногенных экосистемах // Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности. – СПб. – 1998.
340. Мисюра А. Н., Гассо В. Я., Жуков А. В., Рева А. А. Смирнов Ю. Б., Христов О. А., Кочет В. Н. Биохимическое тестирование как метод оценки состояния животных в условиях антропогенного воздействия // Мат. I международ. конф. "Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность". – Д.: ДГУ – 1999. – С. 58–60.
341. Мисюра А. Н., Гассо В. Я., Полоз О. В., Суханова В. Н., Жуков А. В., Кульбачко Ю. Л., Рузина Е. И. Сравнительная характеристика содержания некоторых микроэлементов в организме беспозвоночных, земноводных и

- пресмыкающихся в условиях техногенного влияния // Вестн. Днепропетр. гос. ун-та. – Сер. Биология и экология. – Д. – 1997. – Вып. 3. – С. 133–144.
342. Мисюра А. Н., Жуков А. В. Биохимическое тестирование животных в системе контроля состояния окружающей среды // Вопр. биоиндик. и охр. природы. – Запорожье. – 1997. – С. 113–118.
343. Мисюра А. Н., Жуков А. В., Полоз О. В., Суханова В. Н., Гассо В. Я., Рева А. А., Кульбачко Ю. Л. Разработка метода комплексной эколого-биохимической оценки состояния животных в условиях техногенного влияния в степном Приднепровье // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Биология и экология. – Д.: ДГУ. – 1996. – Вып. 2. – С. 177–184.
344. Митчел Дж.К. Расчеты потерь почвы / Дж.К. Митчел, Г.Д. Бубензер. – Эрозия почв. М.: Колос, 1984. – С. 34–95.
345. Мицик Л.П. Діяльність Дніпропетровського ботанічного саду в своє перше 60-річчя / Л.П. Мицик, В.Ф. Опанасенко // Вісник Дніпропетровського університету. Сер. Біологія. Екологія. – Д.: ДГУ, 1998. – Вип. 5. – С.77–82.
346. Мірзак О.В. Досвід дослідження ґрунтів великих промислових центрів степової зони України (на прикладі м.Дніпропетровська) / О. В. Мірзак // Ґрунтознавство. – 2001. – Т.1, № 1–2, – С. 87–92.
347. Мордкович В. Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири / В. Г. Мордкович – Новосибирск: Наука, 1977. – 110 с.
348. Мордкович В. Г. Понятие "экологическая плеяда видов" и его значение для диагностики почв // Проб. почв. зоологии. – Киев, 1981. – С. 143.
349. Мордкович В.Г. Степные катены / В.Г. Мордкович, Н.Г. Шатохина, А.А. Титлянова. – Новосибирск: Наука. – 1985. – 118 с.
350. Мордкович, В. Г. Зоологическая диагностика почв: императивы, предназначение и место в составе почвенной зоологии и почвоведения / В. Г. Мордкович // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74, № 6. – С. 463–471
351. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 184 с.

352. Новицкий Р. А., Жуков А. В. Внутрипопуляционный полиморфизм берша *Stizostedion volgensis* Днепровского водохранилища // Вестн. зоолог. – 2000. – № 34. Вып. 1–2. – С. 63–70.
353. О. М. Кунах, О. Є. Пахомов Основы екології людини: нав. посібник. – Д.: РВВ ДНУ, 2009. – 128 с.
354. Определитель обитающих в почве клещей (Sarcoptiformes) [Текст] / Е. М. Буланова-Захваткина [и др.] / Под ред. М. С. Гилярова. – М. : Наука, 1975. – 491 с.
355. Павлинов И. Я. Замечания о биоморфике (экоморфологической систематике) / И. Я. Павлинов // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71, № 2. – С. 187–192.
356. 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.
357. Панцирные клещи: морфология, развитие, филогения, экология, методы, исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* С. L. Koch, 1839 [Текст] / Д. А. Криволуцкий [и др.] / Под ред. Д. А. Криволуцкого. – М. : Наука, 1995. – 224 с.
358. Пахомов А. Е. ГИС-подход для оценки изменчивости электропроводности почвы под влиянием педотурбационной активности слепыша (*Spalax microphthalmus*) / А. Е. Пахомов, Т. М. Коновалова, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2010. – Вип. 18, т. 1. – С. 58–66.
359. Пахомов А. Е. Пространственная организация системы пороев слепыша *Spalax microphthalmus* / А. Е. Пахомов, О. Н. Кунах, Т. М. Коновалова, А. В. Жуков // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып. 2(21). – С. 106–117.
360. Пахомов А. Е. Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема / А. Е. Пахомов, О. Н. Кунах, А. В. Жуков,

- Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2013. 21(1). – С. 51–57.
361. Пахомов А. Е., Байбуз О. Н., Мисюра А. Н. Сравнительная характеристика содержания микроэлементов в организме различных видов дождевых червей с урбанизированной территории и использование этих показателей для биоиндикационного картографирования городской среды г. Днепропетровска // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2001. – Вип. 9. – Т. 1. – С. 97–101.
362. Пахомов А. Е., Байбуз О. Н., Смирнов Ю. Б. Трансформация и транслокация тяжелых металлов в системе почва – растение – животное в экспериментальных и природных условиях // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2002. – Вип. 10. – Т. 1. – С. 27–30.
363. Пахомов А. Е., Жуков А. В. Положительное и отрицательное влияние экологического инжиниринга: сравнение парадигм / А. Е. Пахомов, А. В. Жуков // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – Д. – Сер. Біологія. Екологія. – 2004. – № 1. – С. 141–146.
364. Пахомов А. Е., Жуков А. В. Формирование почвенной мезофауны под влиянием педотурбационной активности микромаммалей // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Д. – 1998. – Вып. 4. – С. 72–77.
365. Пахомов А. Е., Кунах О. Н., Кожемяка О. Н. Изменение микробиологической активности почвы степных лесов под влиянием копролитов Lumbricidae в условиях антропогенного пресса // Тези II Міжнарод. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 142–143.
366. Пахомов А. Е., Смирнов Ю. Б., Байбуз О. Н. Зооэкологическая и геохимическая характеристика почвенной мезофауны искусственных белоакациевых насаждений приводораздельно-балочного ландшафта Присамарья // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2000. – Вип. 7. – С. 3–7.

367. Пахомов О. Є. Дощові черв'яки в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем та свинцем у присутності пшениці / О. Є. Пахомов, О. М. Кунах // Вісн. Запор. ун-ту. Сер. Фізико-математичні науки. Біологічні науки. – 2004. – № 2. – С. 192–196.
368. Пахомов О. Є. Функціональне різноманіття ґрунтової мезофауни заплавних степових лісів в умовах штучного забруднення середовища / О. Є. Пахомов, О. М. Кунах. – Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 324 С.
369. Пахомов О. Є., Смирнов Ю. Б., Байбуз О. М. Зооекологічна характеристика ґрунтової мезофауни деяких біогеоценозів Придніпров'я // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2002. – Вип. 10. – Т. 2. – С. 208–215.
370. Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т. С. Перель. – М.: Наука, 1979. – 272 с.
371. Пилипенко А. Ф. Влияние pH почвы и содержания гумуса в ней на распределение почвенной мезофауны // Вопр. степ. лесоведения. – Днепропетровск, 1972. – Вып. 3. – С. 70–74.
372. Пилипенко А. Ф. Закономерности формирования почвенной мезофауны в искусственных насаждениях на Днепре // Вопр. степ. лесоразведения и охраны природы. – 1975. – Вып 5. – с. 197–204.
373. Пилипенко А. Ф. Значение показателей биомассы почвенной мезофауны для индикации устойчивости и оптимальности биологического круговорота в лесных биогеоценозах // Вопр. степ. лесоведения, биогеоценологии и охраны природы. – Днепропетровск, 1979. – С. 75–79.
374. Пилипенко А. Ф. Некоторые вопросы зоологической диагностики почв искусственных насаждений и байрачных лесов Присамарья // Вопр. биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. – Д. – 1980. – С. 124–131.
375. Пилипенко А. Ф. Почвенная мезофауна лесных биогеоценозов юго-восточной Украины. – Дис. канд. биол. наук., Д. – 1973. – 165 с.

376. Пилипенко А. Ф. Почвенная мезофауна необлесенных склонов правобережья Самары–Днепровской // Вопр. степ. лесоведения. – Д., 1972. – Вып. 2. – С. 8–2.
377. 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. – Д., 1987. – С. 98–103.
378. 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, сер. Биол. и экол., – Днепропетровск. – 1993. – Вып 1. – С. 68–69.
379. Пилипенко А. Ф. Животное население эдафотопов экспериментального участка лесной рекультивации в Западном Донбасе / А. Ф. Пилипенко, А. В. Жуков, О. П. Киреева // Вопр. степ. лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск, 1997. – С. 93–98.
380. 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. – Д.: ДГУ, 1985. – С. 130–137.
381. Пилипенко А. Ф. Роль комплексной экспедиции по изучению лесов степной зоны Украины в развитии почвенно–зоологических исследований в ДГУ / А. Ф. Пилипенко, А. В. Жуков // Екологія та ноосферологія. – 1999. – Т. 6. Вип. 1–2. – С. 151–157.
382. Пилипенко А. Ф. Эколого-генетические аспекты зоологической диагностики почв степной зоны Украины / А. Ф. Пилипенко, А. В. Жуков // Проб. почв. зоологии. – Мат. II(XII) Всерос. сов. – М., 1999. – С. 282–283.
383. Пилипенко А. Ф., Бобылев Ю. П., Смирнов Ю. Б. Энергетическая оценка роли почвенных беспозвоночных в лесных биоценозах Присамарья. // Вопросы степного лесоведения и рекультивации земель. Днепропетровск, 1986, с. 114–121.

384. Пилипенко А. Ф., Ганин Г. Н., Смирнов Ю. Б. О положительном воздействии двупарноногих и литобиоморфных многоножек на процессы трансформации микроэлементов в системе опад–подстилка–почва // Исчезающие и редкие растения, животные и ландшафты Днепропетровщины. – Д., 1983. – С. 97–102.
385. Пилипенко А. Ф., Мисюра А. Н., Смирнов Ю. Б., Жуков А. В. Почвенные беспозвоночные в условиях загрязнения среды отходами химической промышленности // Проб. почв. зоологии. – Ростов н/Д, 1996. – С. 113–114.
386. Пилипенко А. Ф., Надворный В. Г. Влияние антропогенных факторов на почвенных беспозвоночных пойменных биотопов нижнего течения реки Самары // Биогеоэкологические особенности лесов и их охрана. Днепропетровск, 1981. С. 166–174.
387. Пилипенко А. Ф., Цветкова Н. Н. К содержанию микроэлементов в тканях дождевых червей // Проб. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 184–185.
388. Пилипенко О. Ф. Паразитологія / О. Ф. Пилипенко, О. В. Жуков: Навч. посібник. – Д.: РВВ ДНУ, 2001. – 76 с.
389. Пилипенко О. Ф., Жуков О. В. Роль трофічної структури ґрунтової мезофауни для зоологічної діагностики ґрунтів // Структура та функціональна роль тваринного населення в природних та трансформованих екосистемах. – Тези І міжн. наук. конф. – Д., 2001. – С. 98.
390. Пилипенко О. Ф., Жуков О. В., Савченко І. В. Трофічна структура ґрунтової мезофауни лісових біогеоценозів Присамар'я // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Матер. II Междун. науч. конф. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 147–148.
391. Пилипенко О. Ф., Жуков О. В., Смирнов Ю. Б. Вплив антропогенних чинників на структуру і функціонування комплексу ґрунтових безхребетних в умовах урбанізації // Урбанізація як фактор змін біогеоценотичного покриву. – Мат. конф. – Львів: Академічний Експрес, 1994. – С. 54.

392. Покаржевский А. Д., Терыще К. В. Проблема размерности и система оценки риска загрязнения почв ксенобиотиками // Вест. Днепропетр. ун-та. – Биология и экология. – 1993. – Вып. 1. – С. 44–48.
393. Покаржевский А.Д. Пространственная экология почвенных животных / А. Д. Покаржевский, К. Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Ф.А. Савин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 174 с.
394. Пономаренко О. Л., Жуков О. В. Особливості організації екологічної ніші зяблика (*Fringilla coelebs*) у мікроструктурі деревостану. Фауна України на межі ХХ-ХХІ ст. Нові концепції зоологічних досліджень. Всеукраїнська зоологічна конференція (12-16 вересня 2017 р., м. Харків): тези доповідей. Харків, 2017. С. 67-68.
395. Пономаренко О.Л., Жуков О.В., Зимарова А.А. Порівняльна характеристика екологічних ніш великої синиці (*Parus major*) та білошиї мухоловки (*Ficedula albicollis*) як типових представників птахів-дуплогнізників долинних лісів степової зони України // Berkut. 2016. 25 (2). С. 139–145.
396. Пономаренко, О. Л., Жуков, О. В. (2017). Методологічні підходи до застосування факторного аналізу екологічної ніші у дослідженні птахів. Zoocenosis–2017. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems The IX International Conference. Ukraine, Dnipro, DNU, 20–22.11.2017. 92–93.
397. Потапенко О. В. Екоморфичний аналіз рослинного покриву електричних підстанцій / О. В. Потапенко, Д.С. Ганжа, О. В. Жуков // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д.: Вид-во ДНУ, 2016. – Вип. 45. – С. 138–147.
398. Прокопенко Е. А. Экологическая структура сообщества пауков (Aranea) байрака Войсковой / Е. А. Прокопенко, А. Е. Пахомов, О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського університету. – 2009, вип. 17, т. 1. – С. 183–192.
399. Прокопенко Е. В. Морфометрическая изменчивость и морфологическое разнообразие популяций *Pardosa ligubris* (Walckenaer, 1802) (Aranea, Lycosidae)

в градиенте условий урбанизации / О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Вісник Донецького університету, Сер. А: Природничі науки. – 2008. – Вип. 1–С. 311–319.

400. Прокопенко Е. В. Морфометрический анализ сенокосцев *Trogulus nepaeformis* (Scopoli, 1763) и *T. tricarinatus* (Linnaeus, 1758) Карпатского биосферного заповедника и Карпатского национального природного парка / О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – Донецьк: ДонНУ. – 2007. – Вип. 7. – С. 128–136.

401. Прокопенко Е. В. Оценка популяционной структуры пауков *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802) урбанизированной территории средствами геометрической морфометрии / О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Бюл. моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 2011. – Т. 116, вып. 11. – С. 31–40.

402. Прокопенко Е. В. Разнообразие герпетобионтных беспозвоночных на экспериментальном участке рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью / О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2011. – № 1 (11) – С. 172–187.

403. Прокопенко Е. В. Структура населения пауков (Araneae) байрачных лесов Днепропетровской области / О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – Донецьк: ДонНУ, 2009. – № 1 (9). – С. 124–130.

404. Прокопенко Е. В. Экоморфическая организация сообществ пауков степной зоны Украины / Е. В. Прокопенко, О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Проблемы почвенной зоологии. М.: Т-во научных изданий КМК. – 2014. – С. 174–176.

405. Прокопенко Е. В., Жуков А. В. Морфометрическая изменчивость популяций *Trogulus nepaeformis* (Scopoli, 1763) (Opiliones, Trogulidae) в Карпатском биосферном заповеднике и Карпатском национальном природном парке // Вісник Донецького університету. – Серія А. Природничі науки. – 2008. – Вип. 8. – С. 368–374.

406. Прокопенко Е.В. Экологическая структура населения пауков (Araneae) заповедника "Каменные Могилы": ценоморфы, сезонные и циркадные группы / Е.В. Прокопенко, А.В. Жуков, Е.Ю. Савченко // Проблемы экології та охорони природи техногенного регіону: міжвід. зб. наук. пр. / відп. ред.: С.В. Беспалова. – Донецьк: ДонНУ, 2008. – Вип. 8. – С. 142–155.
407. Прокопенко О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Павуки (Aranei): моногр. / О. В. Прокопенко, О. М. Кунах, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов // Д. : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. – 340 с.
408. Прокопенко О. В. Структура населення павуків (Aranei) байрачної катени / О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Вісник Донецького національного університету. Сер. А: Природничі науки, 2011, № 2. – С. 145–150.
409. Прокопенко О. В. Структура населення павуків (Aranei) степової цілини в урочищі Яцев Яр (Дніпропетровська область) / О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2010. – Вып. 10, № 1–С. 151–157.
410. Прокопенко О. В., Кунах О. М., Жуков О. В. Екологічна структура угруповань павуків заплави р. Оріль // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 169–171.
411. Пузаченко А. Ю. Власов А. А. Роющая деятельность обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* Rodentia, Spalacidae // Зоол.ж. 1993. – 1993. – Т. 72, вып. 11. – С. 91–103.
412. Пузаченко Ю. Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях / Ю. Г. Пузаченко. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 416 с.
413. Пузаченко Ю. Г., Санковский А. Г. Анализ организации растительного покрова методами ординации // Журн. Общ. Биол. 1992. Т. 53. №6. С. 757–773.
414. Пузаченко Ю. Г. Анализ пространственно–временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) /

Ю. Г. Пузаченко, А. С. Желтухин, Р.Б. Сандлерский // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71, № 6. – С. 467–487.

415. Пузаченко Ю.Г. Методологические основания отображения элементарных геосистемных процессов / Ю.Г. Пузаченко, М.В. Федяева, Д.Н. Козлов, М.Ю. Пузаченко // Современные естественные и антропогенные процессы в почвах геосистем. М.: Почв. ин-т им. В. В. Докучаева, 2006. – С. 13–52.

416. Пузаченко Ю.Г. Разнообразие ландшафта и методы его измерения / Ю.Г. Пузаченко, К.Н. Дьяконов, Г.М. Алещенко // География и мониторинг биоразнообразия. – М.: Изд-во НУМЦ, 2002. – С. 76–178.

417. Разумовский С.М. Избранные труды / С.М. Разумовский. – сост. К.В. Киселева, О.Г. Чертов, Е.М. Веселова; под ред. и с предисл. К.В. Киселевой, О.Г. Чертова. – М.: КМК Scientific Press. – 1999. – 560 с.

418. Разумовский С.М. Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений) / С.М. Разумовский. – М.: КМК Scientific Press. – 2011. – 722 с.

419. Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. – 1952. – Т. 37, №2. – С. 181–201.

420. Романовский М. Г. Продуктивность, устойчивость и биоразнообразие равнинных лесов европейской России / М. Г. Романовский. – М.: МГУЛ. – 2002. – 92 с.

421. Самсонова В. П. Пространственная изменчивость почвенных свойств: на примере дерново-подзолистых почв / В. П. Самсонова. – М.: Издательство ЛКИ, 2008. – 160 с.

422. Сергиенко, Г. Д. Низшие орибатидаы [Текст] / Г. Д. Сергиенко. – К. : Наук. думка, 1994. – 203 с. – (Фауна Украины; Т. 25, вып. 21).

423. Смагин А. В. Теория и практика конструирования почв / А. В. Смагин / Москва: Издательство Московского университета, 2012. – 542 с.

424. Смагин А.В. Некоторые критерии и методы оценки экологического состояния почв в связи с озеленением городских территорий / А.В. Смагин,

- Н.А. Азовцева, М.В. Смагина, А.Л. Степанов, А.Д. Мягкова, А.С. Курбатова // Почвоведение. – 2006. – № 5. – С. 603–615.
425. Смирнов Ю. Б., Байбуз О. Н. Современное состояние биоразнообразия почвенной мезофауны байрачных дубрав Присамарья // Чтения памяти А. А. Браунера. – Одесса, 2000. – С. 19–23.
426. Смирнов Ю. Б., Кульбачко Ю. Л., Жуков А. В. Безхребетні тварини в екологічному моніторингу навколишнього середовища // II Між. конф. Франція та Україна: науковопрактичний досвід. – Д., 1995. – С. 62–63.
427. Соколов С. Г. Разнообразие паразитов ротана *Perccottus glenii* Dybowski 1877 (Actinopterygii: Perciformes) в условиях крупномасштабного расширения ареала хозяина / С. Г. Соколов, А. В. Жуков // Известия РАН. Серия Биологическая. – 2016, № 4. – С. 439–448.
428. Соколов С. Г. Тенденции изменчивости паразитарных населений ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) в нативной части ареала хозяина / С. Г. Соколов, А. В. Жуков // Известия РАН. Серия Биологическая. – 2014, № 5. – С. 518–528.
429. Соколов С. Г., Жуков А. В. Функциональное разнообразие паразитарных населений ротана *Perccottus gleniidybowski*, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) и структура ареала хозяина // Известия РАН. Серия Биологическая, 2017, № 3, с. 322–328.
430. Станкевич С. А. Дистанционная оценка изменения влажности почв левобережья Днепропетровской области с учетом наземних данных / С. А. Станкевич, Н. Н. Харитонов, А. В. Жуков // 15 Українська конференція з космічних досліджень. – Київ. – 2015. –
431. Стриганова Б. Р. Пространственные вариации функциональной структуры сообществ животного населения степных почв Европейской России // Поволжский экологический журнал. – 2005, № 3–С. 268–276.
432. Стриганова Б. Р. Семейство Cantharidae – Мягкотелки // Определитель обитающих в почве личинок насекомых: Отв. ред. М. С. Гиляров. М.: Наука, 1964. – С. 347–355.

433. Сумароков А. М. Показатель восстановления биотического потенциала агроэкосистем при уменьшении пестицидных нагрузок / А. М. Сумароков, А. В. Жуков // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2013. – Т. 9, № 4. – С. 83–108.
434. Сумароков А. М. Восстановление биотического потенциала биогеоценозов при уменьшении пестицидной загрузки / А. М. Сумароков // Донецк: изд-во «Вебер», 2009. – 193 с.
435. Сумароков А. М. Обоснование восстановления экологического потенциала агробиогценозов при уменьшении пестицидных нагрузок в Украине / А. М. Сумароков, А. В. Жуков // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. 2006 (2007). – Т. 14, вып. 1–2. – С. 145–154.
436. Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів / В. В. Тарасов // Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 276 с.
437. Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської і Запорізької областей / В. В. Тарасов. – Видання друге. Доповнене та виправлене. Д.: „Ліра” 2012–296 с.
438. Тарасов В.В. Біолого–екологічний аналіз флори рослинного покриву заказника місцевого значення “Визирка” на порушених горними роботами землях ОАО “Ингулецкий ГОК” / В.В. Тарасов, В.Н. Романенко // Екологія і природокористування. – 2005. – Вип. 8. – С. 227–237.
439. Тиунов А. В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 / Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. – М., 2007. – 44 с.
440. Ткачук А. В., Грицан Ю. І., Жуков О. В. Екологічна оцінка відновлення земель, порушених гірничодобувною промисловістю // Екологічні проблеми гірничо–металургійного комплексу України за умов формування принципів збалансованого розвитку. – Мат. наук.–практ. конференції. – Д. – 2008. – С. 127–130.

441. Топчиев А. Г. Животное население мертвого покрова в искусственных лесах степной зоны Украины // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков, 1960. – С. 341–369.
442. Топчиев А. Г. Животное население почв искусственных лесонасаждений в Алтагирской и Родионовских лесных дачах (беспозвоночные) // Сб. р-т биол. ф-та Днепропетр. госун-та. – Д., 1953. – С. 93–101.
443. Топчиев А. Г. Животное население почв искусственных лесонасаждений в Старобердянской лесной даче (беспозвоночные) // Сб. р-т биол. ф-та Днепропетр. госун-та. – Д., 1953. – С. 83–93.
444. Топчиев А. Г. Зооэкологическое изучение байрачных лесов на Днепропетровщине // Вопр. степ. лесоведения. – Д., 1968. – С.141–144.
445. Топчиев А. Г. Некоторые данные о распределении почвенных беспозвоночных в Рацинском лесном массиве Николаевской области // Сб. р-т биол. ф-та Днепропетр. госун-та. – Д., 1960. – С. 3–13.
446. Топчиев А. Г. Почвенная фауна и ее распределение в Кировском лесу Днепропетровской области // Вопр. степ. лесоведения. – Д., 1968. – С.131–143.
447. Топчиев А. Г. Фауна хрущей, проволочников, чернотелок и закономерности их распространения в искусственных лесах степной зоны Украины // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков, 1960. – С. 305–341.
448. Травлеев А. П. Взаимоотношения растительности с почвами в лесных биогеоценозах степной зоны Украины. Лесоведение. 1976, N 6, с. 21–26.
449. Травлеев А. П. Значение микроморфологического метода при исследовании почвы как компонента биогеоценоза // Биогеоценологические особенности лесов и их охрана. Днепропетровск, 1981. С. 11–14.
450. Травлеев А. П. Научные основы техногенной биогеоценологии // Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины. Днепропетровск. 1989. С. 4–9.
451. Травлеев А. П. Вопросы генезиса и свойств лесных биогеоценозов Присамарья // Вопр. степ. лесоведения. – Д., 1972. – Вып. 2. – С. 8–12.

452. Травлеев А. П. Генетические аспекты взаимодействия лесной растительности с почвами в условиях степи // *Вопр. степ. лесоведения и охраны природы* – Д., 1977. – Вып 8.– С. 40–46.
453. Травлеев А. П. Материалы к номенклатуре и классификации лесных почв подзоны настоящих степей // *Вопр. степ. лесоведения*. – Д., 1972. – Вып. 3. – С.16–22.
454. Травлеев А. П. О разложении лесной подстилки в зависимости от типологических особенностей искусственных лесов в степи // *Науч. зап. Сб. работ биол. ф-та*. – Харьков, 1960. – С. 63–69.
455. Травлеев А. П. Состояние и перспективы исследований лесных биогеоценозов на землях, нарушенных промышленностью // *Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны*. Днепропетровск. 1987. С. 4–11.
456. Травлеев А. П. Характеристика почв лесных культурбиогеоценозов настоящих степей УССР // *Вопр. степ. лесоведения и охраны природы*. – Д., 1975. – Вып. 7. – С. 8–21.
457. Травлеев А. П. К вопросу о биогеоценоотическом формировании фауны позвоночных в искусственных лесах степной зоны Украины / А. П. Травлеев, В. Л. Булахов // *Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины*. – К.: Наук. думка, 1969. – С. 115–116.
458. Травлеев А. П. Об использовании раковинных амёб (Testacida, Protozoa) в индикации степных и лесных почв Присамарья на Днепропетровщине / А. П. Травлеев, И. К. Булик, Н. А. Белова, Л. П. Травлеев // *Проб. почв. зоол.* – Киев, 1981. – С. 230.
459. Травлеев А. П. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов лесных биогеоценозов в степи / А. П. Травлеев, Л. Г. Апостолов, И. К. Булик, М. А. Шимкина // *Биологическая диагностика почв*. – М.: Наука, 1976. – С. 280–281.
460. Травлеев А. П., Белова Н. А. Мониторинг элементарных почвенных процессов, их влияние на микроморфологическое состояние лесных почв в

- степи // Мониторинговые исследования биогеоценотических катен степной зоны. Днепропетровск. 1995. С. 4–12.
461. Травлеев А. П., Белова Н. А., Боговин А. В., Дубина А. А. Байрачные леса бывшей порожистой части Днепра – составная часть экологической сети юга Украины // Екологія та ноосферологія. – 2005. – Т. 16, № 3–4. – С. 75–94.
462. Трифанова М. В. Дослідження консортивних зв'язків у біогеоценозах та охорона природи / М. В. Трифанова, О. М. Кунах, О. В. Жуков. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – 111 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.2038.4488
463. Урусевская И. С. Почвенные катены Нечерноземной зоны РСФСР / И. С. Урусевская // Почвоведение. – 1990. – №9. – С. 12–26.
464. Фатовенко М. А., Пилипенко А. Ф. Некоторые особенности распределения мерметид и вредной почвенной энтомофауны в лесных биогеоценозах Присамарья // Проб. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 314–315.
465. Федосенко Ю.С. Вплив оранки ґрунтів на структуру угруповань панцирних кліщів / Ю.С. Федосенко, О.В. Жуков, А.Д. Штірц // Зб. доп. XXIV Всеукр. наук. конф. аспірантів та студентів "Охорона навколишнього середовища та раціональне використання природних ресурсів" (м. Донецьк, 15–17 квітня 2014 р.). – Донецьк: ДонНТУ, ДонНУ, 2014. – Т. 2. – С. 67–69.
466. Фридланд В. М. Структура почвенного покрова / В. М. Фридланд. – М.: «Мысль», 1972. – 424 с.
467. Хайтун С. Д. Количественный анализ социальных явлений. Проблемы и перспективы. – М.: КомКнига, 2005. – 280 с.
468. Холод С. С. Классификация фитокатен горных склонов / С. С. Холод // Ботан. журн. – 1991. – Т. 76, №9. – С. 1239–1249.
469. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно–широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
470. Чадаева З. В. Отряд Lepidoptera – чешуекрылые / З. В. Чадаева // Определитель обитающих в почве личинок насекомых: Отв. ред. М. С. Гиляров. М.: Наука, 1964. – С. 809–896.

471. Чайковский Ю. В. Активный связный мир / Ю. В. Чайковский. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2008. – 726 с.
472. Чевризов Б.П. Краткий определитель сенокосцев (Opiliones) европейской части СССР / Б.П. Чевризов // Фауна и экология паукообразных. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. – С. 4–27.
473. Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
474. Чернова Н. М. Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации / Н. М. Чернова, М. Н. Чугунова // Pedobiologia. – 1967. – Vol. 7. – P. 67–87.
475. Чернова Н. М. Распределение микроартропод в пахотной почве / Н. М. Чернова // Антропогенное воздействие на фауну почв. – М.: МГПУ. – 1982. – С. 3–10.
476. Черный Н. Г. Двупарноногие многоножки равнинной территории Украины / Н. Г. Черный, С. И. Головач. – Киев. – 1993. – 58 с.
477. Шebанін В.С. Аналіз структури популяцій / В.С. Шebанін, С.С. Крамаренко, В.М. Ганганов. – Миколаїв, 2008. – 232 с.
478. Шеин Е. В. Пространственная неоднородность свойств на различных иерархических уровнях – основа структуры и функций почв / Е. В. Шеин, Е. Ю. Милановский // Масштабные эффекты при исследовании почв. – М. : МГУ, 2001. – С. 47–61.
479. Шеин Е. В. Курс физики почв / Е. В. Шеин // М.: МГУ, 2005. – 432 с.
480. Штирц А. Д. 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. энтомол. о-ва. – 2013. – Т. XXI, вып. 1. – С. 49–60.
481. Штирц, А. Д. Структура и динамика населения панцирных клещей заповедных степей юго-востока Украины [Текст] / А. Д. Штирц, Н. Н. Ярошенко. – Донецк : Норд, 2003. – 269 с.

482. Яшна А. С., Жуков О. В. Просторова мінливість агрегатної структури дерново–літогенних ґрунтів на лесах рекультивованих ландшафтів Нікопольського марганцево–рудного басейну // Екологічний інтелект – 2012: матеріали доповідей VII Міжнародної науково–практичної конференції присвяченої пам'яті проф. Плехотника В. М. – Дніпропетровськ, 2012. – С. 211–212.
483. Adler P. B. A niche for neutrality / P. B. Adler, J. Hillerislambers, J. M. Levine // Ecology Letters. – 2007. – Vol. 10. – P. 95–104.
484. Adler P. B. Neutral models fail to reproduce observed species–area and species–time relationships in Kansas grasslands // Ecology. – 2004. – Vol. 85. – P. 1265–1272.
485. Alonso D., McKane A.J. Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity // Ecology Letters. – 2004. – Vol. 7. – P. 901–910.
486. Angermeier P. L. Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia / P. L. Angermeier, M. R. Winston // Ecology. – 1998. – Vol. 79. – P. 911–927.
487. Anselin L. GeoDa: An Introduction to Spatial Data Analysis // L. Anselin, S. Ibnu, Kh. Youngihn / Geographical Analysis. – 2006. – Vol. 38 (1). – P. 5–22.
488. Austen D. J. Importance of the guild concept to fisheries research and management / D. J. Austen, P. B. Bayley, B. W. Menzel // Fisheries. – 1994. – Vol. 19. – P. 12–20.
489. Baddeley A Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns / A. Baddeley, R. Turner // J. Stat. Software. – 2005. – Vol. 12. – P. 1–42.
490. Baddeley A., Moller J., Waagepetersen R. Non– and semiparametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns // Stat. Neerlandica. – 2000. – Vol. 54. – P. 329–350.
491. Balashov I. A. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine / I. A. Balashov, S. S. Kramarenko, A. V. Zhukov, A. N. Shklyaruk, A. A. Baidashnikov, A. V. Vasyliuk // Malacologica Bohemoslovaca, – 2013. – Vol. 12. – P. 62–69.

492. Baur B. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae) / B. Baur // *Holarctic Ecology*. – 1986. – V. 9, N 2. – P. 117–125.
493. Baur B. Population structure, density, dispersal and neighbourhood size in *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Pulmonata: Helicidae) / B. Baur // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. – 1993. – Bd. 94/95B. – S. 307–321.
494. Bell G. *The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of sexuality*. University California Press, Berkeley. 1982
495. Bell G. Neutral macroecology / G. Bell // *Science*. – 2001. – Vol. 293. – P. 2413–2418.
496. Bell G. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology / G. Bell // *Ecology*. – 2005. – Vol. 86. – P. 1757–1770.
497. Bell G. The distribution of abundance in neutral communities / G. Bell // *Am. Nat.* – 2000. – Vol. 155. – P. 606–617.
498. Bell G. The interpretation of biological surveys / G. Bell // *Proc. R. Soc.* – 2003. – Vol. 270. – P. 2531–2542.
499. Bell G., Lechowicz M. J., The ecology and genetics of fitness in forest plants. 1. Environmental heterogeneity measured by experimental trials // *Journal of Ecology*. – 1991. – Vol. 79. – P. 663–685.
500. Bernhardt–Romermann M. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses / M. Bernhardt–Romermann, C. Romermann, R. Nuske, A. Parth, S. Klotz, W. Schmidt, J. Stadler // *Oikos*. – 2008. – Vol. 117. – P. 1533–1541.
501. Berrayah, M. Maatoug, M., Zzaoui, M.E., Hadidja, N., Wendatta d'Aquin, D.T., Ganete, A., Zhukov, O.V. (2017). Agroecological aspect of the valorization of enriched compost household fermentable refuse production: cases of the town of Tiaret (Algeria). *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(4), 668–674. doi: 10.15421/2017_178
502. Beven K. A physically based variable contributing area model of basin hydrology/ K. Beven, N. Kirkby // *Hydro. Sci. Bull.* – 1979. – P. 43–69.

503. Blanchet F.G. Forward selection of explanatory variables / F.G. Blanchet, P. Legendre, D. Borcard // Ecology. – 2008. – Vol. 89(9). – P. 2623–32.
504. Blanchet F.G. Landscape effects of disturbance, habitat heterogeneity and spatial autocorrelation for a ground beetle (Carabidae) assemblage in mature boreal forest / F.G. Blanchet, J.A.C. Bergeron, J.R. Spence, F. He // Ecography. – 2013. – Vol. 36. – P. 636–647.
505. Bock M. Predicting the Depth of hydrologic Soil Characteristics / M. Bock, R. Köthe // Hamburger Beiträge zur Physischen Geographie und Landschaftsökologie – 2008. Heft 19. – S. 13–22.
506. Boehner J. Land Surface Parameters Specific to Topo–Climatology / J. Boehner, O. Antonic // Hengl, T., Reuter, H.I. [Eds.]: Geomorphometry – Concepts, Software, Applications. – 2009. – P. – 195–226.
507. Bohan D. A. Parametric intensity and the spatial arrangement of the terrestrial mollusc herbivores *Deroceras reticulatum* and *Arion intermedius* / D. A. Bohan, D. M. Glen, Ch. W. Wiltshire, L. Hughes // Journal of Animal Ecology. – 2000. – Vol. 69, Issue 6. P. 1031–1046.
508. Bohan D.A., Raybould A., Mulder C., Woodward G. Networking agroecology: integrating the diversity of agroecosystem interactions / D.A. Bohan, A. Raybould, C. Mulder, G. Woodward et al. // Adv. Ecol. Res. – 2013. – Vol. 49. – P. 1–67.
509. Bonato L. ChiloKey, an interactive identification tool for the geophilomorph centipedes of Europe (Chilopoda, Geophilomorpha) / L. Bonato, A. Minelli, M. Lopresti, P. Cerretti // ZooKeys. – 2014. – Vol. 443. – P. 1–9.
510. Bonato L. Geophilomorph centipedes of Latvia (Chilopoda, Geophilomorpha) / L. Bonato, A. Minelli, V. Spungis // Latvijas entomologs. – 2005. Vol. 42. – P. 5–15.
511. Bondarev, D. L. & Zhukov, O. V. (2017). Phenology of the white bream (*Blicca bjoerkna*) spawning in natural reserve "Dnieper–Orylskiy" in dependence from seasonal temperature dynamic. Biosystems Diversity, 25(2), 67–73. doi:10.15421/011710
512. Bonnet, E., Van de Peer, Y. ZT: a software tool for simple and partial Mantel tests // Journal of Statistical Software. – 2002. – Vol. 7. – P. 1–12.

513. Borcard D. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices / D. Borcard, P. Legendre // *Ecological Modelling*. – 2002. – Vol. 153. – P. 51–68.
514. Borcard D. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales / D. Borcard, P. Legendre, C. Avois-Jacquet, H. Tuosimoto // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85. P. 1826–1832.
515. Borcard D. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using Oribatid mites (Acari, Oribatei) / D. Borcard, P. Legendre // *Environmental and Ecological Statistics*. – 1994. – Vol. 1. – P. 37–61.
516. Borcard D. Partialling out the spatial component of ecological variation / D. Borcard, P. Legendre, P. Drapeau // *Ecology*. – 1992. – Vol. 73. – P. 1045–1055.
517. Borcard D., Legendre P. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei) // *Environmental and Ecological Statistics*. – 1994. – Vol. 1. – P. 37–61.
518. Bouche M. B. Action de la faune sur les etats de la matiere organique dans les ecosystems / M. B. Bouche // Kilbertus, G., Reisinger, O., Mourey, A., Cancela da Fonseca, J.A. (Eds.), *Humification et Biodegradation*. – Pierron, Sarreguemines, 1975. – P. 157–168.
519. Bouche M. B. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des ecosystems illustrees par l'exemple de la biologie des vers de terre // Persson, P. (Ed.), *La vie dans le sol*. – Villars, Paris, France: Gauthier, 1971. – P. 187–209.
520. Bouche M. B. Strategies lombriciennes / M. B. Bouche // Lohm, U., Persson, T. (Eds.), *Soil Organisms as Components of Ecosystems. Ecological Bulletins*. – Stockholm, Sweden, 1977. – P. 122–132.
521. Box G. E. P. An Analysis of Transformations (with discussion) / G. E. P. Box, D. R. Cox // *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)*. – 1964. – Vol. 26. – P. 211–252.
522. Boycott A.E. The habitats of land mollusca in Britain / A.E. Boycott // *Journal of Ecology*. – 1934. – V. 22. – P. 1–38.

523. Bray, J. R. and J. T. Curtis An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin // *Ecological Monographs*. – 1957. – Vol. 27. – P. 325–349.
524. Brind'amour A. Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables / A. Brind'amour, D. Boisclair, P. Legendre, D. Borcard // *Limnology and Oceanography*. – Vol. 50, No. 2. – 2005. – P. 465–479.
525. Brind'Amour A. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach / A. Brind'Amour, D. Boisclair, S. Dray and P. Legendre // *Ecological Applications*. – 2011. – Vol. 21 (2). – P. 363–377.
526. Brussaard L. Soil biodiversity for agricultural sustainability / L. Brussaard, P. C. de Ruiter, G. G. Brown // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. – 2007. – Vol. 121. – P. 233–244.
527. Bushnell T.M. Some aspects of the soil catena concept / T.M. Bushnell // *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* – 1942. – Vol. 7. – P. 466–476.
528. Calenge C. A general framework for the statistical exploration of the ecological niche / C. Calenge, M. Basille // *Journal of Theoretical Biology*. – 2008. – Vol. 252. – P. 674– 685.
529. Calenge C. The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies / C. Calenge, G. Darmon, M. Basille, A. Loison, J. M. Jullien // *Ecology*. – 2008. – Vol. 89. – P. 555 –566.
530. Calenge C. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals // *Ecological Modelling*. – 2006. – Vol. 197. – P. 516–519.
531. Calenge C., Darmon G., Basille M., Loison A., Jullien, J. M. The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies // *Ecology*. – 2008. – Vol. 89. – P. 555–566.
532. Calinski T. A dendrite method for cluster analysis / T. Calinski, J. Harabasz // *Commun. Stat.* – 1974. – Vol. 3. – P. 1–27.

533. Cameron R.A.D. The survival, weight-loss and behaviour of three species of land snail in conditions of low humidity / R.A.D. Cameron // *Journal of Zoology*. – 1970. – V. 160. – P. 143–157.
534. Canals R.M., Sebastia M.T. Soil nutrient fluxes and vegetation changes on molehills // *Journal of Vegetation Science*. – 2000. – Vol. 11. – P. 23–30.
535. Caruso N. Modelling the ecological niche of an endangered population of *Puma concolor*: First application of the GNESFA method to an elusive carnivore / N. Caruso, M. Guerisoli, E.M. Luengos Vidal, D. Castillo, E.B. Casanave, M. Lucherini // *Ecological Modelling*. – 2015. – Vol. 297. – P. 11–19.
536. Cattell D. R. B. The scree test for the number of factors / D. R. B. Cattell // *Multivariate Behav. Res.* – 1966. – Vol. 1. – P. 245–276.
537. Chernychenko S. V., Misiura A. N, Gasso V. Y, Zhukov A. V. Biotesting as a method of environmental assessment in industrial areas // *Biomarkers: a pragmatic basic for remediation of severe pollution in Eastern Europe*. – kluwer Academic Publishers – 1999. – P. 317–318
538. Chernychenko S. V., Misiura A. N, Gasso V. Y, Zhukov A. V. Biotesting as a method of environmental assessment in technogenous regions // *Biomarkers: a pragmatic basic for remediation of severe pollution in eastern Europe*. – Cieszyn. – 1997. – 295 P.
539. Chessel D. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple / D. Chessel, J.D. Lebreton R. Prodon // *Compte rendu hebdomadaire des séances de l'Académie des sciences. Paris, D III*. – 1982. – V. 295. – P. 83–88.
540. Chesson P. A need for niches? / P. Chesson // *Trends in Ecology, Evolution*. – 1991.– Vol. 6. – P. 26–28.
541. Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity / P. Chesson // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 2000. – Vol. 31. – P. 343–366.
542. Chisholm, R. A., Burgman, M. A. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: comment // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85. – P. 3172–3174.

543. Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Jr, Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Nunez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E., Hubbell, S.P. Beta Diversity in tropical forest trees // *Science*. – 2002. – Vol. 295. – P. 666–669.
544. 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.
545. Corwin D. L. Geospatial Measurements of Apparent Soil Electrical Conductivity for Characterizing Soil Spatial Variability // J. Alvarez-Benedi (edit.) *Soil–Water–Solute Process Characterization. An Integrated Approach*. – 2005. – P. 639–672.
546. Corwin D. L., Lesch S. M. Application of soil electrical conductivity to precision agriculture – theory, principles, and guidelines // *Agron. J.* – 2003. – Vol. 95(3). – P. 455–471.
547. Corwin D.L. Apparent soil electrical conductivity measurements in agriculture / D.L. Corwin, S.M. Lesch, // *Comp. Electron. Agric.* – 2005. – Vol. 46. – P. 11–43.
548. Corwin D.L. Assessment and field-scale mapping of soil quality properties of a saline-sodic soil / D.L. Corwin, S.R. Kaffka, J.W. Hopmans, Y. Mori, S.M. Lesch, J.D. Oster // *Geoderma*. – 2003. – Vol. 114(3–4). – P. 231–259.
549. De Angelo C. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) / C. De Angelo, A. Paviolo, M. Di Bitetti // *the Upper Paraná Atlantic Forest. Divers. Distrib.* – 2011. – Vol. 17. – P. 422–436.
550. Delignette-Muller M.L. Fitdistrplus: An R Package for Fitting Dis-tributions / M.L. Delignette-Muller, C. Dutang // *Journal of Statistical Software*. – 2015. – Vol. 64(4). – P. 1–34.
551. Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya.P. Didukh. – Kyiv: Phytosociocentre, 2011. – 176 p.
552. Dixon P. M. Ripley's K function // *Encyclopedia of Environmetrics*. – 2002. – Vol. 3. – P. – 1796–1803.

553. Doleddec S. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method / S. Doleddec, D. Chessel, C.J.F. Ter Braak, S. Champely // *Environ. Ecol. Stat.* – 1996. – Vol. 3. – P. 143–166.
554. Doleddec S. Niche separation in community analysis: a new method / S. Doleddec, D. Chessel, C. Gimaret–Carpentier // *Ecology.* – 2000. – Vol. 81. – P. 2914–2927.
555. 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.
556. Dray S. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbours matrices (PCNM) / S. Dray, P. Legendre, P. Peres–Neto // *Ecological Modelling.* – 2006. – Vol. 196. – P. 483–493.
557. Dray S. Testing the species traits–environment relationships: the fourth–corner problem revisited / S. Dray, P. Legendre // *Ecology.* – 2008. – Vol. 89. – P. 3400–3412.
558. Dray S. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists / S. Dray, A.B. Dufour // *Journal of Statistical Software.* – 2007. – Vol. 22(4). – P. 1–20.
559. Dvořáková J. Variation of Snail Assemblages in Hay Meadows: Disentangling the Predictive Power of Abiotic Environment and Vegetation // *Malacologia.* 2012. 55(1). 151–162.
560. Engelmann, H. D. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden / H. D. Engelmann // *Pedobiologica.* – 1978. – Vol. 18. – P. 378–380.
561. Engler R., Guisan A., Rechsteiner L. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudoabsence data // *Journal of Applied Ecology.* – 2004. – Vol. 41 (2). – P. 263–274.
562. Ferreira F. C. Comments about some species abundance patterns: classic, neutral, and niche partitioning models / F. C. Ferreira, M. Petrere–Jr. // *Braz. J. Biol.* – 2008. – Vol. 68 (4, Suppl.). – P. 1003–1012.
563. Fields M.J., Coffin D.P., Gosz J.R. Burrowing activities of kangaroo rats and patterns in plant species dominance at a shortgrass steppe–desert grassland ecotone // *J. Veg. Sci.* – 1999. – Vol. 10. P. 123–130.

564. Fisher R. A. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of animal population / R. A. Fisher, A. S. Corbert, C. B. Williams // *J. Anim. Ecol.* – 1943. – Vol. 12. – P. 42–58.
565. Foster M. A., Stubbendieck J. Effects of the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*) on rangeland // *Journal of Range Management.* – 1980. – Vol. 33. – P. 74–78.
566. Foster, R. C. Microenvironments of soil microorganisms // *Biology and Fertility of Soils.* 1988. 6:189–203.
567. Francis D. D. Selective soil sampling for site– Soil electrical conductivity and soil salinity: new formulations and specific nutrient management / D. D. Francis, J. S. Schepers // *Soil Sci. Soc. Am. J.* – 1997. – Vol. 53. – P. 119–126.
568. Friederichs K. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land– und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie / K. Friederichs. – Berlin: Parey, 1930. – Bd. 1. – 417 S.; Bd. 2–463 S.
569. Friedrich, K. Multivariate distance methods for geomorphographic relief classification // Heinecke, H., Eckelmann, W., Thomasson, A., Jones, J., Montanarella, L., Buckley, B. (eds.): *Land Information Systems – Developments for planning the sustainable use of land resources.* European Soil Bureau Research Report 4, EUR 17729 EN, Office for official publications of the European Communities, Ispra, – 1998. – P. 259–266.
570. Gallant J.C. A multiresolution index of valley bottom flatness for mapping depositional areas / Gallant, J.C., T.I. Dowling // *Water Resources Research.* – 2003. – Vol. 39/12. – P. 1347–1359.
571. Galparsoro I. Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*) on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological–Niche Factor Analysis / I. Galparsoro, Á. Borja, J. Bald, P. Liria, G. Chust // *Ecol. Model.* – 2009. – Vol. 220. – P. 556–567.
572. Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Bergiffsklarung und Methodik der Biocoenologie / H. Gams // *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich.* – 1918. – № 63. – S. 293–493

573. Gause G. F. The struggle for existence / G. F. Gause. – MacMillan, New York. – 1934. – 163 p.
574. Gause G. The influence of ecological factors on the size of population / G. Gause // *Am. Nat.* – 1931. – Vol. 65. – P. 70–76.
575. Gilbert, B., Lechowicz, M.J. Neutrality, niches and dispersal in a temperate forest understorey // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* – 2003. – Vol. 101. – P. 7651–7656.
576. Grohmann C. H. Resampling SRTM 03”– data with kriging // *GRASS/OSGeo–News.* – 2006. – Vol. 4. – P. 20–25.
577. Guisan A. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution / A. Guisan, S. B. Weiss, A. D. Weiss // *Plant Ecology.* – 1999. – Vol. 143. – P. 107–122.
578. Hall L., Krausman P., Morrison, M. The habitat concept and a plea for standard terminology // *Wildlife Society Bulletin.* – 1997. – Vol. 25. – P. 173–182.
579. Hall, S. J., Greenstreet, S. P. Taxonomic distinctness and diversity measures, responses in marine fish communities // *Mar. Ecol. Prog.* – 1998. – Ser. 166. – P. 227–229.
580. Halstead B.J. Habitat suitability and conservation of the giant gartersnake (*Thamnophis gigas*) in the Sacramento Valley of California / B.J. Halstead, G.D. Wylie, M.L. Casazza // *Copeia.* – 2010. – P. 591–599.
581. Harte J. Tail of death and resurrection // *Nature.* – 2003. – Vol. 424. – P. 1006–1007.
582. Harte J., Kinzig A. P., Green, J. Self–similarity in the distribution and abundance of species // *Science.* – 1999. – Vol. 284. – P. 334–336.
583. Hemery L. Predicting habitat preferences for *Anthometrina adriani* (Echinodermata) on the East Antarctic continental shelf / L. Hemery, B. Galton–Fenzi, N. Améziame, M. Riddle, S. Rintoul, R. Beaman, A. Post, M. Eléaume // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2011. – Vol. 441. – P. 105–116.
584. Hendrickx F. How landscape structure, land–use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes / F.

- Henrickx, J.–P. Maelfait, W. van Wingerden et al. // *Journal of Applied ecology*. – 2007. – Vol. 44. – P. 340–351.
585. Hill M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences / M. O. Hill // *Ecology*. – 1973. – P. 427–431.
586. Hill M. O. TWINSpan: a fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. – Cornell University, New York, USA. – 1979.
587. Hill M. O. Principal component analysis of taxonomic data with multistate discrete characters / M. O. Hill, A. J. E. Smith // *Taxon*. – 1976. – Vol. 25. – P. 249–255.
588. Hill M.O. Correspondence analysis: a neglected multivariate Method / M.O. Hill // *J. Roy. Stat. Soc.* – 1974. – Ser. C. Vol. 23. – P. 340–354.
589. Hill M.O. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination / M.O. Hill // *J. Ecol.* – 1973. – Vol. 61. – P. 237–249.
590. Hill M.O., Carey P.D. Prediction of yield in the Rothamsted Park Grass Experiment by Ellenberg indicator values // *Journal of Vegetation Science*. 1995. Vol. 8 (4). P. 579–586.
591. Hill M.O., Roy D.B., Mountford J.O., Bunce R.G.H. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach // *Journal of Applied Ecology*. 2000. Vol. 37. P. 3–15.
592. Hirzel A. H., Guisan A. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modeling // *Ecological Modelling*. – 2002. – Vol. 157(2–3), – P. 331–341.
593. Hirzel A.H. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? / A.H. Hirzel, J. Hausser, D. Chessel, N. Perrin // *Ecology*. – 2002. – Vol. 83. – P. 2027–2036.
594. Hobbs R.J., Mooney H.A. Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance // *Oecologia (Berlin)*. – 1985. – Vol. 67. – P. 342–351.
595. Hole F.D. Suggested terminology for describing soils as three-dimensional bodies / F.D. Hole // *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* – 1953. – Vol. 17. – P. 131–135.

596. Horsák M. Plant indicator values as a tool for land mollusc autecology assessment / M. Horsák, M. Hájek, L. Tichý, L. Juříčková // *Acta Oecologica*. – 2007. – Vol. 32(2). – P. 161–171.
597. Hubbell S. P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* / S. P. Hubbell. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001. – 540 p.
598. Hubbell S. P. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest // *Science*. – 1979. – Vol. 203. – P. 1299–1309.
599. Hubbell, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional Ecology*. – 2005. – Vol. 19. – P. 166–172.
600. Huntly N., Reichman O.J. Effects of subterranean mammalian herbivores on vegetation // *J. Mammal*. – 1995. – Vol. 75. – P. 852–859.
601. Hutchinson G. E. Concluding remarks // *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* – 1957. – Vol. 22. – P. 415–427.
602. Hutchinson G. E. *The niche: an abstractly inhabited hypervolume* // *The ecological theatre and the evolutionary play*. – New Haven, Yale Univ. Press. – 1965. – P. 26–78
603. Iwahashi J. Automated classifications of topography from DEMs by an unsupervised nested-means algorithm and a three-part geometric signature / J. Iwahashi, R.J. Pike // *Geomorphology*. – 2007. – Vol. 86. – P. 409–440
604. Jones C. G. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers / C. G. Jones, J. H. Lawton, M. Shachak // *Ecology*. – 1997. – Vol. 78, No 7. – P. 1946–1957.
605. Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. – 1994. – Vol. 69. – P. 373–386.
606. Jones C.G. Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters / C.G. Jones, J.H. Lawton, M. Shachak // *Trends Ecol. Evol.* – 1997. – Vol. 12. – P. 275.
607. Juříčková L. Land snail distribution patterns within a site: the role of different calcium sources / L. Juříčková, M. Horsák, R. Cameron, K. Hylander, A. Mikovcová, J.C. Hlaváč, J. Rohovec // *Eur. J. Soil Biol.* – 2008. – Vol. 44. – P. 172–179.

608. Juříčková L., Horsák M., Cameron R., Hylander K., Mikovcová A., Hlaváč J.C., Rohovec J. 2008–Land snail distribution patterns within a site: the role of different calcium sources – *Eur. J. Soil Biol.* 44: 172–179.
609. Kalisz P.J., Stone E.L. Soil mixing by scarab beetles and pocket gophers in north–central Florida // *Soil Science Society of America Journal.* – 1984. – Vol. 48. – P. 169–172.
610. Kalisz, P.J., Davis W.H. Effect of prairie voles on vegetation and soils in central Kentucky // *Am. Midl. Nat.* – 1992. – Vol. 127. – P. 392–399.
611. Karatzoglou A. Kernlab – An S4 Package for Kernel Methods in R / A. Karatzoglou, A. Smola, K. Hornik, A. Zeileis // *Journal of Statistical Software.* 2004. – 11(9). – P. 1–20. URL <http://www.jstatsoft.org/v11/i09/>
612. Kirby K. N. BootES: An R package for bootstrap confidence intervals on effect sizes / K. N. Kirby, D. Gerlanc // *Behavior Research Methods.* – 2013. – Vol. 45. – P. 905–927.
613. Kleewein D. Kleewein D. 1999. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae) / D. Kleewein // *Journal of Molluscan Studies.* V. 65. P. 303–315.
614. Korn H. Small mammals and the Mosaic–Cycle–Concept of ecosystems // Remmert, H. (ed.): *The Mosaic-Cycle-Concept of ecosystems.* – Ecological Studies. – 1991. – Vol. 85, Springer–Verlag Berlin – Heidelberg, P. 106–131.
615. Kralka R. Population characteristics of terrestrial gastropods in boreal forest habitats / R. Kralka // *American Midland Naturalist.* – 1986. – V. 115. – P. 156–164.
616. Kunah O. N. Spatial organization of a mesofauna community in an urbanozem / O. N. Kunah., A. V. Zhukov, J. A. Baluk // *Проблемы почвенной зоологии.* М.: Т–во научных изданий КМК. – 2014. – С. 131.
617. Kunah O.N. Functional and spatial structure of the urbotechnozem mesopedobiont community / O.N. Kunah // *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.* – 2016. – 24(2). P. 473–483.

618. Kunah, O. N., Vanyarha, V. V. (2017). Functional and spatial organization of the urbotechnozem mesopedobionts community. *Zoocenosis–2017. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems The IX International Conference*. Ukraine, Dnipro, DNU, 20–22.11.2017. 58.
619. Kunakh O. The soil mesofauna functional diversity under the environmental contamination // *Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution. Proceedings of the III international young scientists conference*. – Odesa. – 2007. – P. 122.
620. Legendre L., Demers S. Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production // *Naturaliste can. (Quar.)*. – 1985. – Vol. 112. P. 5–14.
621. Legendre P. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data / P. Legendre, E. D. Gallagher // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 129. – P. 271–280.
622. Legendre P. Numerical ecology / P. Legendre L. Legendre // 2nd English ed. Elsevier. – 1998.
623. Legendre P. Partitioning beta diversity in a subtropical broadleaved forest of China / P. Legendre, X. Mi, H. Ren, K. Ma, M. Yu, I.-F. Sun, F. He. // *Ecology*. – 2009. – Vol. 90. – P. 663–674.
624. Legendre P. Quantitative methods and biogeographic analysis / P. Legendre // D. J. Garbary and R. G. South, editors. *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. NATO. – Springer Verlag, Berlin, Germany. – 1990. – ASI series, volume G 22. – P. 9–34.
625. Legendre P. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? / P. Legendre // *Ecology*. – 1993. – Vol. 74(6). – P. 1659–1673.
626. Legendre P. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? // *Ecology*. – 1993. – Vol. 74. – 1659–1673.
627. Legendre P. Spatial pattern and ecological analysis / P. Legendre, M. J. Fortin // *Vegetatio*. – 1989. – Vol. 80. – P. 107–138.
628. Leibold M. A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology / M. A. Leibold // *Ecol. Lett.* – 2004. – Vol. 7. – P. 601–613.
629. Leibold M. Similarity and local coexistence of species in regional biotas / M. Leibold // *Evolutionary Ecology*. – 1998. – Vol. 12. – P. 95–100.

630. Lesch S.M., Rhoades J.D., Corwin D.L., 2000. ESAP-95Version 2.10R: user manual and tutorial guide. Research Report 146. USDA-ARS George E. Brown Jr. Salinity Laboratory, Riverside, CA, USA.
631. Lidicker W.Z. Impacts of non-domesticated vertebrates on California grasslands // Grassland Structure and Function: California Annual Grassland. Huenneke, L.F. and H. Mooney (eds). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. – 1989. – P. 135–150.
632. 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.
633. 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.
634. MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // Ecology. – 1955. – Vol. 36. – P. 533–536.
635. MacArthur R. H. On the relative abundance of bird species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1957. – Vol. 43, N. 3. – P. 293–295.
636. MacArthur R. H. On the relative abundance of species // Am. Nat. – 1960. – Vol. 94, N. 874. – P. 25–36.
637. MacArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography. – Princeton: Princeton University Press, 1967. – 360 p.
638. MacArthur R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species / R. MacArthur, R. Levins // American Naturalist. – 1967. – Vol. 101. – P. 377–385.
639. Magurran A. E. Ecological diversity and its measurement. – London: Chapman and Hall. – 177 p.
640. Magurran A. E. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distribution / A. E. Magurran, P. A. Henderson // Nature. – 2003. – Vol. 422. – P. 714–716.
641. Magurran A. E. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, 2004. 256 p.

642. Magurran A. E. Species abundance distributions: pattern or process? / A. E. Magurran // *Funct. Ecol.* – 2005. – Vol. 19, N 1. – P 177–181.
643. Mandelbrot B. B. The fractal geometry of nature / B. B. Mandelbrot. – New York: W.H. Freeman and Company. – 1983. – 468 p.
644. Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // *Cancer Research.* – 1967. – Vol. 27. – P. 209–220.
645. Martin K. Relationships between land snail assemblage patterns and soil properties in temperate–humid forest ecosystems / K. Martin, M. Sommer // *J. Biogeogr.* – 2004. – Vol. 31. – P. 531–545.
646. May R. M. Stability and Complexity in Model Ecosystems. – Princeton: Princeton University Press, 1974. – 240 p.
647. McClain C. The role of local–scale on terrestrial and deep–sea Gastropod body size distributions across multiple scales / C. McClain, J.C. Nekola // *Evolutionary Ecology Research.* – 2008. – Vol. 10. – P. 129–146.
648. McConnaughay K. D. M., Bazzaz F. A. Interactions among Colonizing Annuals: Is There an Effect of Gap Size? // *Ecology.* – 1990. Vol. 71. – No. 5. P. 1941–1951.
649. McCool D.K. The Revised Universal Soil Loss Equation / D.K. McCool., K.G. Renard, G.R. Foster // *Proceedings of an International Workshop on Soil Erosion. The Center for Technology Transfer and Pollution Prevention, Purdue University. West Lafayette, IN., USA.* – 1994. – P. 45–59.
650. McGill B. J. Rebuilding community ecology from functional traits / B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // *Trends in Ecology and Evolution.* – 2006. – Vol. 21. – P. 178–184.
651. McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D. et. al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecology Letters* – 2007. – Vol. 10. – P. 995–1015
652. McGill B.J. Rebuilding community ecology from functional traits / B.J. McGill, B.J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // *Trends Ecol. Evol.* – 2006. – Vol. 21. – P. 178–185.

653. McGill, B. J. Strong and weak tests of macroecological theory // *Oikos*. – 2003. – Vol. 102. – P. 679–685.
654. McIntyre S., Lavorel S., Landsberg J., Forbes, T.D.A. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits // *J. Veg. Sci.* – 1999. – Vol. 10. – P. 621–630.
655. Millar A.J. Molluscs in coppice woodland / A.J. Millar, S. Waite // *J. Conchol.* – 1999. – Vol. 36. – P. 25–48.
656. Milne B.T. Lessons from applying fractal models to landscape patterns / B.T. Milne // Turner M.G. and Gardner R.H. (eds), *Quantitative Methods in Landscape Ecology – The Analysis and Interpretation of Landscape Heterogeneity*. Springer-Verlag, New York, NY, USA. – 1991. – P. 199–235.
657. Milne G. Some suggested units for classification and mapping, particularly for East African soils / G. Milne // *Soil Research*. – 1935. – Vol 4. – P. 183–198.
658. Minasny B. The Matern function as a general model for soil variograms / B. Minasny, A. B. McBratney // *Geoderma*. – 2005. – Vol. 128. – P. 192– 207.
659. Minasny B., McBratney A.B. 2002. FuzME version 3.5, Australian Centre for Precision Agriculture, The University of Sydney, Australia. (<http://www.usyd.edu.au/su/agric/acpa>)
660. Minden V. Plant–trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts / V. Minden, S. Andratschke, J. Spalke, H. Timmermann, M. Kleyer // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2012. – Vol. 14. – P. 183–192.
661. Moeller M. Placing soil–genesis and transport processes into a landscape context: A multiscale terrain–analysis approach / M. Moeller, M. Volk, K. Friedrich, L. Lymburner // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. – 2008. – Vol. 171. – P. 419–430.
662. Moller J., Waagepetersen R. An introduction to simulation–based inference for spatial point processes // Moller J. (ed.) *Spatial statistics and computational methods*. – New York, Springer. – 2002. – P. 143–198.

663. Moore I. Soil attribute prediction using terrain analysis / I. Moore, P. Gessler, G. Nielsen, G. Peterson // *Soil Sci. Soc. Am. J.* – 1993. – Vol. 57. – P. 443–452.
664. Moore I.D. Modelling environmental heterogeneity in forested landscapes / I.D. Moore, T.W. Norton, J.E. Williams // *Journal of Hydrology.* – 1993. – Vol. 150. – P. 717–747.
665. Moreno J.F. Analysis, Investigation and Monitoring of Water resources, for the management of multi-purpose reservoirs // *Survey of Remote Sensing Data Analysis Methods. Contract № ENV4-CT98-0740 Version 1.0, WP 3100 – EO Signal Analysis Methods.* – 1999. – http://dataserv.cetp.ipsl.fr/-AIMWATER/reports/EOsurvey_report.pdf
666. Motomura I. On the statistical treatment of communities // *Zoological Magazine.* – 1932. – Vol. 44. – P. 379–383.
667. Mouillot D. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities / D. Mouillot, S. Spatharis, S. Reizopoulou, T. Laugier, L. Sabetta, A. Basset, T. Do Chi // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems.* – 2006. – Vol. 16. – P. 469–482.
668. Mouillot D., Lepretre A. Introduction of relative abundance distribution (RAD) indices, estimated from the rankfrequency diagrams (RFD), to assess changes in community diversity // *Environ. Monit. Assess.* – 2000. – Vol. 63. – P. 279–295.
669. Mouillot D., Wilson J. B. Can we tell how a community was constructed? A comparison of five evenness indices for their ability to identify theoretical models of community construction // *Theor. Popul. Biol.* – 2002. – Vol. 61. – P. 141–151.
670. Müller J. Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris / J. Müller, C. Strätz, T. Hothorn // *Eur. J. Forest Res.* – 2005. – Vol. 124. – P. 233–242.
671. Negadi, M., Hassani, A., Ait Hammou, M., Dahmani, W., Miara, M.D., Kharytonov, M., Zhukov, O. (2018). Diversity of Diatom epilithons and quality of water from the subbasin of Oued Mina (district of Tiaret, Algeria). *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 103–117. doi: 10.15421/2017_194

672. Nekola J.C. Large-scale terrestrial gastropod community composition patterns in the Great Lakes region of North America / J.C. Nekola // *Divers. Distributions*. – 2003. – Vol. 9. – P. 55–71.
673. Nekola J.C. Terrestrial gastropod richness patterns in Wisconsin carbonate cliff communities / J.C. Nekola, T.M. Smith // *Malacologia*. – 1999. Vol. 41. – P. 253–269.
674. Nevo E. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 1979. – Vol.10. – P. 269–308.
675. Oksanen J. Community Ecology Package. R package version 2.0–2. / J. Oksanen, F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, all. // 2011. – <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
676. Olaya V. Geomorphometry in SAGA / V. Olaya, O. Conrad // Hengl T., Reuter H.I. (Eds.): *Geomorphometry: concepts, software, applications*. Elsevier. – 2008. – 765 P.
677. Olden J. D. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions / J. D. Olden, D. A. Jackson // *Freshwater Biology*. – 2002. – Vol. 47. – P. 1976–1995.
678. Ondina P. Importance of soil exchangeable cations and aluminium content on land snail distribution / P. Ondina, S. Mato, J. Hermida, A. Outeiro // *Applied Soil Ecology*. – 1998. – Vol. 9. – P. 229–232.
679. Ondina P. Relationships between terrestrial gastropod distribution and soil properties in Galicia (NW Spain) / P. Ondina, J. Hermida, A. Outeiro, S. Mato // *Applied Soil Ecology*. – 2004. – Vol. 26, Issue 1. – P. 1–9
680. Orlanski J. A rational subdivision of scales for atmospheric processes / J. Orlanski // *Bull. Amer. Meteor. Soc.* – 1975. – Vol. 56. – P. 527–530.
681. Palmer M. W. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis/ M. W. Palmer // *Ecology*. – 1993. – Vol. 74. – P. 2215–30.
682. Palmer M. W., Dixon P. M. Small scale environmental variability and the analysis of species distributions along gradients // *Journal of Vegetation Science*. – 1990. – Vol. 1. – P. 57–65.

683. Peres–Neto P. R. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions / P. R. Peres–Neto // *Ecology*. – 2006. – Vol. 87. – P. 2614–2625.
684. Pielou E. C. *Ecological Diversity* / E. C. Pielou. – New York: Wiley, 1975. – 420 p.
685. Pielou E. C. Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse / E. C. Pielou // *American Naturalist*. – 1966. – № 100. – P. 463–465.
686. Pilipenko A. F., Smirnov Y. B., Zhukov A. V. The effect of heavy metal soil contamination to biochemical parameters of earthworm *Eisenia nordenskioldi* // *Invertebrates on the different levels of organisation* // *Symposium on Ecological Chemistry, Moldova*. – 1995. – P. 115.
687. Polchaninova N.Yu. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of Left–Bank Ukraine / N.Yu. Polchaninova, E.V. Prokopenko // *Arthropoda Selecta. Supplement No 2*. – Moscow: KMK Scientific Press. – 2013. – 268 p.
688. Preston F. W. The commonness, and rarity, of species // *Ecology*. – 1948. – Vol. 29, N 3. – P. 254–283.
689. Rabinowitz, D., Rapp J. K. Colonization and establishment of Missouri prairie plants on artificial soil disturbances. II. Detecting small–scale plant–to–plant interactions and separating disturbance from resource provision // *American Journal of Botany*. – 1985. – Vol. 72. – P. 1629–1634.
690. Reichman O. J., Smith S. C. Borrows and borrowing behavior by mammals // Genoways H. H. (eds.) *Current Mammology*. – New York and London. – 1990. – P. 197–244.
691. Reichman O.J., Jarvis J.U.M. The influence of three sympatric species of fossorial mole–rats (Bathyergidae) on vegetation // *J. Mammal*. – 1989. – Vol. 70. – P. 763–771.
692. Reutter B. Modelling habitat–suitability using museum collections: an example with three sympatric *Apodemus* species from the Alps / B. Reutter, V. Helfer, A. Hirzel, P. Vogel /// *J. Biogeogr*. – 2003. – Vol. 30. – P. 581–590.

693. Ripley B. D. The second-order analysis of stationary point processes // *Journal of Applied Probability* – 1976. – Vol. 13. – P. 255–266.
694. Santoul F. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France / F. Santoul, J. Cayrou, S. Mastrorillo, R. Cereghino // *Journal of Fish Biology*. – 2005. – Vol. 66. – P.301–314.
695. Sappington J. M. Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: a case study using desert bighorn sheep in the Mojave Desert / J. M. Sappington, K. M. Longshore, D. B. Thompson // *Journal of Wildlife Management*. – 2007. – Vol. 71(5). – P. 1419–1426.
696. Sattler T., Bontadina F., Hirzel A. H., Arlettaz R. Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status // *J. Appl. Ecology* – 2007. – Vol. 44. – P. 1188–1199.
697. Schenková V. Habitat preferences and conservation of *Vertigo geyeri* (Gastropoda: Pulmonata) in Slovakia and Poland / V. Schenková, M. Horsák, Z. Plesková, P. Pawlikowski // *Journal of Molluscan Studies*. – 2012. – Vol. 78. – P. 105–111.
698. Schmolzer K. Ordnung Isopoda (Landasseln). Berlin: Akademie-Verlag. 1965. Liferung 4, 186 S. Liferung 5, 468 S.
699. Smith T. W. Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes / T. W. Smith, J. T. Lundholm // *Ecography*. – 2010. – Vol. 33. – P. 648–655,
700. Southwood T., May R., Hassell M., Conway G. Ecological strategies and population parameters // *American Naturalist*. – 1974. – № 108. –P. 791–804.
701. Szybiak K. Small-scale distribution of wintering terrestrial snails in forest site: relation to habitat conditions / K. Szybiak, J. Błoszyk, E. Koralewska-Batura, B. Gołdyn // *Polish Journal of Ecology*. – 2009. – Vol. 57. – P. 525–535.
702. Thiebot J.–B. Larger foraging range but similar habitat selection in non-breeding versus breeding subAntarctic penguins / J.–B. Thiebot, A. Lescroel, D. Pinaud, P.N. Trathan, C.–A. Bost // *Antarctic Science*. – 2011. – Vol. 23. – P. 117–126.

703. Thies C. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. / C. Thies, I. Steffan–Dewenter, T. Tscharntke // *Oikos*. – 2003. – Vol. 101. – P. 18–25.
704. Thies C. Landscape structure and biological control in agroecosystems / C. Thies, T. Tscharntke // *Science*. – 1999. – Vol. 285. – P. 893–895.
705. Thompson R., Townsend C. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates // *Journal of Animal Ecology*. – 2006. – Vol. 75. – 476–484.
706. Thuiller W. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for *Leucadendron* taxa / W. Thuiller, S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, T. Rebelo // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85. – P. 1688–1699.
707. Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability / D. Tilman // *Ecology*. – 1996. – Vol. 77. – P. 350–363.
708. Tilman D. Functional diversity // S. A. Levin, editor. *Encyclopedia of biodiversity*. – San Diego, California, USA: Academic Press, 2001. – P. 109–120.
709. Tilman D. Plant dominance along an experimental nutrient gradient // *Ecology*. – 1984. – Vol. 65. – P. 1445–1453.
710. Tilman D. Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient // *Oecologia*. – 1983. – Vol. 60. P. 285–292.
711. Tilman D. *Resource Competition and Community Structure* / D. Tilman. – Princeton, NJ: Princeton University Press. – 1982. – 296 p.
712. Tilman D. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients // *Ecological Monographs*. – 1987. – Vol. 57. – P. 189–214.
713. Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles // *Ecology*. – Vol. 80(5). – 1999. – P. 1455–1474.
714. Tilman, D., and J. A. Downing. Biodiversity and stability in grasslands. // *Nature*. – 1994. – Vol. 367. – P. 363–365.

715. Tilman, D., C. Lehman, and K. Thompson. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. // *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*. – 1997. – Vol. 94. – P. 1857–1861.
716. Tilman, D., D. Wedin, and J. Knops. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. // *Nature*. – 1996. – Vol. 379. – P. 718–720.
717. Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands // *Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives* (eds Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P.). – Oxford: Oxford University Press, 2002. – P. 21–35.
718. Tokeshi M. Species abundance patterns and community structure / M. Tokeshi // *Adv. Ecol. Res.* – 1993. – Vol. 24. – P. 111–186.
719. Tonn W. M. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes / W. M. Tonn, J. J. Magnuson, M. Rask, J. Toivonen // *The American Naturalist*. – 1990. – Vol. 136. – P. 345–375.
720. Törne E. Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests // *Pedobiologia*. – 1990. – Vol. 34. – P. 89–101.
721. Valeriano M. M. Modeling small watersheds in Brazilian Amazonia with shuttle radar topographic mission-90m data / M. M. Valeriano, T. M. Kuplich, M. Storino, B. D. Amaral, J. N. Mendes, D. J. Lima // *Computers and Geosciences*. – 2006. – Vol. 32. – P. 1169–1181.
722. Valle M. Modelling suitable estuarine habitats for *Zostera noltii*, using Ecological Niche Factor Analysis and Bathymetric LiDAR / M. Valle, Á. Borja, G. Chust, I. Galparsoro, J.M. Garmendia // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* – 2011. – Vol. 94. – P. 144–154.
723. van Deventer A. P. Using Thematic Mapper data to identify contrasting soil plains and tillage practices / A. P. van Deventer, A. D. Ward, P. H. Gowda, J. G. Lyon // *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*. – 1997. – Vol. 63. – P. 87–93.
724. Vitousek P. M. Beyond global warming: ecology land global change / P. M. Vitousek // *Ecology*. – 1994. – Vol. 75(7). – P. 1861–1876.

725. Vitousek P.M. Plant community turnover and ecosystem nutrient flux // Pickett, S.T.A. and P.S. White (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*: Academic Press, New York. – 1985. – P. 325–333.
726. Vitousek, P. M., D. U. Hooper Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry // E.-D. Schulze and H. A. Mooney, editors. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer–Verlag, Berlin, Germany. – 1993. – P. 3–14.
727. Vleck D. Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae* // *Oecologia*. – 1981. – Vol. 49. – P. 391–396.
728. Vleck D. The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae* // *Physiol. Zool.* – 1979. – Vol. 52. – P. 122–125.
729. Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P., Maritan, A. Neutral theory and relative species abundance in ecology // *Nature*. – 2003. – Vol. 424. – P. 1035–1037.
730. Warrick A. W. Spatial variability of soil physical properties in the field / A. W. Warrick, D. R. Nielsen D. R. // Hillel D. (Ed.). *Application of soil physics*. New York: Academic Press. – 1980. – P. 319–344.
731. Weaver K.F. Combining phylogenetic and ecological niche modeling approaches to determine distribution and historical biogeography of Black Hills mountain snails (*Oreohelicidae*) / K.F. Weaver, T. Anderson, R. Guralnick // *Div. Distrib.* – 2006. – Vol. 12. – P. 756–766.
732. Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity / R. Whittaker // *Taxonomy*. – 1972. – № 21. – P. 213–251.
733. Whittaker R. H. Vegetation of the siskiyou mountains, Oregon and California / R. Whittaker // *Ecological Monographs*. – 1960. – № 30. – P. 279–338.
734. Whittaker R. H. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, London: Collier Macmillan, 1970, P. 162
735. Whittaker R. H. Gradient analysis of vegetation / R. H. Whittaker // *Biol. Rev.* – 1967. – Vol. 42. – P. 207–264.
736. Whittaker R. Vegetation of the Great Smoky Mountains / R. Whittaker // *Ecol. Monogr.* – 1956. – Vol. 26. – P. 2–80.

737. Whittaker R. H. Dominance and diversity in land plant communities / R. H. Whittaker // Science. – 1965. – Vol. 147. – P. 250–260.
738. 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.
739. Wischmeier W. H. Predicting rainfall erosion losses / W. H. Wischmeier, D. D. Smith. – Agricultural handbook. Washington. – 1978, № 537–65 p.
740. Wootton, J.T. Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity // Nature. – 2005. – Vol. 33. – P. 309–312.
741. Yaalon D.H. Soil–Forming Processes in Time and Space D.H Yaalon. // Paleopedology: Origin, Nature and Dating of Paleosols. Israel University Press, Jerusalem, Israel. – 1971. – P. 29–39.
742. Zhang Q. L., Hendrix P. F. Earthworm (*Lumbricus rubellus* and *Aporrectodea caliginosa*) effects on carbon flux in soil // Soil Science Society of America Journal. – 1995. – № 59. – P. 816–823.
743. Zhukov A. Spatial heterogeneity of mechanical impedance of a typical chernozem: the ecological approach / A. Zhukov, G. Zadorozhnaya // Ekológia (Bratislava). – 2016. – Vol. 35, No. 3. – P. 263–278.
744. Zhukov A. V. Biochemical changes in earthworms caused by soil contamination // New Scientific Approaches and Opportunities. EERO Symposium on Chemical Risk Assessment. Moscow. 1994. 44.
745. Zhukov A. V. Comparative study of cadmium accumulation by two species of earthworms // Biogeochemistry of Trace Elements. International Conference. Paris. 1995. B1.
746. Zhukov A. V. The effect of the soil contamination to the soil invertebrates on the different levels of organisation // Symposium on Ecological Chemistry. Moldova, 1995. p. 126.
747. Zhukov, A. V. Soil mesofauna of the meadow community in the floodplain of the Protich river (the Nature Reserve “Dnieper-Orilsky”) [Text] / A. V. Zhukov, N. G. Gudym, Y. Y. Dubinina // The Kharkov Entomol. Soc. Gaz. — 2017. — Vol. XXV, iss. 2. P. 22–39

748. Zhukov, A.V., Andryushchenko, A.Yu. (2017). Relief and ecological niche of mute swan (*Cygnus olor* (Gmelin, 1803)) wintering in Sivash. *Acta Biologica Sibirica*, 3 (2), 20–45.
749. Zhukov, O., Kunah, O., Dubinina, Y., Ganga, D., Zadorozhnaya, G. (2017). Phylogenetic diversity of plant metacommunity of the Dnieper river arena terrace within the "Dnieper-Orilskiy" nature reserve. *Ekológia (Bratislava)*. 36 (4), 352–365. DOI:10.1515/eko-2017-0028
750. Zhukov, O.V., Kunah, O. M., Dubinina, Y.Y. (2017). Sensitivity and resistance of communities: evaluation on the example of the influence of edaphic, vegetation and spatial factors on soil macrofauna. *Biosystems Diversity*. 25(4), 328–341. doi:10.15421/011750
751. Zimaroeva A. Ecological niche modelling of *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 (common chaffinch) using GIS tools / A. Zimaroeva, A. Zhukov, A. Ponomarenko, A. Matsura // *ROM. J. BIOL. – ZOOL.* – 2015. – Vol. 60, No. 2. – P. 135–146.
752. Zimaroeva A. A. Determining spatial parameters of the ecological niche of *Parus major* (Passeriformes, Paridae) on the base of remote sensing data / A. A. Zimaroeva, O. V. Zhukov, O. L. Ponomarenko // *Vestnik zoologii.* – 2015. – 49(2). – P. 451–456.
753. Zipf G. K. Human Behavior and the Principle of Least Effort / G. K. Zipf // Addison–Wesley, Cambridge, 1949. – 573 P.
754. Zobel M. The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? / M. Zobel // *Trends in Ecology and Evolution.* – 1997. – Vol. 12. – P. 266–269.

ДОДАТОК 1

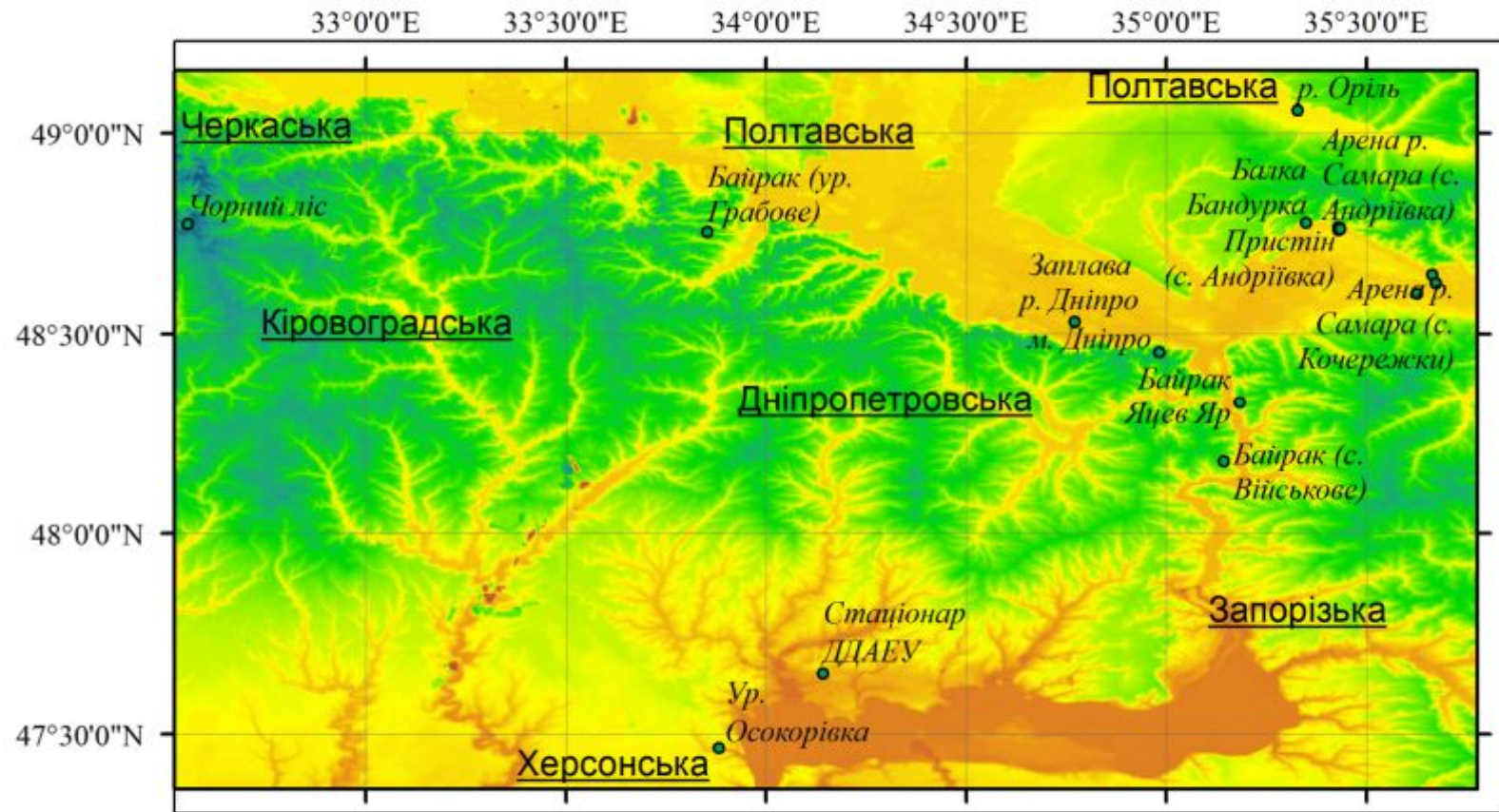


Рис. Д1. Просторове розміщення місць відбору герпетобіонтних павуків

Типологічна характеристика місць відбору проб

Місце розташування	Тип БГЦ (за О. Л. Бельгардом, 1950)	Трофотоп		Гігротоп	
		Шифр	Код	Шифр	Код
Самарський бір (с. Андріївка)					
Арена р. Самара	Дубо-сосняк з буквицею	B	2	KsMs (1-2)	2
	Дубо-сосняк з орляком	B	2	Ms (2)	3
	Дубо-сосняк із сухуватим різнотрав'ям	B	2	MsKs (1)	1
	Сосник з куничником наземним	AB	1	KsMs (1-2)	2
	Сосник з лишайником	AB	1	Ks (0)	0
	Сосник із сухуватим різнотрав'ям	AB	1	MsKs (1)	1
Самарський бір, арена (с. Кочережки)					
Арена р. Самара	Березняки з молінією	AB	1	MsHg (3)	5
	Болотистий луг	C	3	Hg (4)	6
	Болото	C	3	UHg (5)	7
	Дубняк з куничником і конвалією	B	2	KsMs (1-2)	2
	Дубо-сосняк з орляком	B	2	Ms (2)	3
	Луг	C	3	Ms (2)	3
	Сосно-дубняк зі свіжим різнотрав'ям	C	3	Ms (2)	3
	Сосник із сухуватим різнотрав'ям	AB	1	MsKs (1)	1
Байрак поблизу кокосхима, м. Дніпро (900 м)					
Північна експозиція верхня третина	Бересто-пакленовая діброва з грястицею	D _{ac}	5	KsMs (1-2)	2
Байрак Військовий					
Північна експозиція верхня третина	Степова целинка	F	8	MsKs (1)	1
Північна експозиція верхня третина	Бересто-пакленовая діброва з грястицею	E	7	KsMs (1-2)	2
Північна експозиція середня третина	Липо-ясенева діброва з зірочником	D ac	5	Ms (2)	3
Північна експозиція нижня третина	Паклено-ясенева діброва з яглицею	D n	6	MsHg (3)	5
Тальвег	Пакленовая діброва з яглицею	D n	6	UHg (5)	7
Південна експозиція нижня третина	Бересто-ясенева діброва з тонконігом лісовим	D n	6	Ms (2)	3
Південна експозиція середня третина	Бересто-ясенева діброва з фіалкою шершавою	D n	6	KsMs (1-2)	2
Південна експозиція верхня третина	Бересто-чернокленовий дубняк з грястицею	E	7	KsMs (1-2)	2
Балка Бандурка					
Тальвег	Пакленовая діброва з яглицею	D n	6	UHg (5)	7
Південна експозиція середня третина	Степова целинка	F	8	Ks (0)	0
Балка поблизу с. Нововоронцівка					
Тальвег	Ліщина	E	7	KsMs (1-2)	2
Короткозаплавні БГЦ (р. Самара, поблизу с. Андріївка)					

Місце розташування	Тип БГЦ (за О. Л. Бельгардом, 1950)	Трофотоп		Гігротоп	
		Шифр	Код	Шифр	Код
Прирусова заплава	Липова діброва діброва із широкотрав'ям	Dc	4	HgMs (2-3)	4
	Липова діброва з грястицею збірною	Dc	4	KsMs (1-2)	2
	Липова діброва з зірочником	Dc	4	Ms (2)	3
Притеррасся	Вязо-ясеневая діброва з яглицею	D n	6	MsHg (3)	5
	Ольс із болотним великотрав'ям	D n	6	UHg (5)	7
	Ольс із сирим великотрав'ям	D n	6	Hg (4)	6
Центральна заплава	Липо-ясеневая діброва з пухнатою осокою	D ac	5	KsMs (1-2)	2
	Липо-ясеневая діброва із широкотрав'ям	D ac	5	HgMs (2-3)	4
	Липо-ясеневая діброва з зірочником	D ac	5	Ms (2)	3
Ур. Круглик (поблизу с. Булахівка)					
100 м до Круглика	Заплавний луг	D n	6	UHg (5)	7
200 м від опушки	Липо-ясеневая діброва із широкотрав'ям	D ac	5	MsHg (3)	5
Опушка урочища	Паклено-ясеневая діброва із широкотрав'ям	D n	6	HgMs (2-3)	4
Центр урочища	Липо-ільмова діброва з яглицею	Dc	4	MsHg (3)	5
Правий берег р. Самара (поблизу с. Андріївка)					
Пристен верхня третина	Бересто-чернокленовий дубняк з грястицею	E	7	KsMs (1-2)	2
Пристен верхня третина	Бересто-ясеневая діброва з тонконігом лісовим	D n	6	Ms (2)	3
Пристен середня третина	Бересто-пакленовая діброва з грястицею	D n	6	KsMs (1-2)	2
	Бересто-чернокленовий дубняк з грястицею	E	7	KsMs (1-2)	2
	Бересто-ясеневая діброва з фіалкою шершавою	D n	6	MsKs (1)	1
Пристен нижня третина	Липо-ясеневая діброва с широкотрав'ям	D ac	5	HgMs (2-3)	4
Тривалозаплавні ліси (м. Кам'янське)					
Заплава р. Дніпро	В'язо-дубняк з хвилівником	De	4	KsMs (1-2)	2
	В'язо-осокорник з розхідником	C	3	Ms (2)	3
	В'язо-осокорник з ранньою осокою	C	3	HgMs (2-3)	4
	Луг сухий	AB	1	Ks (0)	0
	Луг сирий	C	3	Hg (4)	6
	Осокорник з куничником наземним	BC	2	KsMs (1-2)	2
	Трехтичковий лозняк із сирим великотрав'ям	C	3	Hg (4)	6
Тривалозаплавні ліси (м. Дніпро)					
Заплава р. Дніпро	Желтолозняк із сирим великотрав'ям	BC	2	Hg (4)	6
	Осокорник з ожиною	BC	2	MsHg (3)	5
	Осокорник з багаттям безостим	BC	2	Ms (2)	3
	Осокорник з ранньою осокою	BC	2	HgMs (2-3)	4
	Шелюжник з алювіальним різнотрав'ям	BC	2	UHg (5)	7

Місце розташування	Тип БГЦ (за О. Л. Бельгардом, 1950)	Трофотоп		Гігротоп	
		Шифр	Код	Шифр	Код
Ур. Грабове (с. Біленищина)					
Північна експозиція верхня третина	Липо-грабовая діброва із широкотрав'ям	Dc	4	HgMs (2-3)	4
Північна експозиція середня третина	Липо-ясенева діброва із широкотрав'ям	Dc	4	HgMs (2-3)	4
Північна експозиція нижня третина	Липо-грабовая діброва із широкотрав'ям	Dc	4	HgMs (2-3)	4
Тальвег	Липо-грабовая діброва з яглицею	Dc	4	MsHg (3)	5
Південна експозиція нижня третина	Липо-грабовая діброва з зірочником	Dc	4	Ms (2)	3
Південна експозиція середня третина	Липо-грабовая діброва з зірочником	Dc	4	Ms (2)	3
Південна експозиція верхня третина	Липо-ясенева діброва з грястицею	D ac	5	KsMs (1-2)	2
Чорний ліс (поблизу с. Знам'янівка)					
Північна експозиція верхня третина	Липо-грабовая діброва з зірочником	Dc	4	Ms (2)	3
Північна експозиція середня третина	Липо-грабовая діброва із широкотрав'ям	Dc	4	HgMs (2-3)	4
Північна експозиція нижня третина	Липо-грабовая діброва з яглицею	Dc	4	MsHg (3)	5
Тальвег	Вязо-ясенева діброва із сирим великотрав'ям	D n	6	UHg (5)	7
Плакор	Липо-грабовая діброва з зірочником	Dc	4	Ms (2)	3

Умовні позначки: шифр – позначення типологічні властивостей біогеоценозів за О. Л. Бельгардом (1950); код – прийнята у роботі ординаційна шкала умов вологості (1–7:1 – найбільш сухі, 7 – найбільш вологі умови) і трофності (1–7:1 – найбільш бідні, 7 – найбільш мінералізовані едафотопи).

Експериментальний полігон № 1

Дослідження проведені в 1 червня 2011 р. у ботанічному саду ДНУ імені Олеся Гончара (раніше – територія парку ім. Ю. Гагаріна, м. Дніпропетровськ). Досліджуваний полігон знаходиться на відстані 220 м від корпусу № 1 ДНУ в південно-східному напрямку й на відстані 60 м від проспекту Ю. Гагаріна. Полігон складається з 15 трансект спрямованих у перпендикулярному напрямку від проспекту. Кожна трансекта складена з 7 пробних точок. Відстань між рядами в полігоні становить 2 м. Ліва нижня точка прийнята як має координати (0; 0).

Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження. Деревостан представлений кленом гостролистим (*Acer platanoides* L.), в'язом голим (*Ulmus glabra* Huds.) і липою серцеподібною (*Tilia cordata* Mill.). У травостої чисельний чистотіл великий (*Chelidonium majus* L.), зустрічається лопух малий (*Arctium minus* (Hill) Bernh.), гравілат міський (*Poa pratensis* L.). Рослинність має типово лісовий мега-мезотрофний мезофільний вигляд (95,59 % – сільвантти, 70,59 % – мезотрофи, 27,94 % – мегатрофи, 85,29 % – мезофіли).

Експериментальний полігон № 2

Дослідження проведені в 2 червня 2011 р. Досліджуваний полігон № 2 знаходиться на відстані 220 м від корпусу № 1 ДНУ в південно-східному напрямку й на відстані 5 м від проспекту Ю. Гагаріна. Полігон розташований уздовж проспекту. З однієї сторони примикає до огорожі парку, з іншого боку – обмежений асфальтною пішохідною доріжкою. Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження. Деревостан представлений кленом гостролистим (*Acer platanoides* L.), ясенем високим (*Fraxinus excelsior* L.), кінським каштаном (*Aesculus hippocastanum* L.), грушею звичайною (*Pyrus communis* L.). У травостої чисельний підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.), зустрічається лопух малий (*Arctium minus* (Hill) Bernh.), фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.) і гравілат міський (*Geum urbanum* L.). Рослинність у цілому має лісовий вигляд (84,62 %

видів належать до сильвантів), присутні також степанти (7,69 %) і рудеранти (7,69 %). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як такий, що займає проміжне положення між мезотрофним і мегатрофним рівнем, так як 46,15 % видів рослин належать до мезотрофів, а інші – до мегатрофів. Гігротоп у цілому має мезофільний характер (53,85 % видів – мезофіли) з тенденцією до ксеромезофільних умов (30,77 % – ксеромезофіли, інші – мезоксерофіли).

Експериментальний полігон № 3

Дослідження проведені 2 червня 2011. Досліджуваний полігон № 3 знаходиться на відстані 300 м від корпусу № 1 ДНУ в південно-східному напрямку та на відстані 150 м від проспекту Ю. Гагаріна (48°25'53.37 "С та 35°2'23.30"В). Полігон розташований на схилі балки південно-західної експозиції. Ліва нижня точка прийнята як така, що має координати (0; 0), знаходиться у верхній частині схилу. Напрямок осі абсцис збігається з напрямком схилу балки. Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження, створене на основі природного лісу. Деревостан представлений тополею чорним (*Populus nigra* L.), кленом гостролистим (*Acer platanoides* L.) і польовим (*Acer campestre* L.), у підрості – шовковиця чорна (*Morus nigra* L.), робінія звичайна (*Robinia pseudoacacia* L.), горіх волоський (*Juglans regia* L.). У травостої рясна розрив-трава дрібноквіткова (*Impatiens parviflora* DC.), чистотіл великий (*Chelidonium majus* L.) і гравілат міський (*Geum urbanum* L.). Рослинність має лісовий вигляд – 100 % видів є сильванттами, 18,42 % з яких рудеранти-сильвантти. Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона віднести до мезотрофного типу, тому що 89,47 % видів належать до мезотрофів, а інші – до мегатрофів. Гігротоп у цілому має мезофільний характер (86,84 % видів – мезофіли, 7,89 % – мезоксерофіли, 5,26 % – ксеромезофіли).

Експериментальний полігон № 4

Дослідження проведені в 3 червня 2011 р. Досліджуваний полігон № 4 знаходиться на схилі північно-східної експозиції відрогу балки Довга (48°25'53.37"С, 35° 2'18.74"В). Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження. Деревостан представлений кленом ясенелистим (*Acer negundo* L.), ясенем високим (*Fraxinus excelsior* L.), акацією білою (*Robinia pseudoacacia* L.), липою серцелистою (*Tilia cordata* Mill.). У травостой чисельний підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.), зустрічається лопух малий (*Arctium minus* (Hill) Bernh.), фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.) і гравілат міський (*Geum urbanum* L.). Рослинність у цілому має луговий вигляд (69,05 % видів належать до пратантів), присутні також сільвантти (27,38 %). Представники інших ценоморф (палюданти, степанти й рудеранти) представлені в угрупованні одинично. Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мегатрофний, так 73,81 % видів рослин належать до мегатрофів. Гігротоп у цілому має мезофільний характер (75,00 % видів – мезофіли) з тенденцією до ксеромезофільних умов (14,29 % - ксеромезофіли).

Експериментальний полігон № 5

Дослідження проведені в 5 червня 2011 р. Досліджуваний полігон № 5 знаходиться на пологіму схилі західної експозиції відрогу балки Довга (48°25'58.01"С, 35°2'25.74"В). Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження. Деревостан представлений в'язом голим (*Ulmus glabra* Huds.), кленом польовим (*Acer campestre* L.) і ясенелистим (*Acer negundo* L.), акацією білою (*Robinia pseudoacacia* L.). У травостой чисельний підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.), зустрічається фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.), гравілат міський (*Geum urbanum* L.), мятлик дібровний (*Poa nemoralis* L.). Рослинність має лісовий вигляд (93,55 % видів належать до сільвантів), присутність пратантів і степантів дуже не значно (4,84 і 1,61 % відповідно). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мезатрофний, так як 70,97 % видів рослин належать до мезотрофів. Гігротоп у

цілому має мезофільний характер (54,84 % видів – мезофіли) з тенденцією до ксеромезофільних умов (34,48 % – ксеромезофіли).

Експериментальний полігон № 6

Дослідження проведені в 6 червня 2011 р. Досліджуваний полігон № 6 знаходиться на відстані 220 м від корпусу № 1 ДНУ в південно-східному напрямку й на відстані 95 м від проспекту Ю. Гагаріна. (48°25'53.88"С, 35°2'25.82"В). Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження. Деревостан представлений в'язом голим (*Ulmus glabra* Huds.), кленом польовим (*Acer campestre* L.) і ясенелистим (*Acer negundo* L.), акацією білою (*Robinia pseudoacacia* L.). У травостої чисельний підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.), зустрічається фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.), гравілат міський (*Geum urbanum* L.), мятлик дібровний (*Poa nemoralis* L.). Рослинність має лісовий вигляд (93,55 % видів належать до сільвантів), присутність пратантів і степантів дуже не значна (4,84 і 1,61 % відповідно). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мезотрофний, тому що 70,97 % видів рослин належать до мезотрофів. Гігротоп у цілому має мезофільний характер (54,84 % видів – мезофіли) з тенденцією до ксеромезофільних умов (34,48 % – ксеромезофіли).

Експериментальний полігон № 7

Дослідження проведені в 1 червня 2012 р. Досліджуваний полігон № 7 знаходиться в тальвегу відрога балки Довга (48°25'58.68"С, 35°2'20.44"В). Природний тальвег засипаний технічною сумішшю будівельного сміття. Антропогенно-глибокоперетворені ґрунти утворюють групу властиво міських ґрунтів – урбаноземів, у яких горизонт «ur» – урбік має потужність >50 см. Поверхневі ґрунтові утворення – це насипні, змішані, наливні утворення, повністю створені людиною (штучно створені ґрунтоподібні утворення) (Мирзак, 2001).

Ґрунт на досліджуваній ділянці – урботехнозем (дерновий урбопедозем на технічній суміші будівельного сміття, тому що при створенні ґрунтової конструкції був сформований верхній шар із чорноземовидної маси). А. Н. Кабарь (2003) ґрунт досліджуваної ділянки відносить до ряду техногенних ґрунтів, типу – техноземів, підтипу – техноземів чорноземних, роду – гумусованих, літографічної серії – гетерогенних, виду – слабогумусних, середньопотужних, різновиду – середньосуглинистих.

Описання властивостей ґрунтів експериментальної ділянки наведено за роботою А. Н. Кабаря (2003). Потужність усього профілю ґрунту становить 20–40 см. Поверхневий шар ($U_{h0-10-20 \text{ см}}$) має рудувато-палеве фарбування, грудкувато–глибисту структуру, легкосуглинистий, сухуватий. Нижче розташовується урбо-горизонт (U) потужністю від 10 до 40 см, палево-жовтого фарбування з розвиненою мозаїчністю за рахунок фарбування включень антропогенного характеру (щебені, бита цегла, шматки породи). Ґрунт безструктурний, пилувато–глибистий, що переміняється в нижній частині зцементованим конгломератом. Весь шар пронизаний вицвітами карбонатів. Скипання від 10 % HCl у всьому профілі ґрунту, в напрямку до породи підсилюється. Даний ґрунт слабогумусований (<0,3 % гумусу), вміст гумусу варіює в профілі ґрунту від 2,85 % до 1,66 %. Реакція рН водної витяжки ґрунту лужна (рН = 8,5–8,84), вміст сухого залишку варіює від 0,064 % до 0,191 %. У складі катіонів водної витяжки домінують кальцій і магній, у складі аніонів – сульфати й карбонати. Засолення відсутнє. Сума обмінних основ варіює від 26,49 мг–екв./100 м ґрунту до 43,01 мг–екв./100 м ґрунту. Обмінний кальцій становить 88,9–95,14 % від суми обмінних основ, магній – 9,32–3,44 % від суми, натрій – 1,77–1,42 %. Ці ґрунти дуже слабо забезпечені рухливими формами нітратів (0,5–0,4 мг/100 м ґрунту), фосфатами – малозабезпечені (9,7–10,1 мг/100 м ґрунту) і дуже високо – рухливим калієм (35,4–31,3 мг/100 м ґрунту). Гранулометричний склад – легкий суглинок швидко переміняється середнім суглинком (вміст фізичного піску – 62,15–76,07 %, фізичної глини – 23,91–37,82 %. Гігроскопічність ґрунту варіює від 2,04 % до 2,25 %,

максимальна гігроскопичність – від 4,69 % до 5,31 %, польова вологість ґрунту – 5,04 %–9,26 %. Об'ємна маса цих ґрунтів свідчить про їхню значну ущільненість (1,74–2,11 г/см³), як і щільність твердої фази ґрунту (2,76–2,80 г/см³). Порозноість варіює за рахунок включень від 58,62% до 32,70% зі збільшенням глибини.

Мікрорельєф – вирівняна горизонтальна площадка. Полігон складається з 15 трансект, спрямованих у перпендикулярному напрямку від напрямку тальвегу балки.

Ділянка являє собою штучне газонне насадження. У травостої рясна конюшина повзуча (*Trifolium repens* L.), грицики звичайні (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.), жовтець повзучий (*Ranunculus repens* L.), подорожник середній (*Plantago media* L.). Рослинність має луговий вигляд (43,24 % видів належать до лугової екоморфи), присутні рудеранти та степанти (29,73 і 24,32 % відповідно). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мезотрофний, тому що 81,08 % видів рослин належать до мезотрофів. Гігротоп у цілому має ксеромезофільний характер (64,86 % видів – ксеромезофіли) з тенденцією до мезоксерофільних умов (34,48 % – мезоксерофіли).

Експериментальний полігон № 8

Дослідження проведені в 5 червня 2012 р. Досліджуваний полігон № 8 знаходиться на схилі відрога балки Довга східної експозиції (48°25'58.29"З, 35°2'17.89"В). Природний тальвег і частина схилу засипані технічною сумішшю будівельного сміття. Ґрунт на досліджуваній ділянці – урботехнозем (дерновий урбопедозем на технічній суміші будівельного сміття, тому що при створенні ґрунтової конструкції був сформований верхній шар із чорноземовидної маси). А. Н. Кабарь (2003) ґрунт досліджуваної ділянки відносить до ряду техногенних ґрунтів, типу – техноземів, підтипу – техноземів чорноземних, роду – гумусованих, літографічної серії – гетерогенних, виду – слабогумусних, середньопотужних, різновиду – середньосуглинистих.

Полігон складається з 15 трансект, спрямованих у перпендикулярному напрямку від напрямку тальвегу балки. Ділянка являє собою штучне газонне насадження з окремими деревами. Деревостан представлений кленом гостролистим (*Acer platanoides* L.), каштаном кінським (*Aesculus hippocastanum* L.), горіхом грецьким (*Juglans regia* L.) і березою повислою (*Betula pendula* Roth). У травостої чисельний гравілат міський (*Geum urbanum* L.), тонгоніг вузьколистий (*Poa angustifolia* L.), кульбаба лікарська (*Taraxacum officinale* Wigg.), пирій повзучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski). Рослинність має лучно-лісовий вигляд (45,76 % видів належать до лісової екоморфи, 38,98 % – до лугової), присутні рудеранти та степанти (5,08 і 10,17 % відповідно). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мега-мезотрофний, тому що 59,32 % видів рослин належать до мезотрофів, а 38,98 % – до мегатрофів. Гігротоп у цілому має ксеромезофільний характер (50,85 % видів – ксеромезофіли) з тенденцією до мезофільних умов (37,29 % – мезофіли).

Експериментальний полігон № 9

Дослідження проведені в 10 червня 2012 р. Досліджуваний полігон № 9 знаходиться на схилі відрога балки Довга східної експозиції (48°25'57.43"С, 35°2'16.52"В). Природний тальвег і частина схилу засипані технічною сумішшю будівельного сміття.

Ґрунт на досліджуваній ділянці – урботехнозем (дерновий урбопедозем на технічній суміші будівельного сміття, тому що при створенні ґрунтової конструкції був сформований верхній шар із чорноземовидної маси) (Мірзак, 2001). А. Н. Кабарь (2003) ґрунту досліджуваної ділянки відносить до ряду техногенних ґрунтів, типу – техноземів, підтипу – техноземів чорноземних, роду – гумусованих, літографічної серії – гетерогенних, виду – слабогумусних, середньопотужних, різновиду – середньосуглинистих. Полігон складається з 15 трансект, спрямованих у перпендикулярному напрямку від напрямку тальвегу балки. Ділянка являє собою штучне газонне насадження з окремими деревами.

Деревостан представлений кленом гостролистим (*Acer platanoides* L.), польовим (*Acer campestre* L.) і ясенелистим (*Acer negundo* L.). У травостої чисельний гравілат міський (*Geum urbanum* L.) і кульбаба лікарська (*Taraxacum officinale* Wigg.). Рослинність має лісовий вигляд (83,33 % видів належать до лісової екоморфи, 16,67 % – до степової). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мега-мезотрофний. Гігротоп у цілому має ксеромезофільний характер (50,00 % видів – ксеромезофіли) з тенденцією до мезофільних умов (33,33 % – мезофіли).

Експериментальний полігон № 10

Дослідження проведені в 10 червня 2012 р. Досліджуваний полігон № 10 знаходиться на схилі відрога балки Довга східної експозиції (48°25'56.76"С, 35°2'18.74"В). Природний тальвег і частина схилу засипані технічною сумішшю будівельного сміття, на якому сформовані штучні ґрунти. Ґрунт на досліджуваній ділянці – урботехнозем (дерновий урбопедозем на технічній суміші будівельного сміття, тому що при створенні ґрунтової конструкції був сформований верхній шар із чорноземовидної маси) (Мірзак, 2001). А. Н. Кабарь (2003) ґрунти досліджуваної ділянки відносить до ряду техногенних ґрунтів, типу – техноземів, підтипу – техноземів чорноземних, роду – гумусованих, літографічної серії – гетерогенних, виду – слабогумусних, середньопотужних, різновиду – середньосуглинистих. Полігон складається з 15 трансект, спрямованих у перпендикулярному напрямку від напрямку тальвегу балки.

Ділянка являє собою штучне газонне насадження з окремими деревами. Деревостан представлений кленом ясенелистим (*Acer negundo* L.), явором (*Acer pseudoplatanus* L.) і в'язом голим (*Ulmus glabra* Huds.). У травостої рясні мятлики дібровний (*Poa nemoralis* L.) і луговий (*Poa pratensis* L.), пирій повзучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) і грястиця збірна (*Dactylis glomerata* L.). Рослинність має луговий вигляд зі значним лісовим компонентом (48,72 % видів належать до лугової екоморфи, 35,90 % – до лісової). Фітоіндикаційне

оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мега-мезотрофний (58,97 % видів – мезотрофи, 32,05 % – мегатрофи). Гігротоп у цілому має мезофільний характер (53,85 % видів – мезофіли) з тенденцією до ксеромезофільних умов (38,46 % – ксеромезофіли).

Експериментальний полігон № 11

Дослідження проведені в 12 червня 2012 р. Досліджуваний полігон № 11 тальвегу відрога балки Довга (48°25'55.87"С, 35° 2'20.33"В). Природний тальвег і частина схилу засипані технічною сумішшю будівельного сміття, на якому сформовані штучні ґрунти. Ґрунт на досліджуваній ділянці – урботехнозем (дерновий урбопедозем на технічній суміші будівельного сміття, тому що при створенні ґрунтової конструкції був сформований верхній шар із чорноземовидної маси) (Мірзак, 2001). А. Н. Кабарь (2003) ґрунт досліджуваної ділянки відносить до ряду техногенних ґрунтів, типу – техноземів, підтипу – техноземів чорноземних, роду – гумусованих, літографічної серії – гетерогенних, виду – слабогумусних, середньопотужних, різновиду – середньосуглинистих.

Полігон складається з 15 трансект, спрямованих у паралельному напрямку до тальвегу балки. Ділянка являє собою штучне газонне насадження. У травостої чисельний молочай степовий (*Euphorbia stepposa* Zoz. ex Prokh.), костриця валіська (*Festuca valesiaca* Goud. s.l.), самосил білоповстистий (*Teucrium polium* L.) і кринітарія волохата (*Galatella villosa* (L.)). Рослинність має лучно-степовий вигляд (71,88 % проективного покриття представлене степовою ценоморфою, а 23,44 % – луговою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мегатрофний (71,88 % проективного покриття – мегатрофи). Гігротоп у цілому має мезоксерофільний характер (64,06 % проективного покриття представлене мезоксерофілами, 23,44 % – ксеромезофілами).

Експериментальний полігон № 12

Дослідження проведені в 13 червня 2012 р. Досліджуваний полігон № 12 тальвегу відрога балки Довга (48°25'55.24"З, 35°2'20.27"В). Природний тальвег і частина схилу засипані технічною сумішшю будівельного сміття, на якому сформовані штучні ґрунти. Ґрунт на досліджуваній ділянці – урботехнозем (дерновий урбопедозем на технічній суміші будівельного сміття, тому що при створенні ґрунтової конструкції був сформований верхній шар із чорноземовидної маси) (Мірзак, 2001). А. Н. Кабарь (2003) ґрунт досліджуваної ділянки відносить до ряду техногенних ґрунтів, типу – техноземів, підтипу – техноземів чорноземних, роду – гумусованих, літографічної серії – гетерогенних, виду – слабогумусних, середньопотужних, різновиду – середньосуглинистих.

Полігон складається з 15 трансект, спрямованих у паралельному напрямку до тальвегу балки. Ділянка являє собою штучне газонне насадження з окремими деревами. Деревні рослини представлені кленами гостролистим (*Acer platanoides* L.) і ясенелистим (*Acer negundo* L.). У травостої рясні грястиця збірна (*Dactylis glomerata* L.), костриця валіська (*Festuca valesiaca* Goud. s.l.), козлобородник великий (*Tragopogon major* Jacq.) і осот польової (*Sonchus arvensis* L.). Рослинність має лучно-степовий вигляд (44,44 % проективного покриття представлене луговою ценоморфою, а 37,04 % – степовою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мега-мезотрофний (59,26 % проективного покриття – мезотрофи, інше – мегатрофи). Гігротоп у цілому має ксеромезофільний характер (33,33 % проективного покриття представлене ксеромезофілами).

Експериментальний полігон № 13

Дослідження проведені в 13 червня 2012 р. Досліджуваний полігон № 13 знаходиться на схилі північно-східної експозиції відрога балки Довга і примикає до тальвегу (48°25'54.26"С, 35°2'19.47"В). Природний тальвег і частина схилу засипані технічною сумішшю будівельного сміття, на якому

сформовані штучні ґрунти. Ділянка займає прикордонне положення між відносно мало трансформованими ґрунтами й техноземами.

Полігон складається з 15 трансект, спрямованих у паралельному напрямку до тальвегу балки. Ділянка являє собою сильно антропогенно трансформоване рідколісся й чагарникове насадження. Деревні рослини представлені кленом ясенелистим (*Acer negundo* L.) і явором (*Acer pseudoplatanus* L.), а також грецьким горіхом (*Juglans regia* L.). У травостої рясна кропива дводомна (*Urtica dioica* L.), грястиця збірна (*Dactylis glomerata* L.), латук компасний (*Lactuca serriola* L.) і підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.). Рослинність має лісо-луговий вигляд (51,14 % проективного покриття представлене луговою ценоморфою, а 27,27 % – лісовою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як перехідний між мегатрофним (50,00 % проективного покриття – мегатрофи) і мезотрофним (48,86 % – мезотрофи). Гігротоп у цілому має ксеромезофільний характер (50,00 % проективного покриття представлене ксеромезофілами, 35,23 % – мезофілами).

Експериментальний полігон № 14

Дослідження проведені в 1 травня 2013 р. Досліджуваний полігон № 14 знаходиться на пологому схилі північно-східної експозиції, що примикає до відроза балки Довга (48°25'52.41"З, 35°2'17.74"В). Полігон знаходиться між двома пішохідними доріжками з асфальтним покриттям.

Полігон складається з 15 трансект, спрямованих перпендикулярно до напрямку вул. Козакова. Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження, що виростає на місці природного лісу. Деревні рослини представлені кленом ясенелистим (*Acer negundo* L.), акацією (*Robinia pseudoacacia* L.), шовковицею чорної (*Morus nigra* L.), чагарники представлені бузиною чорною (*Sambucus nigra* L.). У травостої чисельний чистотіл великий (*Chelidonium majus* L.), підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.), гравілат міський (*Geum urbanum* L.). Рослинність має лісовий вигляд (96,23 % проективного покриття представлене лісовою ценоморфою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп

досліджуваного полігона оцінити як мезотрофний (90,57 % проективного покриття – мезотрофи). Гігротоп у цілому має мезофільний характер (83,02 % проективного покриття представлене мезофілами).

Експериментальний полігон № 15

Дослідження проведені в 2 травня 2013 р. Досліджуваний полігон № 15 знаходиться на горизонтальній площадці поблизу входу в парк із боку перехрестя проспекту ім. Ю. Гагаріна та вул. Козакова (48°25'48.96"С, 35°2'22.51"В). Полігон зі східної та південної сторін обмежений пішохідними доріжками з асфальтним покриттям.

Полігон складається з 15 трансект, спрямованих паралельно до вул. Козакова. Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження, що виростає на місці природного лісу. Деревні рослини представлені каштаном кінським (*Aesculus hippocastanum* L.), кленом гостролистим (*Acer platanoides* L.), акацією (*Robinia pseudoacacia* L.), в'язом голим (*Ulmus glabra* Huds.), чагарники представлені бузиною чорною (*Sambucus nigra* L.). У травостої чисельний чистотіл великий (*Chelidonium majus* L.), підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.), гравілат міський (*Geum urbanum* L.), фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.). Рослинність має лісовий вигляд (98,06 % проективного покриття представлене лісовою ценоморфою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мезотрофний (92,23 % проективного покриття – мезотрофи). Гігротоп у цілому має мезофільний характер (94,17 % проективного покриття представлене мезофілами).

Експериментальний полігон № 16

Дослідження проведені в 5 травня 2013 р. Досліджуваний полігон № 16 знаходиться на горизонтальній площадці на відстані 50 м від пр. Ю. Гагаріна та 320 м від 1 корпусу ДНУ (48°25'51.03"С, 35°2'25.83"В). Полігон зі східної південної сторони обмежений пішохідною доріжкою з асфальтним покриттям.

Полігон складається з 15 трансект, спрямованих паралельно до пр. Ю. Гагаріна. Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження, що виростає на місці природного лісу. Деревні рослини представлені каштаном кінським (*Aesculus hippocastanum* L.), кленами гостролистим (*Acer platanoides* L.) і ясенелистим (*Acer negundo* L.), в'язом голим (*Ulmus glabra* Huds.), березою повислою (*Betula pendula* Roth). У травостої чисельний чистотіл великий (*Chelidonium majus* L.), підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.), гравілат міський (*Geum urbanum* L.), фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.), злинка канадська (*Erigeron canadensis* L.). Рослинність має лісовий вигляд з елементами остепніння (76,24 % проективного покриття представлене лісовою ценоморфою, 20,79 % – степовою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мезотрофний (91,09 % проективного покриття – мезотрофи). Гігротоп у цілому має мезофільний характер з тенденцією в ксеро-мезофільну область (71,29 % проективного покриття представлене мезофілами, 23,76 % – мезоксерофілами).

Експериментальний полігон № 17

Дослідження проведені в 10 травня 2013 р. Досліджуваний полігон № 17 знаходиться на горизонтальній площадці в 100 м від корпусу № 1 ДНУ та 30 м від пр. ім. Ю. Гагаріна (48°25'55.92"С, 35°2'32.75"В). Полігон складається з 15 трансект, спрямованих паралельно до пр. ім. Ю. Гагаріна. Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження, що виростає на місці природного лісу. Деревні рослини представлені кленами гостролистим (*Acer platanoides* L.) і польовим (*Acer campestre* L.), акацією (*Robinia pseudoacacia* L.), в'язом голим (*Ulmus glabra* Huds.), березою повислою (*Betula pendula* Roth), дубом звичайним (*Quercus robur* L.). У травостої чисельний гравілат міський (*Geum urbanum* L.), фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.), латук компасний (*Lactuca serriola* L.). Рослинність має лісовий вигляд (82,35 % проективного покриття представлене лісовою ценоморфою) з елементами остепніння (11,76 % – степанти). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона

оцінити як мезотрофний (82,35 % проективного покриття – мезотрофи). Гігротоп у цілому має мезофільний характер (72,55 % проективного покриття представлене мезофілами).

Експериментальний полігон № 18

Дослідження проведені в 12 травня 2013 р. Досліджуваний полігон № 18 знаходиться на горизонтальній площадці на захід в 195 м від корпусу № 1 ДНУ та 215 м від пр. ім. Ю. Гагаріна (48°25'59.72"З, 35°2'26.22"В). Полігон складається з 15 трансект, спрямованих паралельно до пр. ім. Ю. Гагаріна. Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження, що виростає на місці природного лісу. Деревні рослини представлені кленом гостролистим (*Acer platanooides* L.), акацією (*Robinia pseudoacacia* L.), ясенем високим (*Fraxinus excelsior* L.). У травостої чисельний гравілат міський (*Geum urbanum* L.), фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.), мятлик дібровний (*Poa nemoralis* L.). Рослинність має лісовий вигляд (89,86 % проективного покриття представлене лісовою ценоморфою) з елементами остепніння (8,80 % – степанти). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мезотрофний (60,87 % проективного покриття – мезотрофи). Гігротоп у цілому має мезофільний характер (57,97 % проективного покриття представлене мезофілами) зі значною представленістю ксеромезофілів (36,23 %).

Експериментальний полігон № 19

Дослідження проведені в 15 травня 2013 р. Досліджуваний полігон № 19 знаходиться на горизонтальній площадці на захід в 100 м від корпусу № 1 ДНУ (48°25'58.23"С, 35°2'30.49"В). Полігон складається з 15 трансект, спрямованих паралельно до пр. ім. Ю. Гагаріна. Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження, що виростає на місці природного лісу. Деревні рослини представлені кленом гостролистим (*Acer platanooides* L.) і ясенелистим (*Acer negundo* L.), акацією (*Robinia pseudoacacia* L.), в'язом голим (*Ulmus glabra* Huds.) і каштаном кінським (*Aesculus hippocastanum* L.). У травостої чисельний

гравілат міський (*Geum urbanum* L.), фіалка дивна (*Viola mirabilis* L.), мятлик дібровний (*Poa nemoralis* L.). Рослинність має лісовий вигляд (83,87 % проективного покриття представлене лісовою ценоморфою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мегамезотрофний (69,35 % проективного покриття – мезотрофи, 29,03 % – мегатрофи). Гігротоп у цілому має мезофільний характер (64,52 % проективного покриття представлене мезофілами) зі значною представленістю ксеромезофілів (25,81 %).

Експериментальний полігон № 20

Дослідження проведені в 15 травня 2013 р. Досліджуваний полігон № 20 знаходиться на схилі північної експозиції відроза балки Довгої в 375 м на південний захід від корпусу № 1 ДНУ й в 130 м від пр. ім. Ю. Гагаріна (48°25'50.92"С, 35°2'20.81"В). Полігон складається з 7 трансект, спрямованих перпендикулярно до найбільшої кривизни схилу. Ділянка являє собою штучне лісопаркове насадження, що виростає на місці природного лісу. Деревні рослини представлені тополею чорним (*Populus nigra* L.), кленом гостролистим (*Acer platanoides* L.) і ясенелистим (*Acer negundo* L.), акацією (*Robinia pseudoacacia* L.), ясенем високим (*Fraxinus excelsior* L.). У травостої рясні недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora* DC.), підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.), золотушник канадський (*Solidago canadensis* L.). Рослинність має луговий вигляд (88,89 % проективного покриття представлене луговою ценоморфою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігона оцінити як мегатрофний (94,44 % проективного покриття – мегатрофи). Гігротоп у цілому має мезофільний характер (93,33 % проективного покриття представлене мезофілами).

ДОДАТОК 3

Видове різноманіття і екологічна паспортизація рослинності парку ім. Ю. Гагаріна (м. Дніпро)

Кліма морфа	Життєв а форма	Вид	Ценоморфи		Трофоморфи	Гігроморфи	Геліоморфи
			1	2			
Ph	Дер.	<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	Sil	(Sil.)Cul.	OgMsTr	KsMs	ScHe
		<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Sil	Sil. (Адв.)	MgTr	MsKs	He
		<i>Betula pendula</i> Roth	Sil	Sil	OgTr	Ms	He
		<i>Ulmus glabra</i> Huds.	Sil	Sil	MsTr	MsKs	ScHe
		<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	St	CuSil	MsTr	MsKs	He
		<i>Pyrus communis</i> L.	Sil	Sil	MgTr	MsKs	ScHe
		<i>Quercus robur</i> L.	Sil	Sil	MgTr	MsKs	ScHe
		<i>Salix alba</i> L.	Sil	Sil	MsTr	Ms	ScHe
		<i>Acer campestre</i> L.	Sil	Sil	MsTr	KsMs	ScHe
		<i>Acer platanoides</i> L.	Sil	Sil	MgTr	Ms	ScHe
		<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Sil	Sil	MgTr	Ms	ScHe
		<i>Acer negundo</i> L.	Sil	RuSil	MsTr	KsMs	He
		<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	Sil	Sil	MsTr	Ms	He
		<i>Tilia cordata</i> Mill.	Sil	Sil	MgTr	KsMs	He
		<i>Juglans regia</i> L.	Sil	(Sil)Cul.	MgTr	MsKs	He
		<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Sil	Sil	MsTr	KsMs	ScHe
		<i>Populus nigra</i> L.	Sil	Sil	MsTr	Ms	ScHe
		<i>Morus nigra</i> L.	Sil	SilCul	MsTr	MsKs	ScHe
		<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Sil	Sil	MgTr	KsMs	ScHe
nPh	Кущ.	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Sil	PtrSil	MsTr	MsKs	ScHe
		<i>Sambucus nigra</i> L.	Sil	Sil	OgTr	Ms	ScHe
		<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	Sil	Cul. (Адв.)	MgTr	Ms	ScHe
		<i>Viburnum lantana</i> L.	Sil	Sil	MsTr	KsMs	ScHe
		<i>Viburnum opulus</i> L.	Sil	Sil	MsTr	KsMs	ScHe
		<i>Frangula alnus</i> Mill.	Sil	Sil	OgMsTr	Ms	ScHe
		<i>Rosa canina</i> L.	St	SilSt	MsTr	MsKs	ScHe
		<i>Spiraea crenata</i> L.	St	SilSt	MsTr	MsKs	He
		<i>Philadelphus coronarius</i> L.	Sil	SilCul.	MsTr	KsMs	ScHe
HKr	Мн.	<i>Ballota nigra</i> L.	St	RuSt	MsTr	MsKs	ScHe

Клима морфа	Життєв а форма	Вид	Ценоморфи		Трофоморфи	Гігроморфи	Геліоморфи
			1	2			
		<i>Geum urbanum</i> L.	Sil	RuSil	MgTr	Ms	ScHe
		<i>Dactylis glomerata</i> L.	Pr	SilPr	OgMsTr	Ms	ScHe
		<i>Fragaria viridis</i> (Duch.) Weston	Pr	SilPr	MsTr	KsMs	ScHe
		<i>Amoria montana</i> (L.) Sojak	Pr	Pr	MsTr	KsMs	HeSc
		<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	Pr	Pr	MgTr	HgMs	He
		<i>Urtica dioica</i> L.	Sil	SilRu	MsTr	HgMs	ScHe
		<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	Sil	RuSil	MsTr	Ms	ScHe
		<i>Potentilla argentea</i> L.	Pr	(Sil.)StPr	OgMsTr	KsMs	ScHe
		<i>Clematis integrifolia</i> L.	Pr	StPr	MgTr	KsMs	He
		<i>Ranunculus repens</i> L.	Pr	RuPr	MsTr	Ms	ScHe
		<i>Medicago romanica</i> Prod.	Pr	StPr	MgTr	KsMs	He
		<i>Lotus ucrainicus</i> Klkov	Pr	(Ru.)SilPr.	MsTr	KsMs	He
		<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.	St	(St.)PtrPs	OgTr	MsKs	He
		<i>Poa nemoralis</i> L.	Sil	Sil	MsTr	KsMs	ScHe
		<i>Poa angustifolia</i> L.	Pr	StPr	MgTr	KsMs	ScHe
		<i>Festuca valesiaca</i> Goud. s.l.	St	St	MgTr	MsKs	He
		<i>Festuca rubra</i> L.	Pr	(Cul.)Pr.	MgTr	Ms	ScHe
		<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	Pr	RuSt	MsTr	KsMs	ScHe
		<i>Carex melanostachya</i> Bieb. ex Willd.	Pr	(Pal.)StPr	MsTr	MsKs	ScHe
		<i>Plantago lanceolata</i> L.	Pr	StPrRu	MsTr	MsKs	He
		<i>Plantago media</i> L.	St	PrSt	MgTr	MsKs	He
		<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	St	RuSt	MsTr	Ks	He
		<i>Artemisia vulgaris</i> L.	Pr	PrRu	MgTr	Ms	ScHe
		<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	St	St	MgTr	Ks	He
		<i>Achillea millefolium</i> L.	Pr	StPr	MgTr	KsMs	He
		<i>Viola mirabilis</i> L.	Sil	Sil	MsTr	Ms	HeSc
		<i>Chelidonium majus</i> L.	Sil	SilRu	MsTr	Ms	ScHe
		<i>Rumex confertus</i> Willd.	St	RuSt	MsTr	KsMs	ScHe
		<i>Hieracium umbellatum</i> L.	St	(Pr.)StPs	OgTr	MsKs	ScHe
		<i>Solidago canadensis</i> L.	St	Cul. (Адв.)	MsTr	MsKs	ScHe
	Дв	<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	St	StRu	MsTr	Ks	He
		<i>Sisymbrium polymorphum</i> Roth	St	RuSt	MsTr	MsKs	ScHe
		<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	Ru	Ru	OgMsTr	MsKs	ScHe
		<i>Tragopogon major</i> Jacq.	St	(Ru.)SilSt	MsTr	MsKs	ScHe

Клима морфа	Життєв а форма	Вид	Ценоморфи		Трофоморфи	Гігроморфи	Геліоморфи
			1	2			
		<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.)	Sil	RuSil	MsTr	KsMs	HeSc
		<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	Ru	Ru	MgTr	Ms	ScHe
		<i>Daucus carota</i> L.	Pr	(St.)PrRu	OgTr	MsKs	ScHe
		<i>Plantago major</i> L.	Pr	RuPr	MgTr	Ms	ScHe
	Од. Дв.	<i>Medicago lupulina</i> L.	Pr	StPr	MsTr	KsMs	He
Т	Од	<i>Ambrosia artemisifolia</i> L.	Ru	Ru. (адв.)	OgMsTr	MsKs	ScHe
		<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski	St	RuSt	MgTr	KsMs	ScHe
		<i>Polygonum aviculare</i> L.	Pr	RuPr	MsTr	MsKs	ScHe
		<i>Stellaria media</i> (L.) Vill	St	RuSt	MgTr	Ms	ScHe
		<i>Trifolium arvense</i> L.	St	RuPs	OgTr	KsMs	He
		<i>Lepidium ruderae</i> L.	St	RuSt	MsTr	MsKs	He
		<i>Lactuca serriola</i> L.	St	RuSt	MsTr	KsMs	He
		<i>Atriplex micranta</i> C. A. May	St	(Ru.)HalPr.	MsTr	Ms	He
		<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	St	RuSt	MgTr	MsKs	ScHe
		<i>Impatiens parviflora</i> DC.	Sil	SilRu (адв.)	MsTr	Ms	ScHe
		<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Ru	Ru	MsTr	Ms	He
		<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Ru	Ru	MsTr	KsMs	He
		<i>Galium aparine</i> L.	Sil	SilRu	MgTr	KsMs	ScHe
		<i>Matricaria chamomilla</i> L.	Pr	Pr	MsTr	KsMs	He
		<i>Phalacrolooma annuum</i> (L.) Dumort.	Ru	Ru	MsTr	MsKs	ScHe
		<i>Carduus acanthoides</i> L.	Sil	StRu	MsTr	KsMs	ScHe
G	Бр.	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	St	RuSt	MsTr	MsKs	ScHe
		<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	St	PrSt	MsTr	KsMs	He
		<i>Poa pratensis</i> L.	Pr	Pr	MsTr	Ms	He
		<i>Sonchus arvensis</i> L.	St	RuSt	MgTr	KsMs	He
		<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	Pr	StPrRu	MsTr	KsMs	ScHe
		<i>Humulus lupulus</i> L.	Sil	Sil	MsTr	HgMs	ScHe
Hel.	Бр.	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Pal	Pal	MsTr	Hg	He

Умовні позначки: ценоморфи – 1 – пріоритетна класифікація; 2 – за В. В. Тарасовим (2005).

ДОДАТОК 4

Видове різноманіття рослинного покриву експериментальних полігонів

Вид рослин	№ полігона																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle		+																		
<i>Ambrosia artemisifolia</i> L.								+				+								
<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski											+		+							
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	+		+	+	+									+	+		+	+	+	+
<i>Ballota nigra</i> L.				+	+								+			+		+	+	
<i>Betula pendula</i> Roth								+								+	+			
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	+														+	+				
<i>Sambucus nigra</i> L.				+										+	+					+
<i>Centaurea diffusa</i> Lam.											+	+								
<i>Convolvulus arvensis</i> L.							+	+		+	+	+	+				+			
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+				+	+				+					+	+	+		+	
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.		+												+			+	+	+	
<i>Polygonum aviculare</i> L.							+													
<i>Geum urbanum</i> L.		+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Pyrus communis</i> L.		+																		
<i>Sisymbrium polymorphum</i> (Murray) Roth							+													
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.				+	+	+							+		+	+				+
<i>Quercus robur</i> L.	+								+								+			
<i>Dactylis glomerata</i> L.				+			+	+		+	+	+	+							
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill (Alsine media L.)																		+	+	
<i>Fragaria viridis</i> (Duch.) Weston																		+		
<i>Solidago canadensis</i> L.	+											+					+			+
<i>Salix alba</i> L.				+							+									
<i>Berteroia incana</i> (L.) DC.							+				+									
<i>Viburnum lantana</i> L.										+										
<i>Viburnum opulus</i> L.								+												
<i>Amoria montana</i> (L.) Sojak								+		+		+								
<i>Trifolium arvense</i> L.											+									
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl							+													
<i>Acer campestre</i> L.			+		+				+								+			
<i>Acer platanoides</i> L.	+	+	+			+		+	+			+			+	+	+	+	+	+

Вид рослин	№ полігона																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.										+			+							
<i>Acer negundo</i> L.	+		+	+	+				+	+		+	+	+		+			+	+
<i>Lepidium ruderales</i> L.										+	+	+	+							
<i>Tragopogon major</i> Jacq.							+				+	+	+							
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.		+						+							+	+			+	
<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara et Grande				+		+		+						+			+	+	+	
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub											+									
<i>Urtica dioica</i> L.				+									+		+					
<i>Frangula alnus</i> Mill.				+																
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.																		+		
<i>Potentilla argentea</i> L.							+				+		+							
<i>Lactuca serriola</i> L.							+	+			+		+				+			
<i>Atriplex micranta</i> C. A. May															+		+			
<i>Tilia cordata</i> Mill.				+		+														
<i>Clematis integrifolia</i> L.																			+	
<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	+	+		+		+		+		+		+	+			+		+	+	
<i>Ranunculus repens</i> L.							+					+								
<i>Medicago romanica</i> Prod.							+				+	+								
<i>Medicago lupulina</i> L.							+					+								
<i>Lotus ucrainicus</i> Klkov							+				+									
<i>Coniza canadensis</i> (L.) Cronq.																+				
<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.										+	+									
<i>Daucus carota</i> L.				+	+	+				+			+	+		+	+		+	
<i>Poa nemoralis</i> L.				+	+					+				+				+	+	
<i>Poa pratensis</i> L.	+									+	+	+								
<i>Poa angustifolia</i> L.								+		+	+		+				+			
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	+		+	+	+	+								+	+	+				+
<i>Festuca valesiaca</i> Goud. s.l.										+	+	+	+							
<i>Festuca rubra</i> L.											+									
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.							+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	
<i>Juglans regia</i> L.			+	+				+					+							+
<i>Carex melanostachya</i> Bieb. ex Willd.				+	+			+			+	+						+	+	
<i>Sonchus oleraceus</i> L.								+		+			+							
<i>Sonchus arvensis</i> L.							+					+								

[illegible]

ДОДАТОК 5

Таксономічне різноманіття і екологічна паспортизація видів ґрунтової макрофауни парку ім. Ю. Гагаріна (м. Дніпро)

Тип	Клас	Ряд	Родина	Вид	Ценомо рфа	Гігромо рфа	Ценотр офомор фа	Топомо рфа	Трофіч на група	Форомо рфа
Annelidae	Oligohaeta	Haplotaxida	Enchytraeidae	<i>Enchytraeidae</i> sp. sp.	Pr	UHg	MsTr	End	SF	A1
			Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Ms	MsTr	End	SF	B4
				<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	B4
				<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	B4
				<i>Dendrobaena veneta</i> (Rosa, 1896)	Sil	Ms	MsTr	Ep	SF	B4
				<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i> (Eisen, 1874)	Pr	Hg	MsTr	Ep	SF	B4
				<i>Eisenia fetida</i> (Savigny, 1826)	Sil	UHg	MgTr	Ep	SF	B4
				<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Sil	Hg	MsTr	Ep	SF	B4
				<i>Lumbricus terrestris</i> Linnaeus, 1758	Sil	Hg	OlgTr	Anec	SF	B4
				<i>Octodrilus transpadanus</i> (Rosa, 1884)	Pr	Ms	MgTr	Anec	SF	B4
				<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	B4
Arthropoda	Arachnida	Aranei	Aranei	<i>Aranea</i> sp. sp.	St	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3
		Opiliones	Phalangiidae	<i>Zacheus lupatus</i> (Eichwald, 1830)	Sil	Ms	MgTr	Ep	ZF	A3
	Chilopoda	Scolopendromorpha	Cryptopidae	<i>Cryptops anomalans</i> Newport 1844	St	Ks	MgTr	End	ZF	A2
		Geophilomorpha	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Anec	ZF	A2
				<i>Pachimerium ferrugineum</i> C.L. Koch	St	Ks	OlgTr	Ep	ZF	A2
		Lithobiomorpha	Lithobiidae	<i>Lithobius (Lithobius) forficatus</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3
				<i>Lithobius (Monotarsobius) curtipes</i> C.L. Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Ep	ZF	A2
		Scolopendromorpha	Cryptopidae	<i>Cryptops hortensis</i> (Donovan 1810)	Sil	Ms	MsTr	End	ZF	A2
	Diplopoda	Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum kievense</i> (Lohmander, 1928)	Sil	Ms	MsTr	Ep	SF	A3
				<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	Pr	Ms	MgTr	Ep	SF	A3
			Polydesmidae	<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3
	Insecta	Coleoptera	Cantharididae	<i>Cantharis (Cantharis) rustica</i> Fallen 1807	St	Ks	MsTr	Ep	ZF	A3
			Carabidae	<i>Amara (Amara) aenea</i> (De Geer 1774)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	A3
				<i>Amara (Curtonotus) aulica</i> (Panzer, 1796)	Sil	Ms	MsTr	Ep	FF	A1
				<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	Pr	Hg	MgTr	Ep	FF	A1
				<i>Amara</i> sp. (larv.)	St	Ks	UMgTr	Ep	ZF	A1
				<i>Anisodactylus (Anisodactylus) nemorivagus</i>	Sil	Ms	MsTr	Ep	FF	A1

Тип	Клас	Ряд	Родина	Вид	Ценомо рфа	Гігромо рфа	Ценотр офомор фа	Топомо рфа	Трофіч на група	Форомо рфа
				(Duftschmid 1812)						
				<i>Badister (Badister) bullatus</i> (Schrank 1798)	St	Ms	MgTr	Ep	ZF	A1
				<i>Badister (Badister) lacertosus</i> Sturm 1815	Sil	UHg	MsTr	Ep	ZF	A1
				<i>Bembidion sp.</i>	Sil	Hg	OlgTr	Ep	ZF	A1
				<i>Brachinus (Brachinus) crepitans</i> (Linnaeus, 1758)	Sil	Ms	MgTr	Ep	ZF	A1
				<i>Calathus (Calathus) fuscipes</i> (Goeze, 1777)	St	Ks	UMgTr	Ep	ZF	A1
				<i>Calathus melanocephalus</i> (Linne 1758)	St	Ks	UMgTr	Ep	ZF	A1
				<i>Calosoma (Calosoma) inquisitor</i> (Linne 1758)	Pr	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3
				<i>Carabidae (larv.)</i>	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3
				<i>Carabus cancelatus</i> Ill.	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3
				<i>Harpalus (Acardystus) flavescens</i> (Piller & Mitterpacher, 1783)	Pr	Ks	MsTr	Ep	FF	A1
				<i>Harpalus (Harpalus) affinis</i> (Schrank 1781)	St	Ks	MsTr	Ep	FF	A1
				<i>Harpalus (Pseudoophonus) griseus</i> Panzer, 1796	St	Ks	UMgTr	Ep	FF	A1
				<i>Harpalus (Pseudoophonus) rufipes</i> (De Geer, 1774)	St	Ks	MgTr	Ep	ZF	A1
				<i>Harpalus serripes</i> (Quensel in Schonherr 1806)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	A1
				<i>Harpalus sp.</i>	St	Ms	MsTr	Ep	FF	A1
				<i>Ophonus (Hesperophonus) azureus</i> (Fabricius 1775)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	A1
				<i>Ophonus (Metophonus) brevicollis</i> (Audinet-Serville 1821)	Sil	Ms	MgTr	Ep	FF	A1
				<i>Ophonus punctatulus</i> Duft.	Sil	UHg	MgTr	Ep	FF	A1
				<i>Ophonus sp.</i>	St	Ms	MsTr	Ep	FF	A1
				<i>Platyderus (Platyderus) rufus</i> (Duftschmid 1812)	St	Ms	MsTr	Ep	ZF	A1
				<i>Pseudoophonus (Pseudoophonus) rufipes</i> (De Geer 1774)	Sil	Hg	MgTr	Ep	FF	A1
				<i>Pterostichus (Morphnosoma) melanarius</i> III.	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3
				<i>Stomis (Stomis) pumicatus</i> (Panzer 1796)	Sil	Ms	MgTr	End	ZF	A1
				<i>Zabrus (Pelor) spinipes</i> (Fabricius 1798)	St	Ks	UMgTr	Ep	FF	A1
				<i>Zabrus (Zabrus) tenebrioides</i> (Goeze 1777)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	A1
			Cerambycidae	<i>Dorcadion carinatum carinatum</i> (Pallas, 1771)	St	Ks	UMgTr	End	FF	B4
				<i>Dorcadion fulvum</i> (Scopoli, 1763)	St	Ks	UMgTr	End	FF	B4
			Cetoniidae	<i>Cetonia aurata</i> (Linnaeus 1761)	Pal	Ms	MsTr	End	SF	B7
			Chrysomelidae	<i>Cassida (Cassida) nebulosa</i> Linnaeus 1758	Pal	Ms	MgTr	End	FF	B7
				<i>Chrysolina fastuosa fastuosa</i> (Scopoli, 1763)	Pr	Ks	MsTr	End	FF	B7
				<i>Chrysomelidae</i>	Sil	Hg	UMgTr	End	FF	B7

Тип	Клас	Ряд	Родина	Вид	Ценом рфа	Гігромо рфа	Ценотр офомор фа	Топомо рфа	Трофіч на група	Форомо рфа
				<i>Clytra (Clytra) quadripunctata</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	MsTr	Ep	FF	B7
			Coccinellidae	<i>Coccinella (Coccinella) septempunctata</i> Linnaeus 1758	Pr	Ks	MsTr	Ep	ZF	B7
			Coleoptera	<i>Coleoptera</i> (im.)	St	Ks	UMgTr	End	FF	B7
			Curculionidae	<i>Curculionidae</i> sp.	St	Ks	OlgTr	End	FF	B7
			Dermestidae	<i>Dermestes (Dermestinus) lanarius</i> Illiger 1801	(порожнь о)	(порожнь о)	(порожнь о)	Ep	ZF	A1
			Elateridae	<i>Athous (Athous) haemorrhoidalis</i> (Fabricius 1801)	Pr	Hg	MgTr	End	ZF	B5
				<i>Elateridae</i> sp. sp.	Pal	Ms	MsTr	End	FF	B5
				<i>Melanotus (Melanotus) brunnipes</i> (Germar 1824)	St	Ks	MsTr	End	ZF	B5
			Scarabaeidae	<i>Amphimallon solstitiale</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	End	FF	B7
				<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7
				<i>Rhizotrogus aestivus</i> (Olivier 1789)	St	Ms	UMgTr	End	FF	B7
				<i>Amphimallon assimile</i> (Herbst 1790)	Sil	Ms	MgTr	End	FF	B7
			Staphilinidae	<i>Anotylus insecatus</i> (Gravenhorst 1806)	Sil	Ms	UMgTr	End	ZF	A2
				<i>Drusilla canaliculata</i> (Fabricius, 1787)	Sil	Ms	UMgTr	Ep	ZF	A2
				<i>Oxyporus (Oxyporus) rufus</i> (Linnaeus 1758)	Pr	Ks	MsTr	End	ZF	A2
				<i>Philonthus intermedius</i> (Boisduval et Lacordaire, 1835)	Sil	Ks	MsTr	End	ZF	A2
				<i>Rugilus</i> sp.	Sil	Ms	UMgTr	End	ZF	A2
				<i>Staphilinus</i> sp.	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2
				<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm 1798	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A1
			Tenebrionidae	<i>Cylindronotus (Nalassus) brevicollis</i> Kuster, 1850	Sil	Ks	UMgTr	End	FF	B6
				<i>Tenebrionidae</i> sp. sp.	St	Ks	UMgTr	End	FF	B6
		Diptera	Stratiomyidae sp. sp.	<i>Stratiomyidae</i> sp. sp.	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2
			Therevidae	<i>Therevidae</i>	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2
		Hymenoptera	Hymenoptera	<i>Formicidae</i> sp. sp.	St	Ms	MgTr	End	ZF	B7
		Lepidoptera	Noctuidae	<i>Lepidoptera</i> sp. sp.	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4
	Malacostraca	Isopoda	Oniscoidae	<i>Armadillidium vulgare</i> (Latreille 1804)	Sil	Ms	MgTr	Ep	SF	A3
			Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3
Mollusca	Gastropoda	Pulmonata	Enidae	<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	A3
			Helicidae	<i>Helix (Helix) albescens</i> Rossmassler 1839	Pal	Ms	MgTr	Ep	FF	A3
		Stylommatophora	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1
			Endodontidae	<i>Discus ruderratus</i> (Hartmann, 1821)	Pal	Hg	UMgTr	Ep	FF	A3
			Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O.F. Muller 1774)	St	Ks	UMgTr	Ep	FF	A3

Тип	Клас	Ряд	Родина	Вид	Ценоморфа	Гігморфа	Центрофоморфа	Топоморфа	Трофічна група	Форморфа
			Gastrodontidae	<i>Zonitoides (Zonitoides) nitidus</i> (O.F. Muller 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A3
			Hygromiidae	<i>Euomphalia strigella</i> (Drap.)	Sil	Ms	MsTr	Ep	FF	A3
			Limacidae	<i>Limax sp.</i>	Sil	Hg	OlgTr	Ep	FF	B4
			Succineidae	<i>Succinea oblonga</i> (Draparnaud 1801)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3
			Valloniidae	<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A1
			Vitrinidae	<i>Vitrina pellucida</i> (Müller, 1774)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3

ДОДАТОК 6

Таксономічна характеристика, чисельність і екоморфічне різноманіття ґрунтової макрофауни

Ряд	Родина	Вид	Ценоморф а	Гігоморф а	Центроф оморфа	Топоморф а	Трофічна група	Форморф а	Чисельність, екз./м ²
Annelidae, Oligochaeta									
Haplotaxida	Lumbricidae	<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	B4	9,12
Arthropoda									
Araneae	Lycosidae	Lycosidae sp.	St	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	9,44
Coleoptera	Byrrhidae	<i>Byrrhus (Byrrhus) pilula</i> (Linnaeus 1758)	St	Ms	MgTr	End	FF	B7	0,80
	Carabidae	<i>Amara</i> sp. (larv.)	St	Ks	UMgTr	Ep	ZF	A1	0,32
		Carabidae (im.)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,96
	Cerambycidae	<i>Dorcadion (Carinatodorcadion)</i> <i>carinatum carinatum</i> (Pallas 1771)	St	Ks	UMgTr	End	FF	B4	1,92
	Cetoniidae	<i>Tropinota (Epicometis) hirta</i> (Poda 1761)	St	Ms	MgTr	End	SF	B7	7,20
	Chrysomelidae	Chrysomelidae	Sil	Ms	UMgTr	End	FF	B7	0,48
	Coleoptera	Coleoptera (im.)	St	Ks	UMgTr	End	FF	B7	0,64
	Curculionidae	<i>Eusomus (Eusomus) ovulum</i> Germar 1824	St	Ms	MgTr	End	FF	B7	8,64
	Dermestidae	<i>Dermestes (Dermestinus)</i> <i>lanarius</i> Illiger 1801	St	Ks	UMgTr	Ep	ZF	A1	0,96
	Tenebrionidae	<i>Opatrum sabulosum</i> (Linnaeus 1761)	St	Ks	MgTr	End	FF	B6	0,80
		<i>Tentyria nomas</i> (Pallas 1781)	St	Ms	MsTr	End	FF	B6	0,16
Diptera	Asilidae	<i>Cyrtopogon lateralis</i> (Fallen 1814)	St	Ks	MsTr	End	ZF	B5	5,76
Hymenoptera	Hymenoptera	Formicidae sp. sp.	St	Ms	MgTr	End	ZF	B7	52,00
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Agrotis</i> sp.	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4	0,16

ДОДАТОК 7

Видовий склад і чисельність ґрунтової макрофауни ділянки № 14

Клас	Родина	Вид	Ценоморфа	Гігроморфа	Центрофморфа	Топоморфа	Трофоморфи	Фороморфи	Щільність, екз./м ²
Oligochaeta	Enchytraeidae	Enchytraeidae	Pr	UHg	MsTr	End	SF	A1	105,90
	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Ms	MsTr	End	SF	B4	262,10
		<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	B4	83,20
		<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	B4	80,61
		<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i> (Eisen, 1874)	Pr	Hg	MsTr	Ep	SF	B4	0,91
		<i>Eisenia fetida</i> (Savigny, 1826)	Sil	UHg	MgTr	Ep	SF	B4	2,13
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Sil	Hg	MsTr	Ep	SF	B4	71,01
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	B4	107,73
Arachnida	Aranei	Aranei	St	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	1,37
Chilopoda	Cryptopidae	<i>Cryptops anomalans</i> Newport 1844	St	Ks	MgTr	End	ZF	A2	0,15
	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Anec	ZF	A2	30,63
	Lithobiidae	<i>Lithobius (Lithobius) forficatus</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	0,15
Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	Pr	Ms	MgTr	Ep	SF	A3	2,44
	Polydesmidae	<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	15,24
Insecta	Carabidae	<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	Pr	Hg	MgTr	Ep	FF	A1	0,30
		<i>Calathus (Calathus) fuscipes</i> (Goeze, 1777)	St	Ks	UMgTr	Ep	ZF	A1	0,91
		Carabidae (larv.)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,61
		<i>Harpalus (Pseudoophonus) griseus</i> Panzer, 1796	St	Ks	UMgTr	Ep	FF	A1	1,52
		<i>Harpalus (Pseudoophonus) rufipes</i> (De Geer, 1774)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	A1	3,35

Клас	Родина	Вид	Ценоморфа	Гігроморфа	Ценотрофо- морфа	Топоморфа	Трофоморф и	Фороморф и	Щільність, екз./м ²
		<i>Stomis (Stomis) pumicatus</i> (Panzer 1796)	Sil	Ms	MgTr	End	ZF	A1	0,30
	Cetoniidae	<i>Cetonia aurata</i> (Linnaeus 1761)	Pal	Ms	MsTr	End	SF	B7	0,15
	Elateridae	<i>Athous (Athous) haemorrhoidalis</i> (Fabricius 1801)	Pr	Hg	MgTr	End	ZF	B5	0,30
		<i>Melanotus (Melanotus) brunnipes</i> (Germar 1824)	St	Ks	MsTr	End	ZF	B5	0,30
	Staphilinidae	<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm 1798	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A1	2,29
	Stratiomyidae	Stratiomyidae	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	5,18
	Noctuidae	Noctuidae	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4	1,83
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	17,22
Gastropoda	Enidae	<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	A3	1,52
	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1	29,10
	Endodontidae	<i>Discus ruders</i> (Hartmann, 1821)	Pal	Hg	UMgTr	Ep	FF	A3	119,47
	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O.F. Muller 1774)	St	Ks	UMgTr	Ep	FF	A3	48,00
	Limacidae	<i>Limax</i> sp.	Sil	Hg	OlgTr	Ep	FF	B4	0,46
	Succineidae	<i>Succinea oblonga</i> (Draparnaud 1801)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	1,22
	Valloniidae	<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A1	1,83
	Vitrinidae	<i>Vitrina pellucida</i> (Müller, 1774)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	4,57

Примітки: St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільвантти; Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, UHg – ультрагігрофіли; MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; топоморфи: End – ендегейні. Ep – епігейні, Anes – норники; фороморфи: A – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщинуватості ґрунту; 2 – розміри тіла порівнянні із тріщинуватістю; C – розміри тіла більше порожнин у підстильці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без зміни товщини тіла; 6 – риття нір з допомогою кінцівок; 7 – C-подібна форма тіла; трофоморфи: SF – сапрофаги; FF – фітофаги; ZF – зоофаги

ДОДАТОК 8

Видовий склад і чисельність ґрунтової макрофауни ділянки № 12

Клас	Родина	Вид	Ценоморфа	Гіроморфа	Ценопроф морфа	Топоморфа	Трофомор фи	Форморф и	Щільність, екз/м ²
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Ms	MsTr	End	SF	B4	28,95
		<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	B4	1,98
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Sil	Hg	MsTr	Ep	SF	B4	6,10
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	B4	0,76
Arachnida	Aranei	<i>Aranea</i> sp. sp.	St	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	0,76
	Phalangidae	<i>Zacheus lupatus</i> (Eichwald, 1830)	St	Ks	MsTr	Ep	ZF	A3	0,30
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Anec	ZF	A2	4,27
Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	Pr	Ms	MgTr	Ep	SF	A3	0,15
	Polydesmidae	<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	1,07
Insecta	Cantharididae	<i>Cantharis (Cantharis) rustica</i> Fallen 1807	St	Ks	MsTr	Ep	ZF	A3	0,15
	Carabidae	<i>Bembidion</i> sp.	Sil	Hg	OlgTr	Ep	ZF	A1	0,30
		<i>Carabidae</i> (larv.)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,46
		<i>Harpalus</i> sp.	St	Ms	MsTr	Ep	FF	A1	0,30
	Cerambycidae	<i>Dorcadion fulvum</i> (Scopoli, 1763)	St	Ks	UMgTr	End	FF	B4	0,15
	Coccinellidae	<i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus 1758	Pr	Ks	MsTr	Ep	ZF	B7	0,15
	Dermestidae	<i>Dermestes (Dermestinus) lanarius</i> Illiger 1801	St	Ks	UMgTr	Ep	ZF	A1	0,15
	Elateridae	<i>Elateridae</i> sp. sp.	Pal	Ms	MsTr	End	FF	B5	0,15
	Scarabaeidae	<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	0,61
		<i>Rhizotrogus aestivus</i> (Olivier 1789)	St	Ms	UMgTr	End	FF	B7	0,15
	Staphilinidae	<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm 1798	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A1	0,15
	Noctuidae	<i>Lepidoptera</i> sp. sp.	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4	0,76
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	4,11
Gastropoda	Enidae	<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	A3	0,15
	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1	0,15
	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O.F. Muller 1774)	St	Ks	UMgTr	Ep	FF	A3	2,90
	Gastrodontidae	<i>Zonitoides (Zonitoides) nitidus</i> (O.F. Muller 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A3	0,46
	Limacidae	<i>Limax</i> sp.	Sil	Hg	OlgTr	Ep	FF	B4	0,76

Примітки: см. табл. 1

ДОДАТОК 9

Видовий склад і чисельність ґрунтової макрофауни ділянки № 17

Клас	Родина	Вид	Ценоморф а	Гігроморф а	Ценотроф оморфа	Топоморф а	Трофомор фи	Фороморф и	Щільність , екз./м ²
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Ms	MsTr	End	SF	B4	340,42
		<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	B4	98,59
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Sil	Hg	MsTr	Ep	SF	B4	125,71
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	B4	4,27
Arachnida	Aranei	<i>Aranea</i> sp. sp.	St	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	1,37
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Anec	ZF	A2	2,13
Diplopoda	Polydesmida e	<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	0,76
Insecta	Carabidae	<i>Badister (Badister) bullatus</i> (Schrank 1798)	St	Ms	MgTr	Ep	ZF	A1	0,15
		Carabidae (larv.)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,46
		<i>Harpalus (Pseudophonus) rufipes</i> (De Geer, 1774)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	A1	1,07
		<i>Pterostichus (Morphnosoma) melanarius</i> Ill.	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3	0,15
	Elateridae	<i>Athous (Athous) haemorrhoidalis</i> (Fabricius 1801)	Pr	Hg	MgTr	End	ZF	B5	1,07
	Scarabaeidae	<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	1,52
	Staphilinidae	<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm 1798	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A1	0,30
	Stratiomyida e	Stratiomyidae	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	0,61
Malacostr aca	Noctuidae	Lepidoptera	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4	0,91
	Trachelipodi dae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	1,52
Gastropod a	Cochlicopida e	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1	19,50
	Endodontida e	<i>Discus ruders</i> (Hartmann, 1821)	Pal	Hg	UMgTr	Ep	FF	A3	3,66
	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O.F. Muller 1774)	St	Ks	UMgTr	Ep	FF	A3	2,44
	Succineidae	<i>Succinea oblonga</i> (Draparnaud 1801)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	1,37
	Valloniidae	<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A1	0,46
	Vitrinidae	<i>Vitrina pellucida</i> (Müller, 1774)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	3,20

Примітки: см. табл. 1

ДОДАТОК 10

Видовий склад і чисельність ґрунтової макрофауни ділянки № 5

Клас	Родина	Вид	Ценоморф а	Гігроморф а	Ценотрофоморф а	Топоморф а	Трофоморф и	Щільність, екз./м ²
Tun Annelidae								
Oligohaeta	Lumbricidae	Aporrectodea caliginosa trapezoides (Duges, 1828)	Pr	Hg	MsTr	End	SF	42,82
		A. rosea rosea (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	31,54
		Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	46,63
		Octodrilus transpadanus (Rosa, 1884)	St	Hg	MgTr	Anec	SF	23,92
		Octolasion lacteum (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	4,57
Tun Arthropoda								
Arachnida	Aranei	Aranea spp.	St	Ks	MsTr	Ep	ZF	1,37
Chilopoda	Geophilidae	Geophilus proximus C.L.Koch, 1847	St	Ms	MsTr	Anec	ZF	5,49
Insecta	Carabidae	Badister bullatus (Schrank, 1798)	Sil	Ks	UMgTr	Ep	ZF	1,07
	Elateridae	Athous haemorrhoidalis (Fabricius, 1801) (larv.)	Pr	Ms	MsTr	End	ZF	0,61
	Noctuidae	Lepidoptera spp. (larv.).	St	Ms	MsTr	End	FF	1,07
	Scarabaeidae	Amphimallon assimilis (Herbst, 1790) (larv.)	Sil	Ms	MgTr	End	FF	1,07
	Staphilinidae	Staphylinus caesareus Cederhjelm 1798	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	0,46
Malacostraca	Trachelipodidae	Trachelipus rathkii (Brandt, 1833)	Pr	UHg	MgTr	Ep	SF	1,07

Примітки: см. табл. 1.

ДОДАТОК 11

Видовий склад і чисельність ґрунтової макрофауни ділянки № 11

Клас	Родина	Вид	Ценомор фа	Гігромор фа	Ценогро фоморфа	Топомор фа	Форомор фи	Трофомо рфи	Щільніст ь, екз./м ²
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Ms	MsTr	End	B4	SF	22,55
		<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	B4	SF	4,42
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Sil	Hg	MsTr	Ep	B4	SF	0,15
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	B4	SF	3,66
Arachnida	Aranei	Aranei	St	Ms	MsTr	Ep	A3	ZF	1,52
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Anec	A2	ZF	0,46
		<i>Pachimerium ferrugineum</i> C.L. Koch	St	Ks	OlgTr	Ep	A2	ZF	0,15
Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	Pr	Ms	MgTr	Ep	A3	SF	2,29
Insecta	Carabidae	<i>Amara (Amara) aenea</i> (De Geer 1774)	St	Ks	MgTr	Ep	A3	FF	0,76
		Carabidae (larv.)	St	Ms	OlgTr	Ep	A3	ZF	0,76
		<i>Harpalus (Harpalus) affinis</i> (Schrank 1781)	St	Ks	MsTr	Ep	A1	FF	2,59
		<i>Ophonus (Hesperophonus) azureus</i> (Fabricius 1775)	St	Ks	MgTr	Ep	A1	FF	0,30
		<i>Pseudoophonus rufipes</i> (De Geer 1774)	Sil	Hg	MgTr	Ep	A1	FF	0,15
	Cerambycidae	<i>Dorcadion carinatum carinatum</i> (Pallas, 1771)	St	Ks	UMgTr	End	B4	FF	0,30
	Chrysomelidae	<i>Clytra (Clytra) quadripunctata</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	MsTr	Ep	B7	FF	1,22
	Scarabaeidae	<i>Amphimallon solstitiale</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	End	B7	FF	0,30
	Hymenoptera	Scoliidae	St	Ks	UMgTr	End	B4	SF	0,30
	Noctuidae	Lepidoptera	Sil	Ks	MsTr	End	B4	FF	0,30
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MsTr	Ep	A3	SF	0,15
Gastropoda	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	A1	FF	0,91
	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O.F. Muller 1774)	St	Ks	UMgTr	Ep	A3	FF	2,59
	Gastrodontidae	<i>Zonitoides (Zonitoides) nitidus</i> (O.F. Muller 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	A3	FF	0,30

Примітки: см. табл. 1

ДОДАТОК 12
Видовий склад і чисельність ґрунтової макрофауни ділянки № 20

Клас	Родина	Вид	Ценомор	Гіромор	Центро	Топомор	Трофомо	Форомор	Щільніс
Oligochaeta	Enchytraeidae	Enchytraeidae	Pr	UHg	MsTr	End	SF	A1	16,61
	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges,	Pr	Ms	MsTr	End	SF	B4	194,74
		<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	B4	52,27
		<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	B4	5,64
		<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i> (Eisen, 1874)	Pr	Hg	MsTr	Ep	SF	B4	1,22
		<i>Eisenia fetida</i> (Savigny, 1826)	Sil	UHg	MgTr	Ep	SF	B4	2,74
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Sil	Hg	MsTr	Ep	SF	B4	58,06
		<i>Lumbricus terrestris</i> Linnaeus, 1758	Sil	Hg	OlgTr	Anec	SF	B4	17,22
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	B4	9,90
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Anec	ZF	A2	11,28
	Lithobiidae	<i>Lithobius (Lithobius) forficatus</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	0,15
	Cryptopidae	<i>Cryptops hortensis</i> (Donovan 1810)	Sil	Ms	MsTr	End	ZF	A2	0,15
Insecta	Carabidae	Bembidion sp.	Sil	Hg	OlgTr	Ep	ZF	A1	0,15
		<i>Harpalus (Pseudoophonus) griseus</i> Panzer, 1796	St	Ks	UMgTr	Ep	FF	A1	0,30
	Cetoniidae	<i>Cetonia aurata</i> (Linnaeus 1761)	Pal	Ms	MsTr	End	SF	B7	0,30
	Elateridae	<i>Athous (Athous) haemorrhoidalis</i> (Fabricius	Pr	Hg	MgTr	End	ZF	B5	3,05
		<i>Melanotus (Melanotus) brunnipes</i> (Germar 1824)	St	Ks	MsTr	End	ZF	B5	1,98
	Scarabaeidae	<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	0,15
	Staphilinidae	<i>Anotylus insecatus</i> (Gravenhorst 1806)	Sil	Ms	UMgTr	End	ZF	A2	0,15
		<i>Drusilla canaliculata</i> (Fabricius, 1787)	Sil	Ms	UMgTr	Ep	ZF	A2	0,15
		<i>Oxyporus (Oxyporus) rufus</i> (Linnaeus 1758)	Pr	Ks	MsTr	End	ZF	A2	0,15
		Rugilus sp.	Sil	Ms	UMgTr	End	ZF	A2	0,15
		<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm 1798	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A1	4,72
	Stratiomyidae	Stratiomyidae	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	4,88
	Noctuidae	Noctuidae	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4	3,66
Gastropoda	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1	32,76
	Endodontidae	<i>Discus ruderatus</i> (Hartmann, 1821)	Pal	Hg	UMgTr	Ep	FF	A3	319,70
	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O.F. Muller 1774)	St	Ks	UMgTr	Ep	FF	A3	4,72
	Limacidae	Limax sp.	Sil	Hg	OlgTr	Ep	FF	B4	1,22
	Succineidae	<i>Succinea oblonga</i> (Draparnaud 1801)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	0,15
	Valloniidae	<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A1	3,81
	Vitrinidae	<i>Vitrina pellucida</i> (Müller, 1774)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	5,03

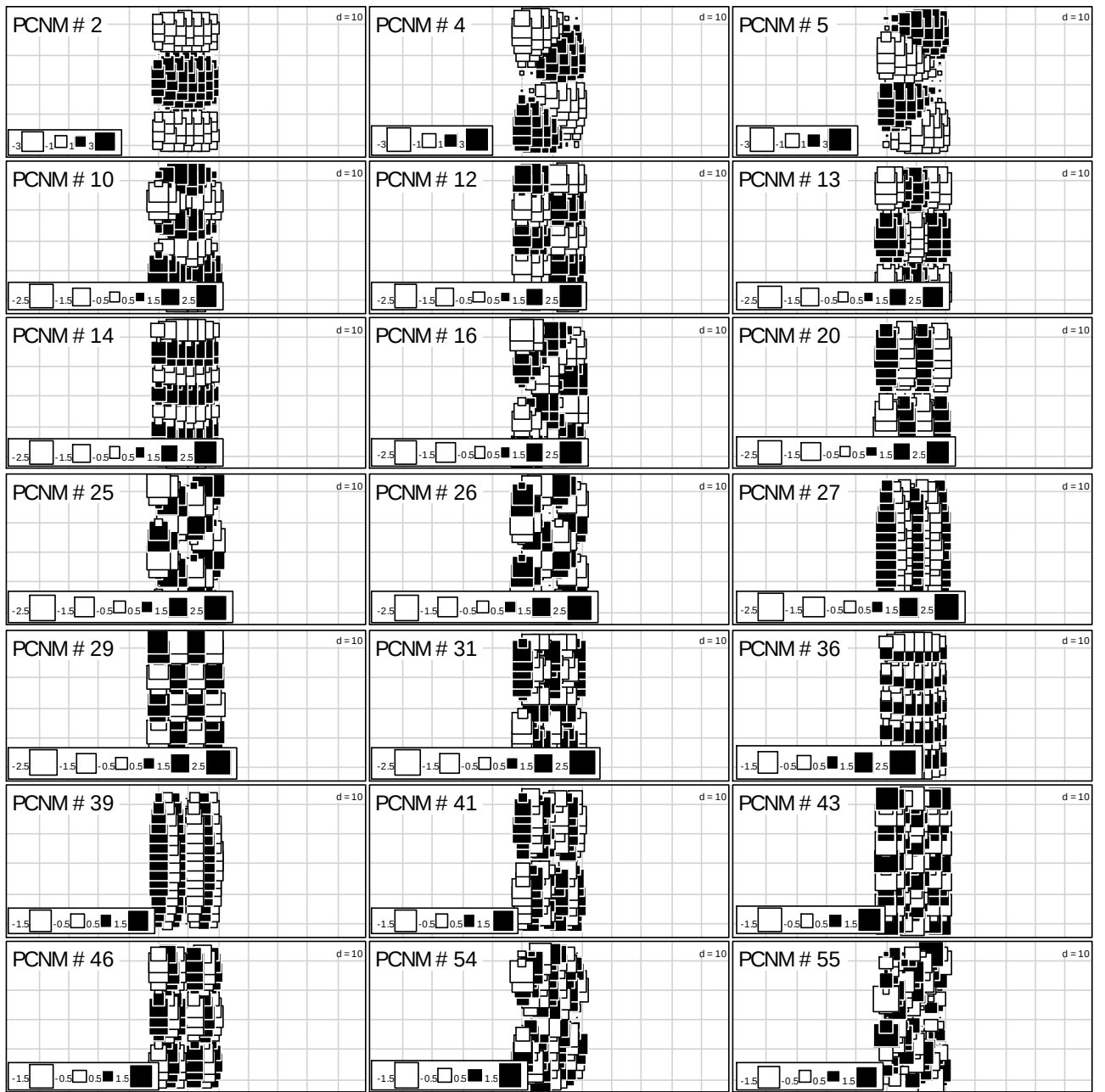


Рис. 1. Просторове розміщення значень PCNM-змінних.

ДОДАТОК 14

Видовий склад, чисельність (*L-таблиця*) і екоморфи (*Q-таблиця*) ґрунтової макрофауни

Клас	Ряд	Родина	Вид	Cen	Hyhr	CenTr	Top	Tr	Phor	Ab	Довірчий інтервал	
											–95 %	+ 95 %
Tun Annelidae												
Oligohaeta	Haplotaxida	Enchytraeidae	Enchytraeidae sp. sp.	Pr	UHG	MsTr	End	SF	A1	92,50±6,39	80,36	105,45
		Lumbricidae	Aporrectodea caliginosa trapezoides (Duges, 1828)	Pr	Ms	MsTr	End	SF	B4	43,73±3,94	35,90	51,50
			Aporrectodea rosea rosea (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	B4	24,69±3,52	18,29	32,00
			Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)	Pr	UHG	MsTr	Ep	SF	B4	3,96±0,95	2,44	6,25
			Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen, 1874)	Pr	Hg	MsTr	Ep	SF	B4	0,76±0,65	0,00	3,20
			Eiseniella tetraedra tetraedra (Savigny, 1826)	Pal	UHG	MgTr	Ep	SF	B4	0,15±0,15	0,00	0,46
			Octodrilus transpadanus (Rosa, 1884)	Pr	Ms	MgTr	Anec	SF	B4	22,86±2,73	17,68	28,34
Tun Arthropoda												
Arachnida	Araneae	Lycosidae	Lycosidae sp.	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3	4,42±0,98	2,59	6,55
Chilopoda	Geophilomorpha	Geophilidae	Geophilus proximus C.L.Koch 1847	Pr	Ms	MsTr	Anec	ZF	A2	12,80±1,62	9,75	16,15
			Geophilus flavus (De Geer 1778)	Sil	Hg	MgTr	End	ZF	A2	3,05±0,88	1,52	5,03
			Pachymerium ferrugineum (C.L.Koch 1835)	St	Ks	OlgTr	Ep	ZF	A2	0,15±0,15	0,00	0,46
	Lithobiomorpha	Lithobiidae	Lithobius (Monotarsobius) aeruginosus L. Koch 1862	Pr	UHG	MsTr	Ep	ZF	A1	0,91±0,43	0,15	1,90
			Lithobius (Monotarsobius) curtipes C.L. Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Ep	ZF	A2	7,62±1,11	5,49	9,90
Diplopoda	Julida	Julidae	Brachyiulus jawlowskii Lohmander 1928	St	Ms	MsTr	Ep	SF	A3	0,15±0,15	0,00	0,46
Insecta	Coleoptera	Cantharidae	Malthodes (Malthodes) marginatus (Latreille 1806)	Sil	Ms	MsTr	End	ZF	A3	0,30±0,21	0,00	0,76
		Carabidae	Carabidae (im.)	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3	10,06±1,73	6,86	13,87
			Carabus sp.	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3	0,61±0,30	0,15	1,22

Клас	Ряд	Родина	Вид	Cen	Hyhr	CenTr	Top	Tr	Phor	Ab	Довірчий інтервал	
											-95 %	+ 95 %
		Chrysomelidae	Chrysomelidae	Sil	Hg	UMgTr	End	FF	B7	1,98±0,70	0,91	3,66
		Curculionidae	<i>Otiorrhynchus sp.</i>	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	4,27±0,98	2,44	6,40
		Elateridae	<i>Agrypnus murinus</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Ks	MsTr	End	ZF	B5	0,61±0,30	0,15	1,22
			<i>Athous (Athous) haemorrhoidalis</i> (Fabricius 1801)	Pr	Hg	MgTr	End	ZF	B5	17,07±2,05	13,10	21,18
			Elateridae sp. sp.	Pal	Ms	MsTr	End	FF	B5	0,15±0,15	0,00	0,46
		Silphidae	<i>Silpha carinata</i> Herbst 1783	Pal	UHg	MgTr	Ep	SF	A3	0,15±0,15	0,00	0,46
		Staphylinidae	Staphylininae sp. sp.	Pr	Hg	OlgTr	End	ZF	A1	1,83±0,50	0,91	2,90
		Tenebrionidae	<i>Isomira murina</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	End	FF	B6	0,30±0,21	0,00	0,76
			<i>Helops coeruleus</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Hg	OlgTr	End	FF	B6	1,68±0,48	0,76	2,59
		Melolonthidae	<i>Amphimallon solstitiale</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	End	FF	B7	0,15±0,15	0,00	0,46
			<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	1,68±0,48	0,76	2,59
			<i>Amphimallon assimile</i> (Herbst 1790)	Sil	Ms	MgTr	End	FF	B7	0,15±0,15	0,00	0,46
	Dermaptera	Forficulidae	<i>Forficula auricularia</i> Linnaeus 1758	Pr	Ms	MsTr	Ep	SF	A3	1,83±0,74	0,61	3,66
	Diptera	Therevidae	<i>Thereva sp.</i>	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	20,72±2,00	16,91	24,69
		Asilidae	<i>Cyrtopogon lateralis</i> (Fallen 1814)	St	Ks	MsTr	End	ZF	B5	0,30±0,22	0,00	0,76
		Diptera	Diptera	Sil	Ms	MsTr	Ep	SF	B4	4,88±1,52	2,44	8,53
		Dolichopodidae	<i>Dolichopus sp.</i>	St	Ks	UMgTr	End	ZF	B5	0,30±0,21	0,00	0,76
		Rhagionidae	<i>Rhagio sp.</i>	Sil	Ms	OlgTr	End	ZF	A1	2,13±0,60	1,07	3,35
		Stratiomyidae	<i>Stratiomys sp.</i>	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	0,76±0,39	0,15	1,68
		Tipulidae	<i>Tipula sp.</i>	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	B4	0,30±0,21	0,00	0,76
	Lepidoptera	Noctuidae	<i>Agrotis sp.</i>	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4	1,98±0,50	1,07	2,90
Malacostraca	Isopoda	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	4,42±0,69	3,05	5,64
Tun Mollusca												
Gastropoda	Pulmonata	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (O.F. Muller 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1	1,52±0,46	0,76	2,44
		Succineidae	<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	1,22±0,41	0,46	2,04

Клас	Ряд	Родина	Вид	Cen	Hyhr	CenTr	Top	Tr	Phor	Ab	Довірчий інтервал	
											-95 %	+ 95 %
			1801)									
		Valloniidae	<i>Vallonia pulchella</i> (O.F. Muller 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A1	1,68±0,47	0,76	2,59
		Vitrinidae	<i>Vitrina pellucida</i> (O.F. Muller 1774)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	1,52±0,47	0,61	2,44
		Oxychilidae	<i>Aegopinella pura</i> (Alder 1830)	Pr	Ms	OlgTr	Ep	FF	A3	2,13±0,53	1,07	3,20
		Patulidae	<i>Discus (Discus) ruderatus</i> (W. Hartmann 1821)	Pal	Hg	UMgTr	Ep	FF	A3	0,15±0,16	0,00	0,46

Примітки: Cen – Ценоморфи: St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільвантти; Hyg – гігроморфи: Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, UHg – ультрагігрофіли; TrCen – трофоценоморфи: MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; Tr – топоморфи: End – ендегейні. Ep – епігейні, Apes – норники; Ph – фороморфи: A – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менше тріщинуватості ґрунту; 2 – розміри тіла порівнянні із тріщинуватістю; 3 – розміри тіла більше порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без виміру товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С–подібна форма тіла; Tr – трофоморфи: SF – сапрофаги; FF – фітофаги; ZF – зоофаги

ДОДАТОК 15

Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни (*R-таблиця*)

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %	Кореляція з RLQ осями (тільки достовірні r на рівні $p < 0,05$)		
		– 95 %	+ 95%		1	2	3
Твердість (у МПа) на глибині							
0–5 см	1,03	0,99	1,07	19,33	–	–	0,24
5–10 см	1,24	1,19	1,28	17,66	–	–0,28	0,19
10–15 см	1,37	1,31	1,43	22,45	–	–0,39	0,28
15–20 см	1,40	1,33	1,47	25,82	–	–0,48	–
20–25 см	1,46	1,38	1,54	28,60	–	–0,53	–0,31
25–30 см	1,49	1,40	1,58	32,28	–	–0,56	–0,49
30–35 см	1,56	1,48	1,63	25,86	–	–0,62	–0,50
35–40 см	1,64	1,55	1,72	26,87	–	–0,65	–0,50
40–45 см	1,86	1,76	1,96	28,21	–0,22	–0,60	–0,41
45–50 см	2,07	1,96	2,18	27,81	–0,30	–0,52	–0,37
50–55 см	2,25	2,15	2,36	23,61	–0,56	–0,18	–
55–60 см	2,57	2,44	2,70	26,11	–0,69	–	–
60–65 см	2,84	2,69	2,99	26,87	–0,75	–	–
65–70 см	3,17	3,01	3,33	26,38	–0,81	–0,40	–
70–75 см	3,35	3,19	3,51	25,29	–0,87	–0,42	–
75–80 см	3,45	3,27	3,62	25,87	–0,89	–0,45	–
80–85 см	3,63	3,45	3,82	25,75	–0,85	–0,52	–
85–90 см	3,76	3,57	3,95	25,74	–0,84	–0,50	–
90–95 см	3,90	3,73	4,08	22,89	–0,82	–0,48	–
95–100 см	3,98	3,82	4,15	21,47	–0,81	–0,44	–
Агрегатна структура, %							
>10 мм	11,06	10,03	12,10	48,22	–	–	–0,22
7–10 мм	9,46	9,00	9,92	25,07	–	–	–0,16
5–7 мм	9,14	8,75	9,53	21,99	–	0,34	–
3–5 мм	12,47	12,01	12,94	19,26	–	0,24	–
2–3 мм	19,92	18,64	21,21	33,34	–0,26	–	0,35
1–2 мм	28,61	27,05	30,16	28,07	–	–	0,19

0,5–1 мм	1,17	1,08	1,27	42,38	–	–0,28	–0,39
0,25–0,5 мм	4,90	4,26	5,55	68,18	0,25	–	–0,48
<0,25 мм	3,39	2,90	3,88	74,55	0,28	–	–0,36
<i>Едафічні характеристики</i>							
Частка коренів, в % (Roots)	0,97	0,79	1,15	95,65	–0,16	–	0,46
Електропровідність ґрунту, дСм/м (EC)	0,30	0,28	0,31	24,80	–0,27	0,42	–0,18
Температура шару ґрунту 5–7 см, °C	7,34	7,25	7,43	6,55	–	0,21	–0,16
Потужність підстилки, см	4,03	3,84	4,22	24,41	0,47	–	–0,20
Вологість ґрунту, %	6,16	5,28	7,03	73,46	–	0,23	0,33
Щільність ґрунтів, см ³ /г	1,19	1,16	1,22	13,06	0,25	–	–0,45
<i>Фітоіндикаційні шкали Д. М. Циганова</i>							
Tm	10,26	10,24	10,29	1,12	–	–0,28	–
Kn	9,94	9,91	9,98	1,78	–	–	–
Om	7,67	7,64	7,69	1,71	–0,23	–0,18	–
Cr	10,37	10,35	10,38	0,81	0,14	–0,17	–
Hd	12,07	12,05	12,10	1,05	–	0,35	–0,22
Tr	7,10	7,07	7,12	1,61	–	–	0,19
Nt	10,80	10,78	10,82	0,84	–	0,22	–
Rc	9,36	9,34	9,38	1,05	–	–	–
Lc	2,17	2,14	2,20	6,48	–0,34	–	–
<i>Екоморфи рослин О. Л. Бельгарда</i>							
Трофоморфи (Troph_B)	2,38	2,32	2,43	11,15	0,19	–	0,14
Гігроморфи (Hygr_B)	3,25	3,17	3,34	13,39	–	–	–0,27
Геліоморфи (Hel_B)	2,97	2,95	2,99	3,27	–	–	–
Сильвантти, % (Sil)	0,87	0,84	0,90	16,58	–0,30	–0,19	–
<i>Життєві форми за Раункієром (частка в проективному покритті)</i>							
Фанерофити (Ph)	0,53	0,48	0,58	45,06	–0,33	–0,22	0,23
Низькі дерева, високі кущі (nPh)	0,16	0,14	0,18	68,41	–	–	–0,16
Гемикриптофити (HKr)	0,08	0,06	0,09	89,53	–	–	–0,20
Теріофити (T)	0,18	0,15	0,22	101,78	0,34	0,26	–
Геофіт (G)	0,06	0,04	0,07	115,19	–	–	–0,17

Список публікацій здобувача

1. 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. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
2. Андрищенко, А. Ю., Жуков, А. В., **Кунах, О. Н.** (2017). Отображение особенностей экологической ниши лебедя-шипуна, *Cygnus olor* (Anseriformes, Anatidae), на зимовках в водно-болотных угодьях Сиваша. Vestnik zoologii. Supplement. 34. 9–13. **Scopus** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
3. Балюк Ю.А. Адаптивная стратегия отбора проб для оценки пространственной организации сообществ почвенных животных урбанизированных территорий на различных иерархических уровнях / Ю. А. Балюк, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков, Г. А. Задорожная, Д. С. Ганжа // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. – 2014. – № 4 (3). – С. 8–33. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
4. Бондарь Г. А., Задорожная Г. А., **Кунах О. Н.**, Жуков А. В. ГИС–анализ экологической структуры растительности дерново–литогенных почв на лессовидных суглинках // Відновлення порушених природних екосистем: Матер. IV міжнар. наук. конф. (м. Донецьк, 18–21 жовтня 2011 р.) – Донецьк, 2011. – С. 56–60. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання*

літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

5. Волкова Е. Н., Чорная В. И., Шульгина А. Е., **Кунах О. Н.** Геостатистический анализ электропроводности почвы в парке им. Ю. Гагарина (г. Днепропетровск) // Регіональні екологічні проблеми. Матер. IV Між народ. наук. конф. – Одеса: ОДЕКУ. – 2011– С. 30–32. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
6. Ганжа Д. С. Экоморфическая организация чернокленовников в псаммофильной степи на арене р. Днепр / Д. С. Ганжа, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков, В. А. Новикова // Питання степового лісознавства та лісової рекультиваци земель. – Д. – 2015, вип. 44. – 110–126. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
7. Кунах О. М. Просторова екологія ґрунтових безхребетних. Матеріали наукової конференції за підсумками науково-дослідної роботи Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара за 2016 рік. – Дніпропетровськ, 2017. С. 131.
8. Диченко О. Ю. Просторова агроекологія як основа прогнозу чисельності шкідників / О. Ю. Диченко, П. В. Писаренко, **О. М. Кунах**, О. В. Жуков. Навчальний посібник. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – 139 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.1014.4485 *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків)*
9. Жуков А. В. Иерархическая организация экологического разнообразия растительности техноземов / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Г. А. Задорожная, Е. В. Андрусевич // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2013. – Т. 9, № 4. – С. 37–47. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

10. Жуков А. В. Фодересфера слепышей (*Spalax microphthalmus*) / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Т. П. Коновалова // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2010. – Вып. 10, № 1–С. 105–123. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
11. Жуков А. В. Ландшафтная экология как основа пространственного анализа продуктивности агроценозов / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Г. А. Задорожная, Е. В. Андруевич // Екологія та ноосферологія. 2013. – Т. 24, № 1–2. – С. 68–80. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
12. Жуков А. В. Ландшафтный аспект экологической ниши слепышей / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Т. М. Коновалова // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2011. – № 3. – С. 13–27. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
13. Жуков А. В. Педотурбационная активность слепышей (*Spalax microphthalmus*) как фактор пространственной организации пауков (Aranei) / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Е. В. Прокопенко, Т. М. Коновалова // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 2. – С. 28–35. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
14. Жуков А. В. Пространственная организация сообщества мезопедобионтов городской почвы [Текст] / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Ю. А. Балюк // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2015. – Т. XXIII, вып. 1. – С. 46–57. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

15. Жуков А. В. Пространственное размещение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) и твёрдость почвы / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Т. М. Коновалова // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 1. – С. 3–15. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
16. Жуков А. В. Твёрдость дерново–литогенных почв на лессовидных суглинках / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах** // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 1. – С. 63–69. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
17. Жуков А. В. Фракционирование пространственной вариации сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины / А. В. Жуков, А. Д. Штирц, Г. А. Задорожная, **О. Н. Кунах** // Проблемы екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № 1 (13). – 87–105. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
18. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и организация животного населения байрака Яцев Яр/ А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 51–59. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
19. Жуков А. В. Экоморфическая организация сообществ мезопедобионтов дубняка со свежим разнотравьем на арене р. Днепр / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, В. А. Новикова // Известия Харьковского энтомологического общества – 2015. – Т. XXIII, вып. 2. – С. 39–53. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

20. Жуков А. В., **Кунах О. Н.** Геостатистический анализ электрической проводимости техноземов на экспериментальном участке рекультивации земель ДГАУ (г. Орджоникидзе) // Сучасний стан та проблеми розвитку сільськогосподарських меліорацій – Матеріал. міжнарод. науково–практичної конференції. – Дніпропетровськ, ДДАУ, 2010. – С. 105–107. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
21. Жуков А. В., **Кунах О. Н.**, Волошина Н. В., Андрусевиц Е. В. Экологическое разнообразие растительности техноземов // Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 31–41. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
22. Жуков А. В., Сумароков А. Н., **Кунах О. Н.**, Прокопенко Е. В. Разнообразие почвенной мезофауны на экспериментальном участке рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью // Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 144–149. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
23. Жуков О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, **О. М. Кунах.** – Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
24. Жуков О. В. Екологічна структура угруповань павуків урочища Круглик / О. В. Жуков, **О. М. Кунах**, Ю. О. Балюк, О. В. Прокопенко // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. –

Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 150–152. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

25. Жуков О. В. Оцінка варіювання у просторі та часі рослинного покриву засобами дистанційного зондування Землі / О. В. Жуков, П. В. Писаренко, **О. М. Кунах**, О. Ю. Диченко // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2015. – №2 (36). – С. 105–112. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

26. Жуков О. В. Просторове варіювання екоморфічної 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. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

27. Жуков О. В. Розвиток ґрунтово-зоологічних досліджень у Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара / О. В. Жуков, **О. М. Кунах**, Т. М. Коломбар // Біогеоценологічні дослідження лісів степової зони України : колективна монографія. – Під ред. А. П. Травлеєва. – Дніпро : Вид-во «Свідлер А.Л.», 2016. – С. 35–53. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

28. Жуков О. В. Роль ландшафтного різноманіття в динаміці чисельності популяцій шкідників сільського господарства / О. В. Жуков, **О. М. Кунах** // Zoocenosis–2015. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems. The VIII International Conference. Ukraine, Dnipropetrovsk, DNU, 21–23.12.2015. – С. 159–163. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання*

літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

29. Задорожная Г. А. Пространственная организация дерново–литогенных почв на красно–бурых глинах / Г. А. Задорожная, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Проблемы екології та охорони природи техногенного регіону. – 2012. – № 1 (12). – С. 226–237. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

30. Крамаренко С.С. Анализ паттернов пространственной организации популяций наземных моллюсков: подход с использованием методов геостатистики / С.С. Крамаренко, **О.Н. Кунах**, А.В. Жуков, Е.В. Андрусевич // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. – 2014, вып. 18. – С. 5–40. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

31. **Кунах О. М.** Геоморфологічні екогеографічні змінні, які визначають особливості екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca* L.) / О. М. Кунах, О. С. Папка // Біологічний вісник МДПУ. – 2016. – №1. – С. 243–275. **Web of Science Core Collection** *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

32. **Кунах О. М.** Динаміка угруповань ґрунтових тварин с позицій теорії нейтрального розмаїття / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – Донецьк: ДонНУ. – 2007. – Вип. 7. – С. 100–105. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

33. **Кунах О. М.** Екологічна структура угруповань павуків заплави р. Самара / О. М. Кунах, О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ:

Ліра, 2009. – С. 160–162. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

34. **Кунах О. М.** Морфологія дощових черв'яків (Lumbricidae) / О. М. Кунах, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов – Д.: ФОП Дрига Т. В., 2010. – 52 с. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків*)

35. **Кунах О. М.,** Гассо В. Я. Моніторинг навколишнього середовища. – Д. : РВВ ДНУ, 2008. – 52 с. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків*)

36. **Кунах О. М.,** Жуков О. В. Екологічна та географічна компоненти мінливості форми головної капсули мокриці *Trachelipus rathkei* // Тези VI Міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Д.: ДНУ. – 2011. – С. 191–192. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

37. **Кунах О. М.,** Жуков О. В. Міра гігрофільності й гігроморфи ґрунтових тварин // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. – Матер. міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 227–228. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

38. **Кунах О. М.,** Пахомов О. Є. Основи екології людини: нав. посібник. – Д.: РВВ ДНУ, 2009. – 128 с. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків*)

39. **Кунах О. М.,** Шилкіна О. І. Алометрична залежність між довжиною та масою тіла дощових черв'яків // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. – матер. міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 228–230. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та*

опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

40. **Кунах О. М.**, Шилкіна О. І. Стан угруповань дощових черв'яків в умовах урбанізації // Проблеми екології та екологічної освіти. – Мат. VII міжн. конф. – Кривий Ріг, 2008. – С. 93–95. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

41. **Кунах О. Н.** Анализ размерной структуры популяций дождевых червей г. Днепропетровска // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – IV Міжнар. наук. конф. – Д.: ДНУ. – 2007. – С. 204–207.

42. **Кунах О. Н.** Зоо- и фитоиндикация роли автотрофной и гетеротрофной консорций в организации биогеоценоза / О. Н. Кунах, М. В. Трифанова, Д. С. Ганжа // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2014. – № 2. – С. 115–141. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

43. **Кунах О. Н.** Трофические группы почвенной мезофауны центральной поймы р. Самара // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: Зб. матер. міжнародної наук. конф. – Запоріжжя, ЗНУ. – 2007. – С. 166–169.

44. **Кунах О. Н.** Анализ маргинальности и пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – 2014. – Вип. 43. – С. 103–115. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

45. **Кунах О. Н.** Влияние педотурбационной активности слепыша (*Spalax microphthalmus*) на целлюлозолитическую активность и электрическую проводимость почвы / О. Н. Кунах, Т. М. Коновалова, Е. В. Прокопенко // Вісник Донецького національного університету. Сер. А: Природничі науки, 2011, № 11. – С. 151–155. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та*

опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

46. **Кунах О. Н.** Динамика сообществ почвенных животных с позиций теории нейтрального разнообразия / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Грунтознавство. – 2007. – Т. 8, № 3–4. – С. 100–105. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

47. **Кунах О. Н.** Животное население почв придолинно-балочного ландшафта / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель – Д.: Вид-во ДНУ, 2008. – Вип. 12. – С. 148–158. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

48. **Кунах О. Н.** Иерархическая модель отбора проб для изучения пространственной организации сообществ почвенной мезофауны урбанизированных территорий / О. Н. Кунах, Ю. А. Балюк // Zoocenosis–2013. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах VII Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 22–25.10.2013 р. – С. 143–144. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

49. **Кунах О. Н.** Пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Грунтознавство. – 2013. – Т. 14, № 3–4 (23). – С. 76–97. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

50. **Кунах О. Н.** Пространственная организация сообщества почвенных мезопедобионтов в условиях рекреационной нагрузки в лесопарковом насаждении / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2013. – Том 3, № 3. – С. 274–286. *(особистий*

внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

51. **Кунах О. Н.** Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – Том 26 (65), № 3. – С. 107–126. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

52. **Кунах О. Н.** Размерная структура популяций дождевых червей и теория нейтральности // Вісник Дніпропетровського університету. – 2008, вип. 16, т. 1. – С. 133–140. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

53. **Кунах О. Н.** Факторный анализ экологической ниши микромоллюсков *Vallonia pulchella* в дерново-литогенных почвах на красно-бурых глинах / О. Н. Кунах, Г. А. Задорожная, Е. В. Андруевич, А. В. Жуков // Zoocenosis–2013. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах VII Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 22–25.10.2013 р. – С. 142–143. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

54. **Кунах О. Н.** Фауна губоногих многоножек (Chilopoda) степного Приднєпров'я / О. Н. Кунах // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2013. – № 1(7). – С. 65–81. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

55. **Кунах О. Н.** Экологическая структура животного населения байрака Яцев Яр / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. –

С. 74–85. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

56. **Кунах О. Н.** Экологический аспект твердости почвы в пристенной дубраве / О. Н. Кунах, А. А. Балдин // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 65–74. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

57. **Кунах О. Н.** Экоморфическая и пространственная организация мезопедобионтов лесопаркового насаждения в черте г. Днепропетровска / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № 1 (13). – 106–121. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

58. **Кунах О. Н.** Экоморфическая организация сообществ пауков степной зоны Украины / О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко, А. В. Жуков // Грунтознавство. – 2014. – Т. 14, № 2. – С. 101–119. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

59. **Кунах О. Н.** Экоморфическая проекция пространственной организации сообщества почвенной мезофауны / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вестник Харьковского национального университета. – 2013. – Вып. 18 (№1079). – С. 118–131. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

60. **Кунах О. Н.** Экоморфический аспект пространственной организации сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. Вып. 10. – С. 159–176. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання*

літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

61. **Кунах О. Н.** Экоморфическое разнообразие и пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк, М. П. Федюшко // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2014. – №1 (33). – С. 32–41.

(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

62. **Кунах О. Н.,** Ванярха В. В. Разнообразие и экоморфическая структура мезопедобионтов арены реки Днепр // Актуальні питання медицини і біології (Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, Полтава, 30.05–01.06.2017 р.). Полтава. 2017. С. 65–65. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

63. **Кунах О. Н.,** Задорожна Г. А., Жуков А. В. ГИС–технологии и 3D–описание твердости почвы при рекультивации земель // III–й Всеукраїнський з'їзд екологів з міжнародною участю. Збірник наукових статей. Том. 1. – Вінниця: ВНТУ, 2011. – С. 184–187. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

64. **Кунах О. Н.,** Коляда В. В. Отображение техноземов в географическом и экологическом пространствах // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2010, № 1. – С. 56–60. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

65. Пахомов А. Е. Пространственная организация системы пороев слепыша *Spalax microphthalmus* / А. Е. Пахомов, **О. Н. Кунах,** Т. М. Коновалова, А. В. Жуков // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып. 2(21). – С. 106–117. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання*

літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

66. Пахомов А. Е. Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема / А. Е. Пахомов, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2013. 21(1). – С. 51–57. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

67. Прокопенко Е. А. Экологическая структура сообщества пауков (Araneae) байрака Войсковой / Е. А. Прокопенко, А. Е. Пахомов, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського університету. – 2009, вип. 17, т. 1. – С. 183–192. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

68. Прокопенко Е. В. Экоморфическая организация сообществ пауков степной зоны Украины / Е. В. Прокопенко, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Проблемы почвенной зоологии. М.: Т-во научных изданий КМК. – 2014. – С. 174–176. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

69. Прокопенко О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Павуки (Aranei): моногр. / О. В. Прокопенко, **О. М. Кунах**, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов // Д. : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. – 340 с. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

70. Прокопенко О. В., **Кунах О. М.**, Жуков О. В. Екологічна структура угруповань павуків заплави р. Оріль // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 169–171. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та*

опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

71. Трифанова М. В. Дослідження консортивних зв'язків у біогеоценозах та охорона природи / М. В. Трифанова, **О. М. Кунах**, О. В. Жуков. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – 111 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.2038.4488 *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків)*

72. Штирц А. Д. 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. энтомол. о-ва. – 2013. – Т. XXI, вып. 1. – С. 49–60. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

73. **Kunah O. N.** Spatial organization of a mesofauna community in an urbanozem / O. N. Kunah., A. V. Zhukov, J. A. Baluk // Проблемы почвенной зоологии. М.: Т-во научных изданий КМК. – 2014. – С. 131. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

74. **Kunah O.M.** Ecogeographical determinants of the ecological niche of the common milkweed (*Asclepias syriaca*) on the basis of indices of remote sensing of land images / O.M. Kunah, O.S. Papka // Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology. – 2016. – Vol. 24(1). – P. 78–86. **Web of Science Core Collection** *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

75. **Kunah, O. N.**, Vanyarha, V. V. (2017). Functional and spatial organization of the urbotechnozem mesopedobionts community. Zoocenosis–2017. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems The IX International Conference. Ukraine, Dnipro, DNU, 20–22.11.2017. 58. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та*

опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

76. **Kunah, O.N.** (2016). Functional and spatial structure of the urbotechnozem mesopedobiont community. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology, 24(2), 473–483. DOI <https://doi.org/10.15421/011664> **Web of Science Core Collection**

77. **Kunakh O.** The soil mesofauna functional diversity under the environmental contamination // Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution. Proceedings of the III international young scientists conference. – Odesa. – 2007. – P. 122.

78. Yorkina N. Analysis of the spatial organization of Vallonia pulchella (Muller, 1774) ecological niche in Technosols (Nikopol manganese ore basin, Ukraine) / N. Yorkina, K. Maslikova, **O. Kunah**, O. Zhukov // Ecologica Montenegrina. – 2018. – Vol. 17. – P. 29–45. **Scopus** *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

79. Zhukov, O.V., Pisarenko, P.V., **Kunah, O.M.**, Dichenko, O.J. (2015). Role of landscape diversity in dynamics of abundance of sugar beet pests population in Poltava region. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology, 23, 1, 21–27. **Web of Science Core Collection** *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

80. Zhukov, A.V., **Kunah, O.N.**, Novikova, V.A., Ganzha, D.S. (2016). Phytoindicacion estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, 6 (3), 91–117. **Web of Science Core Collection** *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

81. Zhukov, O., **Kunah, O.**, Dubinina, Y., Ganga, D., Zadorozhnaya, G. (2017). Phylogenetic diversity of plant metacommunity of the Dnieper river arena terrace

- within the "Dnieper-Orilskiy" nature reserve. *Ekológia* (Bratislava). 36 (4), 352–365. DOI:10.1515/eko-2017-0028 **Scopus** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
82. Zhukov, O.V., **Kunah, O. M.**, Dubinina, Y.Y. (2017). Sensitivity and resistance of communities: evaluation on the example of the influence of edaphic, vegetation and spatial factors on soil macrofauna. *Biosystems Diversity*. 25(4), 328–341. doi:10.15421/011750 **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
83. Zhukov, O.V., **Kunah, O. M.**, Dubinina, Y.Y., Ganzha, D. S. (2017). Diversity and phytoindication ability of plant community. *Ukrainian Journal of Ecology*. 7(4), 81–99. **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
84. Zhukov, O.V., **Kunah, O.M.**, Taran, V.O., Lebedinska, M. M. (2016). Spatial variability of soils electrical conductivity within arena of the river dnepr valley (territory of the natural reserve "Dniprovsko–Orilsky"). *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*, 6 (2), 129–157. DOI: <http://dx.doi.org/10.15421/201646> **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
85. Zhukov, O.V., **Kunah, O.N.**, Novikova, V.A. (2016). The functional organisation of the mesopedobionts community of sod pinewood soils on arena of the river Dnepr. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology*. 24(1), 26–39. doi:10.15421/011604 **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)