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

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Жукова Юлія Олександрівна

УДК 631.468:631.82+631.468:633.18

ДИСЕРТАЦІЯ

ЕКОМОРФІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАНЬ МАКРОФАУНИ ЗАПЛАВНИХ ҐРУНТІВ У МЕЖАХ ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКУ «ДНІПРОВСЬКО-ОРІЛЬСЬКИЙ»

101 Екологія
10 Природничі науки
Подається на здобуття ступеня доктора філософії

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

_____ Жукова Ю. О.
(підпис, ініціали та прізвище здобувача)

Науковий керівник: Кунах Ольга Миколаївна,
доктор біологічних наук, професор

Дніпро – 2023

АНОТАЦІЯ

Жукова Ю.О. Екоморфічна організація угруповань макрофауни заплавних ґрунтів у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський». – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття ступеня доктора філософії за спеціальністю 101 – екологія. – Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпро, 2023.

У дисертації встановлено залежність екоморфічної організації угруповань ґрунтової макрофауни заплавних екосистем від ґрунтових умов та рослинного покриву та оцінити морфологічне різноманіття ґрунтів заплави ріки Дніпро в межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський». Встановлені особливості екологічних режимів заплавних екосистем на основі фітоіндикації, порівняно екологічні режими коротко- та тривалозаплавних екосистем, надано кількісну оцінку альфа-, бета та гама-різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни, встановлено особливості екоморфічної структури угруповань ґрунтової макрофауни. На основі екоморфічної структури обґрунтовано функціональні ґрупи ґрунтової макрофауни та оцінено механізми функціональної стійкості екоморфічної структури угруповань ґрунтової макрофауни. Було показано, що досліджені заплавні ґрунти представлені глейсолями та флювісолями, які характеризуються різноманітною комбінацією ґрунтових властивостей, що створює основу для об’ємного охоплення можливих екологічних режимів існування ґрунтових тварин в заплавних екосистемах. Встановлено, що у досліджених заплавних екосистемах встановлена наявність 109 видів судинних рослин. Рослинні угруповання характеризуються спільними рисами екологічних режимів, які можна оцінити на основі фітоіндикаційних процедур. Режим змінності зволоження є сприятливим для гідроконтрастофобів, режим кислотності – для субацидофілів, сольовий режим – для семіоліготрофів, карбонатний режим – для акарбонатофілів,

світловий режим є типовим для світлих лісів. Показано, що короткозаплавні екосистеми відрізняються меншими показниками режиму мінливості зволоження, меншим рівнем зволоження, більшим вмістом карбонатів у ґрунті та меншим рівнем аерації. Екосистеми за умов тривалозплавного режиму також відрізняються змінністю режиму зволоження, рівнем вмісту карбонатів, режимом зволоження та вмістом сполук азоту. Гама-різноманіття метаугруповання макрофауни заплавних ґрунтів становить 75 видів, альфа-різноманіття угруповання становить 8.76 видів, бета-різноманіття становить 8.58. Амфіценотичність з різним співвідношенням лісової та лучної складових є особливістю тваринного населення заплавних ґрунтів. У гігроморфічній структурі переважають мезофіли, але залежно від конкретних умов гігроморфічна структура може перебудовуватися з перевагою або ксерофільних, або гігрофільних гігроморф. Трофоценоморфічна структура угруповань є мезотрофною зі значною представленністю як оліго- та і мегатрофоценоморф, що свідчить про значну варіабельність умов мінерального живлення заплавних екосистем. Мешканці заплавних екосистем є вимогливими до умов ґрунтового дихання і аероморфи представлені аеро- та субаерофілами. У топоморфічній структурі переважають епігейні форми. Доведено, що особливості екоморфічної структури угруповань ґрунтової макрофауни на екосистемному рівні є основою для встановлення типулоїдної, елатеридно-скарабеоїдної (та її карабоїдний деріват), диплопоїдної та люмбрикоїдної функціональної групи. Внутришньоекосистемна диференціація угруповання ґрунтової макрофауни обумовлена неоднорідністю екологічних режимів, яка є наслідком строкатості ґрунтових умов, рослинного покриву та рельєфу. Угруповання ґрунтової макрофауни конкретної екосистеми складається з двох–чотирьох функціональних груп. Провідна функціональна група відповідає номінативному комплексу, існування якого встановлено на основі міжекосистемної диференціації. Мінорні функціональні групи є дериватами інших комплексів, присутність яких у даній екосистемі є другорядною. Екоморфічна диференціація є

механізмом функціональної стійкості угруповань ґрунтової макрофауни у мінливих умовах заплавних ґрунтів.

Ключові слова: біорізноманіття, угруповання, екосистеми, заплавні екосистеми, екологічні групи, фітоіндикація, просторова екологія

SUMMARY

Zhukova, Y.O. Ecomorphic organization of floodplain soils macrofauna within the natural reserve "Dniprovs'ko-Orils'kyi". Qualifying scientific work on the rights of the manuscript. The dissertation for the degree Doctor of Philosophy (Ph.D.) on a specialty 101 – ecology. – Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, 2023.

Key words: biodiversity, communities, ecosystems, flooding ecosystems, ecological groups, phytoindication, spatial ecology

The dissertation reviles the dependence between the ecomorphic organization of soil macrofauna groups of floodplain ecosystems on soil conditions and vegetation cover and assessed the morphological diversity of the soils. The studies were conducted in Dnipro River floodplain of "Dnipro-Orilskiy" Nature Reserve region. The studies allowed to identify features of the ecological regimes of floodplain ecosystems based on phytoindication, compare ecological regimes of short- and long-term floodplain ecosystems and assess the quantity of alpha-, beta-, and gamma-diversity of the metagrouping of soil macrofauna. As a result features of the ectomorphic structure of groups of soil macrofauna were indifined.

The ecomorphic structure served as base for functional groups of soil macrofauna definition and evaluation of the mechanisms of functional stability of the ecomorphic structure of soil macrofauna groups. The studies showed that the investigated loodplain soils were represented by Gleysol and Fluvisol. That has been described by a diverse combination of soil properties, creating the basis for a volumetric coverage of possible ecological regimes of the existence of soil animals in floodplain ecosystems. Identified that there were 109 vascular plant species in the

surveyed floodplain ecosystems. Plant groups were characterized by common features of ecological regimes that may be assessed by phytoindicative procedures. The regime of hydration variability was favorable for hydrocontrastophobes, the soil acidity regime - for subacidophiles, for saline regime - semi oligotrophic, the carbonate regime - for acarbonatophiles, the light regime is typical of light forests. It has been shown that short-flood ecosystems differed by lower parameters of the mode of hydration variability, lower level of moisture, higher content of carbonates in the soil, and lower level of aeration. Ecosystems under the conditions of a long-term flood regime also differed in the variability of the moisture regime, the level of carbonate content, and the moisture regime and the content of nitrogen compounds. The gamma-diversity of the macrofauna metagroup of floodplain soils was 75 species, the alpha-diversity of the group was 8.76 species, the beta-diversity was 8.58. Amphicenoticity had a different ratio of forest and meadow components that features the animal population of floodplain soils. Mesophiles dominated in the hygromorphic structure. But the hygromorphic structure could be rebuilt with a preference for either xerophilic or hygrophilic hygromorphs, depending on specific conditions. The group trophocoenomorphic structure was mesotrophic with a significant presence of both oligo- and megatrophocenomorphs, that indicates significant variability in the conditions of mineral nutrition of floodplain ecosystems. Inhabitants of floodplain ecosystems are demanding to the conditions of soil respiration. Aeromorphs were represented by aero- and subaerophiles. Epigean forms dominated in the topomorphic structure. It has been proved that the peculiarities of the ecomorphic structure of soil macrofauna groups at the ecosystem level are the basis for establishing the typuloid, elaterid-scaraboid (and its caraboid derivative), diplopoid and lumbricoid functional groups. The intra-ecosystem differentiation of soil macrofauna grouping was caused by the heterogeneity of ecological regimes, as a consequence of the variety of soil conditions, vegetation cover, and relief. The grouping of soil macrofauna of a specific ecosystem consisted of two to four functional groups. The leading functional group corresponded to the nominative complex. The existence of complex has been found by inter-ecosystem

differentiation. Minor functional groups were derivatives of other complexes, presented in this ecosystem is secondary. Ecomorphic differentiation was a mechanism of functional stability of soil macrofauna communities in changing conditions of floodplain soils.

Список публікацій здобувача, в яких висвітлено основні наукові результати дисертації

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

1. Kunakh O, Zhukova Y, Yakovenko V, Daniuk O (2022) Influence of Plants on the Spatial Variability of Soil Penetration Resistance. Ekológia (Bratislava) 41:113–125. https://doi.org/10.2478/eko-2022-0012 (**Scopus – 3-й квартиль**) (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).
2. Kunakh, O. M., Lisovets, O. I., Yorkina, N. V., & Zhukova, Y. O. (2021). Phytoindication assessment of the effect of reconstruction on the light regime of an urban park. Biosystems Diversity, 29(3), 84–93. https://doi.org/10.15421/012135 (**Web of Science, Scopus – 3-й квартиль**) (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).
3. Zhukova, Y. O., Yorkina, N. V., Budakova, V. S., & Kunakh, O. M. (2020). The small-scale variation of herb-layer community structure in a riparian mixed forest. Biosystems Diversity, 28(4), 390–398. doi:10.15421/012050 (**Web of Science, Scopus – 3-й квартиль**) (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).
4. Zhukov, O., Kunah, O., Dubinina, Y., Zhukova, Y., Ganga, D. (2019). The effect of soil on spatial variation of the herbaceous layer modulated by overstorey in an Eastern European poplar-willow forest. Ekológia

(Bratislava). 38(3), 353–372. DOI:10.2478/eko-2019-0020 (**Scopus – 3-й квартиль**) (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).

5. Zhukov, O.V., Kunah, O.M., Dubinina, Y.Y., Fedushko, M.P., Kotsun, V.I., Zhukova, Y.O., Potapenko, O.V., (2019). Tree canopy affects soil macrofauna spatial patterns on broad- and meso-scale levels in an Eastern European poplar-willow forest in the floodplain of the River Dnipro. Folia Oecologica, 46(2), 123–136. doi: 10.2478/foecol-2019-0013 (**Scopus – 3-й квартиль**) (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).
6. Tutova, G. F., Zhukov, O. V, Kunakh, O. M., and Zhukova, Y. O. (2022). Response of earthworms to changes in the aggregate structure of floodplain soils. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 1049(1): 012062. https://doi.org/10.1088/1755-1315/1049/1/012062 (**Scopus – 4-й квартиль**) (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).
7. Zhukova, Y. O., and Mytiai, I. S. (2022). Spatial organization of the soil macrofauna community in a floodplain forest. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 1049(1): 012064. https://doi.org/10.1088/1755-1315/1049/1/012064 (**Scopus – 4-й квартиль**) (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).

Публікації в наукових фахових виданнях України

8. Kunakh, O.M., Yorkina, N. V., Budakova, V. S., Zhukova, Y. O. (2021). An ecomorphic approach to assessing the biodiversity of soil macrofauna communities in urban parks. Agrology, 4(3), 114–130. doi: 10.32819/021015

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

9. Kunakh, O. M., Yorkina, N. V., Zhukova, Y. O., & Malasay, A. S. (2020). Environmental impact assessment: possible application of the ecomorphic approach. Agrology, 3(3), 133–143. doi: 10.32819/020016 (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).
10. Yakovenko, V. M., Dubinina, J. J., & Zhukova, Y. O. (2019). Spatial heterogeneity of the physical properties of the soil in the floodplain of the small river. Agrology, 2(4), 219–228. doi: 10.32819/019031 (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).

Список публікацій, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

11. Zhukova Y. O., Kunah O. M. (2021). Spatial variation of floodplain forest grass stand. The 6th International scientific and practical conference “European scientific discussions” (April 25-27, 2021) Potere della ragione Editore, Rome, Italy. 2021. 545 p. ISBN 978-88-32934-02-1 (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).
12. Zhukova Y. O., Kunah O. M. (2019). The forest canopy affects soil fauna spatial patterns on broad and meso scale levels in the floodplain of the River Dnipro. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали X Міжнародної наукової конференції “ Zoocenosis–2019.”. Дніпро, 18–19.11.2019 р., Ліра, 23. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).
13. Kunah, O. M., Dubinina, Y. Y., Zhukova, Y. O. (2018). The role of edaphic, vegetational and spatial factors in the structuring of communities of soil

animals in the forest in the flood plain of the Dnipro river. Ecological studies of forest ecosystems of the steppe zone of Ukraine: Extended Abstracts. II International Conference. – Ukraine, Dnipro: Lira, 4–7. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).

14. Zhukova J. A., Kunah O. M., Posudiievska O.R. (2019). The effect of soil on spatial variation of the herbaceous layer modulated by overstorey in an Eastern European poplar-willow forest. Матеріали VIII Регіональної науково-практичної конференції молодих учених та студентів Дніпро, 11–12.04.2019р., 57–58. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).

ЗМІСТ

ВСТУП 12
Розділ 1. Ґрунт як середовище існування тварин (літературний огляд) 18
1.1. Ґрунтові тварини заплавних екосистем 18
1.2. Детермінанти бета-різноманіття угруповань тварин 23
1.3. Просторова неоднорідність фізичних властивостей ґрунту 26
Розділ 2. Матеріали та методи дослідження 29
2.1. Пробні площі 30
2.2. Опис рослинності та фітоіндикація 38
2.3. Морфологія ґрунтів та вимірювання ґрунтових властивостей 39
2.4. Статистичні методи 40
Розділ 3. Морфо-генетичне різноманіття заплавних ґрунтів природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський» 42
3.1. Fluvic Calcic Mollic Gleysol (Loamic, Humic) (Полігон № 16) 42
3.2. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Loamic, Protocalcic, Humic, Nechic) (Полігон № 25). 48
3.3. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Arenic, Ochric, Thaptoochric) (Полігон № 26). 53
3.4. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Loamic, Protocalcic, Humic, Thaptohumic) (Полігон № 27). 59
3.5. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Loamic, Humic, Thaptoochric) (Полігон №27) 63
3.6. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Arenic, Ochric) (Полігон № 29) 69
3.7. Fluvic Mollic Gleysol (Loamic, Humic) (Полігон № 29) 71
3.8. Порівняльний аналіз заплавних ґрунтів 77
Висновки по розділу 86
Розділ 4. Фітоіндікація екологічних режимів 87
4.1. Короткозаплавний, мегамезотрофний, мезофітний, лісовий моноценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон № 16) 87

4.2. Короткозаплавний, мезотрофний, ксеромезофітний, лісовий моноценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон № 25) 89
4.3. Тривалозаплавний, мегамезотрофний, ксеромезофітний, лучно-лісовий амфіценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон №26) 91
4.4. Тривалозаплавний, мезотрофний, мезофітний, лучно-лісовий амфіценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон №27) 93
4.5. Тривалозаплавний, мегамезотрофний, ксеромезофітний, лучно-лісовий амфіценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон №29) 95
4.6. Порівняльний аналіз екологічних режимів заплавних екосистем 97
Висновки по розділу 99
Розділ 5. Роль едафічних, рослинних і просторових факторів у структуруванні угруповань ґрунтових тварин у лісі в заплаві р. Дніпро 100
5.1. Екоморфічна структура метаугруповання заплавних ґрунтів 100
5.2. Типулоїдний комплекс (полігон № 16) 111
5.3. Елатеридно-скарабеоїдний комплекс (полігон № 25) 122
5.4. Диплопоїдний комплекс (полігон № 26) 133
5.5. Люмбрикоїдний комплекс (полігон №27) 144
5.6. Карабоїдний деріват елатеридно-скарабеоїдного комплексу (полігон №29) 154
5.7. Порівняльний аналіз екоморфічної структури ґрунтової макрофауни заплавних ґрунтів 164
Висновки по розділу 168
Висновки 170
Література 172
Додаток 1 191

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. Заплавні ліси є найбільш різноманітними та продуктивними в природі [1]. Заплавні екосистеми є дуже динамічними, оскільки вони зазнають впливу повеней [2]. Специфіку видового складу рослинних угруповань у заплавних лісах можна зберегти лише за умови регулярного затоплення [3]. Ці системи функціонують в умовах різного водного [4], сольового [5,6] та повітряного режимів [7], а також зазнають впливу ерозійних процесів різної інтенсивності [8,9]. Заплавні екосистеми відіграють важливу роль у функціонуванні ландшафтів [10]. Вони стабілізують інтенсивність паводків, захищаючи прилеглі території, сприяють процесу самоочищення води та забезпечують збереження багатьох унікальних видів рослин і тварин [11]. Розуміння взаємозв'язку між ґрунтовим покривом, рослинністю та тваринними угрупованнями має важливе значення для пізнання процесів функціонування екосистеми заплави. У степовій зоні заплави річок займають невелику частину всієї території, але вони є місцем концентрації регіонального біорізноманіття та різноманіття ґрунтового покриву.

Антропогенний вплив на будь-який компонент ландшафтної катени відображається в динаміці заплавних екосистем [12]. Екосистеми заплави чутливі до змін і процесів, які відбуваються в інших частинах ландшафту, і в широкому розумінні є дзеркалом ландшафту в цілому [13]. Екосистеми заплави утворюють мозаїку біотичного покриву, яка залежить від зовнішніх впливів і взаємодії ґрунту, рослинності та ґрунтової біоти [14]. Елементи мозаїки середовища життя мають різний час існування після появи і можуть зникнути природним шляхом або в результаті катастрофічних подій [15]. Вирішення проблеми управління заплавними екосистемами, що перебувають під антропогенним впливом, можливе на основі розуміння взаємодій між різними біотичними компонентами екосистем і ґрунтовим покривом [16]. Важливу роль у процедурах розробки оптимальних стратегій управління

відіграють заповідні заплавні екосистеми, які можна розглядати як еталонний шаблон взаємодії між різними компонентами екосистеми [17,18]. Екоморфічна парадигми О. Л. Бельгарда довела свою результативність для дослідження окремих компонентів екосистем та їх взаємодії [19–24]. Таким чином, дослідження екоморфічної організації угруповань макрофауни дозволяє встановити особливості взаємозв’язку ґрунтового покриву, рослинності та тваринного населення в умовах заплавних екосистем, що є основою для заходів моніторингу в заповідних територіях та розробки дієвих стратегій охорони біотичного різноманіття.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами й темами. Дисертаційна робота виконана в 2016–2022 рр. у руслі наукової програми кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара як частина державних науково-дослідних тем: «Критерії оцінювання антропогенної трансформації екосистем за кількісними показниками біологічного різноманіття для оптимізації процедури оцінки впливу на довкілля» (№ ДР 0120U102289, 2020–2022 рр.), «Функціональна роль зооценозу міських територій Степової зони України» (№ ДР 0120U102289, 2019–2021 рр.), «Функціональна роль консументів в антропогенно-трансформованих екосистемах степового Придніпров'я» (№ ДР 0122U001455, 2022–2024 рр.).

Мета і завдання дослідження. Метою роботи є встановити залежність екоморфічної організації угруповань ґрунтової макрофауни заплавних екосистем від ґрунтових умов та рослинного покриву.

Для реалізації зазначеної мети передбачається виконання таких завдань:

– оцінити морфологічне різноманіття ґрунтів заплави ріки Дніпро в межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський»;
– встановити особливості екологічних режимів заплавних екосистем на основі фітоіндикації;

– порівняти екологічні режими коротко- та тривалозаплавних екосистем;
– дати кількісну оцінку альфа-, бета та гама-різноманіття метаугруповання ґрунтової макрофауни;
– встановити особливості екоморфічної структури угруповань ґрунтової макрофауни;
– на основі екоморфічної структури обґрунтувати функціональні ґрупи ґрунтової макрофауни;
– оцінити механізми функціональної стійкості екоморфічної структури угруповань ґрунтової макрофауни.

Об'єкт дослідження. Угруповання ґрунтової макрофауни заплавних екосистем природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський».

Предмет вивчення. Залежність екоморфічної організації угруповань ґрунтової макрофауни від ґрунтових умов та рослинного покриву.

Методи дослідження. У заплавних екосистемах заповіднику було закладено 7 полігонів, кожний з яких складався з 7 трансект по 15 пробних точок у кожній трансекті. Відстань між рядами в полігоні становила 3 м. У кожній точці були зроблені ґрунтово-зоологічні проби розміром 0,25×0,25 м для кількісного обліку ґрунтової макрофауни. Тип оселища був кваліфікований за CORINE [25]. У межах кожного квадрата в полігоні розміром 3×3 м було проведений геоботанічний опис рослинності. Тип лісу за встановлено за О. Л. Бельгардом [22,26]. На основі геоботанічних описів виконане фітоіндикаційне оцінювання екологічних факторів за О. Л. Бельгардом [22,26], Я. П. Дідухом [27,28] і Г. Елленбергом [29,30]. Екоморфи рослин наведені за О. Л. Бельгардом [22,26] і В. В. Тарасовим [31]. Опис морфології ґрунтів проведено відповідно до методики польового опису ґрунтів FAO, генетичний тип профілю ґрунтів визначено за Б. Розановим [32], класифікація ґрунтів – відповідно до IUSS Working Group WRB 2015 [33]. У кожній пробній точці вимірні щільність, твердість, вологість, температуру, та електрична провідність ґрунту. Агрегатну структуру оцінили методом сухого

просівання за Савіновим. Установлено процентний вміст таких фракцій: <0,25, 0,25–0,5, 0,5–1, 1–2, 2–3, 3–5, 5–7, 7–10, >10 мм і коріння рослин. Щільність ґрунту оцінили за Качинським, вологість ґрунту – ваговим методом [34]. Для зниження розмірності простору ознак й для запобігання мультіколінеарності предикторів результати вимірювань властивостей середовища піддали аналізу головних компонент. Аналіз надмірності (*redundancy analysis* – RDA) і лінійний регресійний аналіз використали для встановлення характеру залежності просторово структурованого варіювання угруповання ґрунтової макрофауни від едафічних і рослинних факторів середовища на великомасштабному, середньомасштабному і детальномасштабному просторових рівнях.

Наукова новизна отриманих результатів.

Уперше:

– встановлені закономірності варіювання фізичних властивостей заплавних ґрунтів у залежності від їх морфологічних особливостей;

– з’ясовані відмінності екологічних режимів коротко- та тривалозаплавних екосистем на основі фітоіндикації;

– надано екоморфічну характеристику угруповань ґрунтової макрофауни заплавних екосистем;

– обґрунтовано існування типулоїдного, елатеридно-скарабеоїдного (та його карабоїдний деріват), диплопоїдного та люмбрикоїдного комплексів видів ґрунтової макрофауни заплавних екосистем.

Удосконалено та доповнено:

– відомості про показники видового та таксономічного різноманіття угруповань ґрунтової макрофауни заплавних екосистем природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський»;

– уточнені екоморфічні характеристики видів ґрунтової макрофауни.

Набула подальшого розвитку:

– концепція екоморфічної організації екосистем О. Л. Бельгарда [23].

Практичне значення отриманих результатів. Одержані результати можуть бути застосовані для розробки ефективних заходів охорони біологічного різноманіття в межах заповідника «Дніпровсько-Орільський». Знання взаємозв'язку між ґрунтовим покривом, рослинністю та тваринними угрупованнями можуть бути застосовані для моніторингу функціонування екосистеми заплави. Результати роботи можуть бути використанні для розробки заходів поглибленого довготривалого моніторингу біологічного різноманіття.

Основні теоретичні положення й матеріали дисертації застосовуються при викладанні дисциплін: «Екологічна біоіндикація», «Моніторинг довкілля», «Заповідна справа», «Екологія тварин», «Актуальні напрями екологічних досліджень», «Оцінка стану екосистем та їх компонентів». Одержані матеріали дисертаційної роботи використовувались у складанні Літопису природи природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський».

Особистий внесок здобувача. Авторка дисертації безпосередньо планувала дослідження, провела аналіз сучасної наукової літератури, брала участь у зборі польових експериментальних матеріалів, лабораторному їх опрацюванні, особисто складала схеми, виконала аналіз та обробку отриманих наукових результатів, брала участь в апробації результатів та підготовці матеріалів до друку в наукових виданнях. Концептуальні рішення та обґрунтування нового напряму досліджень, які знайшли своє відображення у висновках, науковій новизні та практичних рекомендаціях, є науковим результатом авторки 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 Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара (Дніпро, 2018–2022 рр.); на X Міжнародній науковій конференції "Zoocenosis–2019", м. Дніпро, 18–19 листопада 2019 р.,

на VIII Регіональній науково-практичній конференції молодих учених та студентів м. Дніпро, 11–12 квітня 2019р.

Публікації. Основні матеріали дисертаційної роботи опубліковані в 14 наукових працях, із них 7 − у виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз Web of Science або Scopus з яких 3 – що входять до переліку «А» фахових, 4 – матеріали наукових конференцій.

Структура та обсяг роботи. Дисертаційна робота викладена на 202 сторінках комп'ютерного тексту й складається зі вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних джерел і 2 додатків. Вона містить 16 таблиць і 74 рисунків. Список літературних посилань містить 172 джерел, 148 з яких – англійською мовою.

РОЗДІЛ 1.
ҐРУНТ ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ ТВАРИН
(ЛІТЕРАТУРНИЙ ОГЛЯД)

1.1. Ґрунтові тварини заплавних екосистем

Заплавні екосистеми, розташовані в долинах річок, виконують важливі екологічні функції. Вони стабілізують інтенсивність паводків, захищаючи прилеглі території, сприяють процесу самоочищення води та забезпечують збереження багатьох унікальних видів рослин і тварин [11]. Знання взаємозв’язку між ґрунтовим покривом, рослинністю та тваринними угрупованнями має важливе значення для розуміння процесів функціонування екосистеми заплави. Ґрунти заплави є азональними, розвиток яких тісно пов’язаний із навколишніми геопросторовими змінами та природою річок [35]. Високий рівень вертикальної та горизонтальної неоднорідності ґрунтів заплави зумовлений мінливістю властивостей алювіальних відкладів, режиму осадонакопичення, віку формування, інтенсивності та тривалості паводків [36]. Фізичні властивості алювіальних ґрунтів схильні до значній просторовій мінливості. Геостатистичний аналіз показав, що просторово залежна стохастична складова домінує над ефектом самородка. Аналіз та інтерпретація просторової мінливості алювіальних ґрунтів є важливою передумовою для застосування точного землеробства в заплавних ландшафтах [37]. Морфологічні властивості ґрунтів відображають генезис ґрунтів і формуються в часі, який співмірний із тривалістю найважливіших ґрунтоутворюючих процесів [38,39].

Ґрунти діагностують на основі морфологічних властивостей. Для діагностики ґрунтів використовуються альтернативні підходи, такі як факторна або субстантивна діагностика [40] Факторний підхід ґрунтується на розширеній концепції методиці В. Докучаєва ґрунтоутворюючі фактори→процеси→властивості, де під процесами розуміють елементарні

ґрунтові процеси, які є специфічною комбінацією взаємодіючих біотичних, хімічних і фізичних явищ, які не можуть зведені до біотичних, хімічних і фізичних процесів і які відбуваються лише в ґрунті й в жодному іншому середовищі, крім ґрунту [41–43].

Провідні елементарні ґрунтові процеси (ЕГП) формують специфічний генетичний горизонт і впливають на весь вертикальний профіль ґрунту, таким чином створюючи унікальне місце існування для ґрунтової біоти [40,44,45]. Факторний еколого-генетичний підхід для діагностики ґрунтів можливий на основі оцінки зв'язку ґрунту з умовами ґрунтоутворення. Серед ґрунтоутворюючих факторів важливе місце займають біотичні, в тому числі зоогенні. Водночас ці принципи неминуче передбачали знецінення ролі самого об'єкта діагностування – ґрунту. У факторному підході недостатньо уваги приділяється властивостям ґрунтів [40]. Принципи та методи класифікації та діагностики ґрунтів шляхом порівняння їх консервативних властивостей, представлених у ґрунтовому профілі, базуються на новому визначенні поняття ґрунту. Такий підхід, на відміну від факторного еколого-генетичного, називають субстантивно-генетичним [46,47]. За предметно-генетичного (профільно-генетичного) підходу ґрунт визначається як твердофазна речовина (а не, як за факторного підходу, три- чи чотирифазна речовина), розташована на земній поверхні, яка утворилася як результат тривалої взаємодії процесів, які призвели до диференціації вихідного мінерально-органічного матеріалу на генетичні горизонти [48]. Згідно з визначенням WRB, ґрунт – це будь-який матеріал у межах 2 м від земної поверхні, який контактує з атмосферою, за винятком живих організмів [33]. У рамках профільно-генетичного підходу оцінка діагностично важливих властивостей ґрунту базується на структурі вертикального ґрунтового профілю, який відображає історію ґрунту (пам'ять ґрунту) та істотні наслідки існуючих ґрунтоутворюючих процесів (ґрунтовий момент) [49]. Тому в новій системі ґрунтової діагностики немає місця зоологічним інструментам. Тварини, як й інші біотичні об'єкти, не входять до складу речовини твердої фази, що розглядається за визначенням як ґрунт, і,

отже, не є властивостями ґрунту [40]. Ґрунтові тварини чутливі до умов навколишнього середовища, створюваних впливом ЕГП. Зоологічна індикація та діагностика корисні в новій концепції ґрунту, оскільки ЕГП є генераторами субстантивних еталонів. ЕГП або комбінація ЕГП призводить до унікального горизонту ґрунтового профілю, який використовується для ідентифікації ґрунту. Завдяки ЕГП кожен тип ґрунту виробляє певний спектр екологічних факторів і відповідний спектр тварин, які найкраще пристосовані до існуючих умов [50].

Прибережні ліси є найбільш різноманітними та продуктивними в природі [1]. У степовій зоні заплави річок займають невелику частину всієї території [51], але вони забезпечують місце концентрації регіонального біорізноманіття та різноманітності ґрунтового покриву [52]. Заплавні екосистеми є дуже динамічними, оскільки вони зазнають впливу повеней [2]. Ці системи функціонують в умовах різного водного [4,53], сольового [5,6] та повітряного режимів [7] та вплив ерозійних процесів різної інтенсивності [8,9]. Специфіку видового складу рослинних угруповань у заплавних лісах можна зберегти лише за умови регулярного затоплення [3]. Антропогенний вплив на будь-який компонент ландшафтної катени відображається в динаміці заплавних екосистем [54]. Екосистеми заплави чутливі до змін і процесів, які відбуваються в інших частинах ландшафту, і в широкому розумінні є дзеркалом ландшафту в цілому [13]. Екосистеми заплави утворюють мозаїку біотичного покриву, яка залежить від зовнішніх впливів і взаємодії ґрунту, рослинності та ґрунтової біоти [14]. Елементи мозаїки середовища проживання мають різний час існування після появи і можуть зникнути природним шляхом або в результаті катастрофічних подій [15]. Вирішення проблеми управління заплавними екосистемами, що перебувають під антропогенним впливом, можливе на основі розуміння взаємодій між різними біотичними компонентами екосистем і ґрунтовим покривом [16,55]. Важливу роль у процедурах розробки оптимальних стратегій управління відіграють

заповідні заплавні екосистеми, які можна розглядати як еталонний шаблон взаємодії між різними компонентами екосистеми [17,18].

Екосистеми заплави мають важливе економічне значення [56]. Проте динамічний характер заплав створює умови, коли можливості господарської діяльності людини сильно обмежені. Такі місця стають природними резервуарами біологічного різноманіття [57]. Для ефективного використання ресурсів заплавних екосистем необхідно впроваджувати узгоджені рішення та включати біорізноманіття в управлінську діяльність, щоб максимізувати надання екосистемних послуг і потенційних переваг для людини [16]. Застосування цих результатів до питань управління ландшафтом привертає особливу увагу до ґрунтової макрофауни. Як правило, ґрунтова макрофауна не є популярним об’єктом для збереження біорізноманіття. При виборі виду для охорони важливу роль відіграє емоційна складова. До червоних списків рідкісних і зникаючих видів входять переважно ссавці, птахи, метелики, великі жуки. У Червоній книзі України із ґрунтової макрофауни представлений лише один вид дощових черв’яків [58], один вид від Chilopoda [59], відсутні види павуків, мокриць. Однак слід відзначити високий функціональний потенціал ґрунтових тварин, що становить інтерес для їх захисту [60,61]. Підтримка високого рівня чисельності та видового різноманіття угруповань ґрунтових тварин дозволяє сприяти виконанню ними функцій [62,63].

Ґрунтова макрофауна впливає на динаміку фізичних властивостей ґрунту та забезпечує формування ґрунтової структури, що впливає на умови життя ґрунтової біоти та рослин [64–66]. Чисельність видів, чисельність популяції та біомаса ґрунтової макрофауни зменшуються в ряді екосистем від природних заповідників до керованих агроекосистем. Основною причиною цього зниження є зменшення доступної органічної речовини та основних елементів у ґрунті агроекосистеми [67]. Знання механізмів, які формують динаміку різноманітності ґрунтової макрофауни, і факторів, що впливають на спільноти, значною мірою сприяє розумінню закономірностей

функціонування та стійкості заплавних екосистем [68,69]. Різноманітність тваринних угруповань залежить від історії [70,71], впливу екологічних фільтрів [72], і факторів нейтральної природи [73–75]. Екологічні фільтри угруповань ґрунтової макрофауни зумовлюються особливостями властивостей ґрунту та ґрунтового режиму [76,77]. Мінливість хімічних властивостей ґрунту визначає властивості середовища існування та доступність поживних речовин для тварин і хімічних елементів, які формують захисні структури педобіонтів [78–81]. Важливим аспектом впливу на ґрунтових тварин є фізичні властивості ґрунту [82]. Вони впливають на здатність і енергетичні потреби тварин пересуватися по ґрунту. Фізичні властивості ґрунту також регулюють режим аерації [83], водний режим [84], і режим засолення [85,86]. Ці режими безпосередньо впливають на ґрунтових тварин [87,88].

Роль історії у формуванні закономірностей біорізноманіття угруповань ґрунтової макрофауни простежити дуже важко. Це пов’язано з тим, що часові патерни мають ієрархічну багатомасштабну структуру [84,89,90]. Динамічний характер заплави призводить до сильної варіації тривалості видовоспецифічного середовища існування. Складність динаміки процесів у часі накладається на відсутність рядів даних про склад ґрунтових тваринних угруповань достатньої тривалості. Тому можна припустити ефективність такого підходу, коли взаємозв’язок співтовариства ґрунтової макрофауни в просторі в межах обмеженого часового відрізку зі змінними, що мають певну часову циклічність, можна проксірувати впливом на співтовариство процесу, який є співмірним у часовій динаміці з керуючим фактором. Цей підхід виходить із припущення, що зв’язок між чинником і спільнотою міг сформуватися за часовою схемою, яка відповідає ритму керуючого фактора. Якщо часові закономірності факторів не відповідають динаміці спільноти, то вплив таких факторів має характер шуму, і зв’язок із спільнотою не може бути зафіксований. У зв'язку з цим можливі чинники, що впливають на ґрунтове

тваринне співтовариство, можна ранжувати за їх «характерною» часовою динамікою [91].

Морфологічні ознаки ґрунтів дуже консервативні, а їхня мінливість відображає генезис ґрунтів, який охоплює значні часові інтервали, що охоплюють сотні й тисячі років [92]. Фізичні властивості ґрунтів можуть бути тісно пов'язані з морфологічними ознаками та мати однаковий часовий ритм мінливості [93]. Або вони можуть змінюватися дуже швидко та характеризуватися ритмічними процесами від кількох днів до місяців або років [94–96]. Ритм екологічних процесів, співмірний у часі з динамікою рослинного угруповання, відповідає фітоіндикаторним оцінкам екологічних факторів [27].

1.2. Детермінанти бета-різноманіття угруповань тварин

Просторові й екологічні градієнти впливають на просторову варіацію видового багатства й структури угруповання [97–99]. Бета-різноманіття визначене як мінливість видового складу угруповання від місця до місця [100–102]. Ця концепція відіграє ключову роль в ідентифікації й розумінні патернів різноманіття на різних ієрархічних рівнях [103]. Механізми, що управляють бета-різноманіттям, є процесами або детерміністської або стохастичної природи [104,105]. Оцінка ролі кожного із цих факторів знаходить своє вираження в дебатах між теорією екологічної ніші й теорією нейтрального різноманіття [106–110]. Відповідно до теорії екологічної ніші два просторово близькі локальні угруповання перебувають під впливом подібних умов навколишнього середовища, що визначають просторові патерни ресурсів і умов, які спричиняють просторову автокореляцію угруповання. У свою чергу теорія нейтральності також пророкує те, що зі збільшенням географічної відстані розбіжності між угрупованнями будуть також збільшуватися, тобто нейтральна динаміка також здатна генерувати просторову автокореляцію [111]. Ключова відмінність між детерміністською й нейтральною динамікою

полягає в тому, що остання визначає просторові патерни незалежно від змін властивостей навколишнього середовища [98,99,112]. Розбивка змінних середовища й просторових дескрипторів, отриманих на підставі географічних координат, на індивідуальні й комбіновані компоненти, а потім оцінка, як ці змінні корелюють із мінливістю складу угруповання або його різноманіттям (так називане фракціонування варіації [74,113]), дозволяє виявити роль нейтральних і ніша-залежних механізмів [114]. Якщо просторова автокореляція не може бути пояснена факторами середовища, то вона розглядається як результат дії нейтральних механізмів, таких, як специфічне обмеження дисперсії [74,115,116]. Слід зазначити, що повне віднесення варіації, поясненої за допомогою просторових дескрипторів, до нейтральних механізмів не є виправданим, тому що цей компонент не може бути відділений від невиміряних просторово структурованих змінних [117]. Також варіація, що повністю віднесена тільки лише до змінних середовища, може випадково відбивати патерни, що дійсно виникають внаслідок нейтральних процесів [118].

Екологічні процеси визначаються впливами на різних масштабних рівнях, які перебувають у діапазоні від локального до глобального [119]. У природних угрупованнях спостережувані просторові патерни є результатом дії факторів навколишнього середовища, визначаються біологічними й/або історичними причинами [120]. Дія цих причин не є взаємовиключною, а скоріше є комплементарною [121]. Існування просторових структур у комплексі видів припускає наявність дії, щонайменше, одного зі структуруючих факторів. До їхнього числа можна віднести просторово розподілені фактори середовища, які структурують угруповання відповідно до теорії екологічної ніші [106,122]. Також важливо відзначити, що на деяких просторових рівнях у структуруванні угруповань видів відіграють важливу роль міжвидові взаємодії [123,124]. Міжвидові взаємодії можуть привести до двох протилежних типів динаміки. Сильні взаємодії можуть зробити угруповання або детерміністським, або історично обумовленим [125].

Історичні обставини у відповідності теорією нейтральності [126] або стохастичні варіації в історії появи видів у угрупованні [127,128] можуть вплинути на угруповання. Однак ідіосинкратичність історичних ефектів представляє значну перешкоду для прогнозу динаміки екосистемних функцій [129]. Дуже важливо оцінити внески різних процесів, особливо з урахуванням того, що історичні процеси й історія переміщення видів у цей момент часу не спостережувані [121,129]. Вирішення цієї проблеми може полягати у дослідженні просторових масштабів за яких має значення історія формування комплексів живих організмів. Було висловлене припущення, що екологічна гетерогенність має найбільше значення для структурування комплексів на широкому масштабному рівні, тоді як стохастичні процеси, такі як дисперсія, діють на більш детальних масштабних рівнях [105,119,130].

Відповідно до детерміністського бачення, умови навколишнього середовища визначають те, який з видів регіонального пула залишиться в угрупованні в результаті видових взаємодій. У цьому випадку історія імміграції не впливає на фінальну композицію видів. Якщо ж угруповання є історично обумовленим, то умови середовища не визначають єдине климаксове угруповання [129]. Роль для угруповання таких просторових характеристик, як розмір осредків, де угруповання представлене, рівень їхньої ізоляції й просторова гетерогенність, залежить від просторового масштабу здатності видів до переміщення [131].

Геостатистика надає можливості оцінити просторовий розподіл мінливості властивостей середовища й ґрунтових організмів [132–134]. Однак для моделювання просторових структур на різних масштабних рівнях необхідні інші статистичні інструменти, до числа яких можна віднести аналіз головних координат матриць сусідства (*principal coordinates of neighbor matrices* – PCNM) [120,135,136]. Цей підхід дозволяє пов'язати варіювання властивостей середовища зі структурою угруповання на різних просторових рівнях [132,135].

Угруповання ґрунтових організмів структуровані в силу їхньої відповіді на просторову мінливість ґрунтових ресурсів [127,137–139]. Просторова гетерогенність створює умови для співіснування конкуруючих видів [139]. Показано, що ґрунтові безхребетні формують просторові патерни, які змінюються в діапазоні від розмірів окремих агрегатів [140] до розмірів окремих рослин [132], сільськогосподарських полів і природних екосистем [133,141,142]. Окремі види розрізняються за ступенем агрегації [143], тому нейтральні процеси можуть спостерігатися на різних масштабних рівнях для різних видів [117]. Був оцінений взаємозв'язок властивостей середовища й угруповань дощових черв’яків з обліком різномасштабної взаємодії [121]. Показано, що відносини між просторовою організацією угруповання дощових черв’яків і ґрунтових властивостей демонструють багаторівневий характер. Серед ґрунтових властивостей, які описують вкладену структуру популяцій у межах багаторівневого градієнта, виділена детальна-масштабна (< 10 м) і середньо-масштабна (10–20 м) компоненти. Ґрунтові властивості описують 1–48 % мінливості просторової варіації угруповань дощових черв’яків [121].

1.3. Просторова неоднорідність фізичних властивостей ґрунту

Неоднорідність як властивість об'єкту відображає можливість розрізнення його окремих частин (елементів), дозволяє їх систематизувати, вивчати їх взаємозв'язки і розвиток, диференціювати їх використання або способи спрямованої зміни [144]. У ґрунтах може спостерігатися неоднорідність різних властивостей і на різних просторових рівнях [54]. У будь-якій точці ґрунтового покриву існує неоднорідність складу і властивостей ґрунту по глибині (профільна неоднорідність). У горизонтальному напрямку неоднорідність складу і властивостей ґрунтів, їх виду, роду, типу визначає характер ґрунтового покриву тієї чи іншої території. Неоднорідність ґрунтів як природне явище становить інтерес, так як дає можливість судити про генезис ґрунтів і роль факторів ґрунтоутворення,

проводити моніторинг, будувати карти ґрунтового покриву [145]. Неоднорідність складу і властивостей ґрунтів практично всюдисуща і проявляється в різних масштабах простору, що відрізняються один від одного на багато порядків. У зв'язку з цим вивчення неоднорідності, яка є наслідком відомих причин або умов, завжди ведеться на тлі неоднорідності, природа якої або невідома, або не враховується. Таку фонову неоднорідність називають варіюванням і часто відносять до випадкової. Однак без знання і врахування закономірностей такого варіювання не можна здійснювати науково обґрунтоване планування експериментів і коректно пояснювати результати проведених досліджень [146].

Наявність просторової неоднорідності фізико-хімічних властивостей і ґрунтово-фізичних процесів – необхідна умова для формування відповідної структури і функції на кожному ієрархічному рівні ґрунту. На рівні ґрунтової текстури і структури неоднорідність проявляється у відмінності властивостей внутрішнього середовища частинки та її поверхні. Основну роль в утворенні неоднорідності на даному рівні грає вихідна неоднорідність материнських порід (загальна властивість усіх глинистих природних систем – наявність мікроагрегатів розмірами 1–5 мкм) і утворення ґрунтовою біотою специфічного ґрунтового гумусу зі структуроутворюючими властивостями в одночасно існуючих, але просторово розподілених аеробних і анаеробних умовах [147–149]. За рахунок формування неоднорідної в просторі агрегатної структури ґрунтів, у ґрунтовому профілі на рівні ґрунтового горизонту та індивідуума також формуються зони, що розрізняються за фізичними властивостями, зокрема, за щільністю [150]. Неоднорідність даного масштабу призводить до формування переважних потоків вологи і розчинених у ній речовин, що є основою транспортної ролі ґрунтів [151]. Така неоднорідність формує в ґрунті зони з підвищеною вірогідністю виникнення умов дефіциту вологи або навпаки, перезволоження. Таким чином, ґрунт завжди представляє різні умови для ґрунтової фауни і рослинного покриву. На рівні ґрунтового покриву і ландшафту просторова неоднорідність ґрунтово-фізичних режимів

(водного, повітряного, теплового) є основою сталого існування різноманітних умов для різних біоценозів, основою біорізноманіття глобального рівня [152–154].

Причини виникнення неоднорідності ґрунтових властивостей різняться за своєю природою і можуть бути як біотичними, так і абіотичними. Абіотичні фактори в своєму різноманітті істотно залежать від біотичних [155]. Така залежність привела, зокрема, до різноманітності ґрунтоутворюючих гірських порід, що виникли в результаті розвитку життя на Землі. Успадкована літологічна неоднорідність проявляється в неоднорідності літологічного, мінералогічного, гранулометричного складів. Роль окремих факторів, що визначають неоднорідність, далеко не однакова. Вплив окремих факторів провокує включення в роботу інших [19]. Неоднорідність, що пов'язана з впливом сучасних процесів, накладається на неоднорідність, успадковану від попередніх етапів ґрунтоутворення. Описані процеси створюють систему великої складності. Неоднорідність збільшується в міру протікання процесу ґрунтоутворення [32]. Неоднорідність завжди в чомусь не відповідає даним екологічним умовам, трансформується, переробляється біогеоценозом у напрямку згладжування піків екстремумів і різких границь [156]. Постійно протягом ґрунтогенезу відбувається гомогенізація занадто неоднорідних ґрунтових мас і диференціація гомогенізованих (Baroni et al., 2013). А. М. Кремер [157], розглядаючи причини, що зумовлюють неоднорідний просторовий розподіл властивостей ґрунтів, називає дві групи ґрунтових неоднорідностей за їх походженням. Шляхи утворення неоднорідностей першої групи він визначає як обумовлені неоднорідністю клімату. Це максимально можливі за своїм обсягом ґрунтові неоднорідності, які характеризують образ континентів. Походження другої групи ґрунтових неоднорідностей він пов'язує з неоднорідностями літолого-геоморфологічної будови самої поверхні, включаючи різновікові ділянки [157].

РОЗДІЛ 2.
МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Рельєф території природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» представлений формами алювіального походження Придніпровської низовини. У районі заповіднику простежуються три тераси: найнижче положення займає добре розвинута заплавна тераса, перетята в різних напрямках численними протоками, усіяна озерами і болотами, котра тягнеться смугою вздовж Дніпра на 16 км. В найширшій частині, в Таромському уступі, вона досягає 2 км, а в найвужчій, у Миколаївському уступі, – 1 км. Заплава представлена шаруватим сучасним алювієм – нижні його верстви представлені русловою фацією, сформованою при спаді рівню води внаслідок осідання наносів, під час планової деформації русла. Заплава вкрита численними озерами, частина яких перетворилася на болота, і порізана мережею звивистих, або серпоподібних стариць і проток [144]. На території заповідника «Дніпровсько-Орільський» представлений комплекс рослинних угруповань, типовий для заплави й арени р. Дніпра в умовах степової зони. Лісова рослинність (за даними лісовпорядкування, станом на 2008 р.) займає 1574,3 га (41,8% території). У підвищеній частині заплави та по вузьких гривах між протоками переважають ліси дуба звичайного (*Quercus robur*) (близько 400 га), а на нижчих рівнях заплави та по островах Дніпра переважають ліси верб білої (*Salix alba*) (80 га), тополь білої і чорної (*Populus alba, P. nigra*) (близько 400 га). Листяні ліси мають переважно природне походження, однак до70 % їх площ складають порослеві деревостани другої-третьої генерації. У притерасній заплаві збереглося два острівці лісу з домінуванням вільхи чорної (*Alnus glutinosa*) (2 га) [158]. Ліси дуба звичайного представлені в заповіднику в’язо-дубняками та дубняками середньозаплавного типу [159].

2.1. Пробні площі

Кожний дослідний полігон складався з 7 трансект. Кожна трансекта складена з 15 пробними точками (рис. 2.1.1). Відстань між рядами в полігоні становить 3 м. У кожній точці були зроблені ґрунтово-зоологічні проби розміром 0,25×0,25 м для кількісного обліку ґрунтової макрофауни.

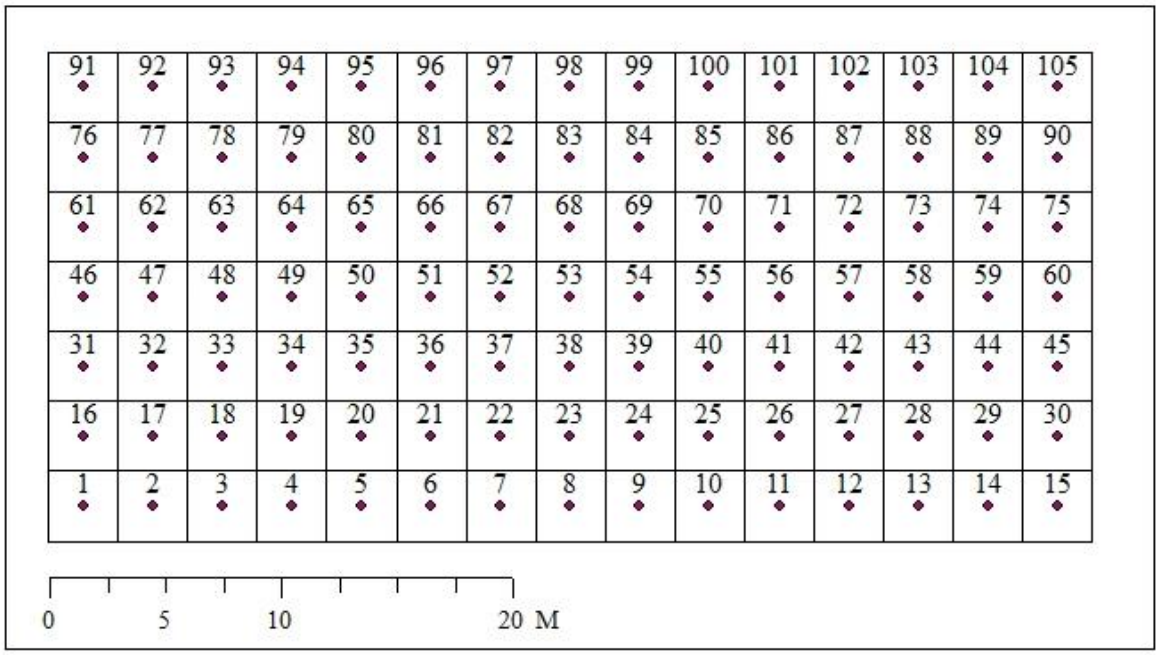


Рис. 2.1.1 Схема розташування точок відбору проб у межах полігону. Ось абсцис та ординат – локальні координати, м

Полігон № 16

У діброві у заплаві притоку р. Протіч 12 травня 2018 р. було закладено розріз (рис. 2.1.2). Біля розрізу був закладений полігон, який складається зі 105 точок вимірювання ґрунтових властивостей, які разом формують сітку розміром 7×15. Дистанція між точками вимірювань складає 3 м. Своєю найбільшою стороною полігон розміщений уздовж найбільшого локального градієнту висоти від заплавного озера до підніжжя піщаного пагорба арени, який дещо заходить у межі заплави. Південний бік полігону наближений до русла притоку. Рослинність представлена в’язовою дібровою з конвалією. Деревостан на пробній ділянці представлений 6 видами рослин.

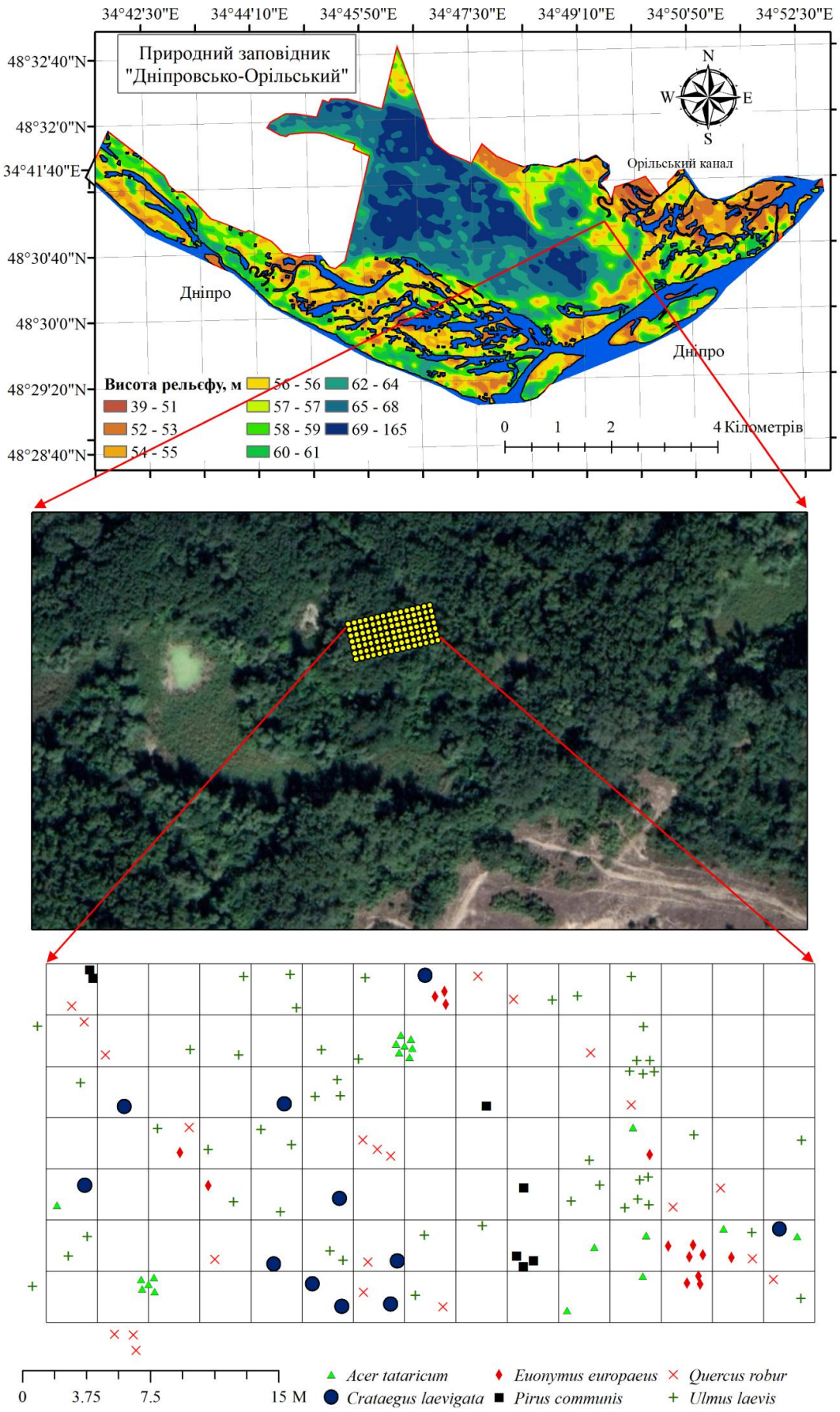


Рис. 2.1.2 Розміщення пробного полігону в заплаві притоку р. Протіч у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський»

Перший ярус складають *Quercus robur* L. (23.3 екз/га, середній діаметр стовбура – 113.5±12.5 см) та *Ulmus laevis* Pall. (50.8 екз/га, середній діаметр стовбура – 38.7±3.6 см). Зрідка зустрічається *Pyrus communis* L. (7.4 екз/га, середній діаметр стовбура – 79.1±12.2 см). У другому ярусі зустрічаються *Acer tataricum* L. (21.2 екз/га, середній діаметр стовбура – 20.8±1.5 см), *Crataegus monogyna* Jacq. (11.6 екз/га, середній діаметр стовбура – 17.9±2.4 см) та *Euonymus europaeus* L. (14.8 екз/га, середній діаметр стовбура – 12.4±0.9 см).

Пробна площа №25

Полігон закладені у межах лісового біогеоценозу, який знаходиться у заплаві притоки р. Проточ (рис. 2.1.3). Цей приток відділяє кучугури на арені від верхівки балки Орлової.

Синтаксономія рослинності:

Клас *Salicetea purpureae* Moor 1958

Порядок *Salicetalia purpureae* Moor 1958

Союз *Salicion albae* R.Tx. 1955

Асоціація *Populetum albae* Br.-Bl.1931

Код та назва оселища відповідно EUNIS:

G1 Broadleaved deciduous woodland

G1.11 Riverine willow woodland

G1.111 Middle European white willow forests

G1.1112 Eastern European poplar-willow forests (Східноєвропейські тополево-вербові ліси)

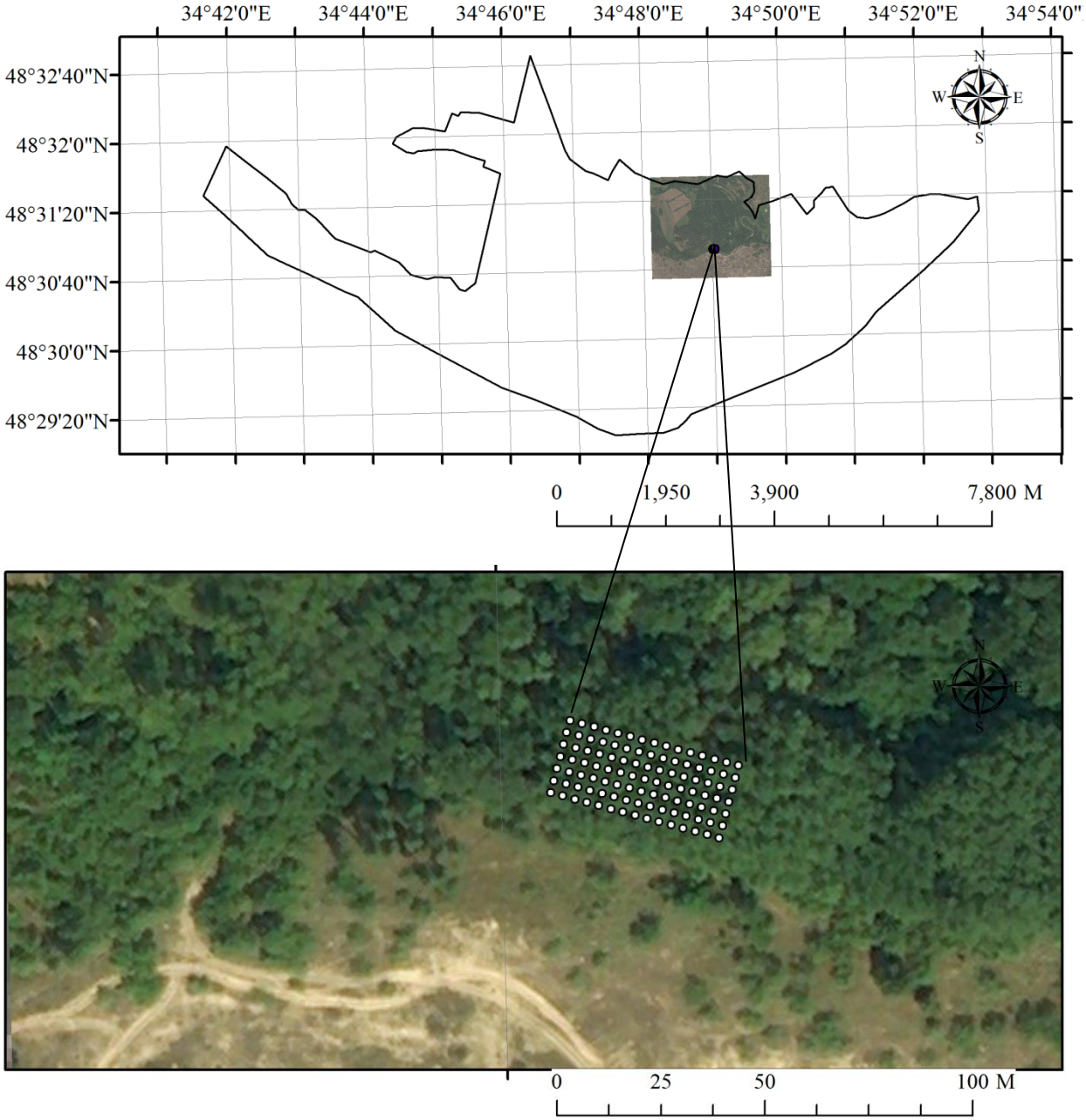


Рис. 2.1.3 Розміщення експериментального полігону в межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський»

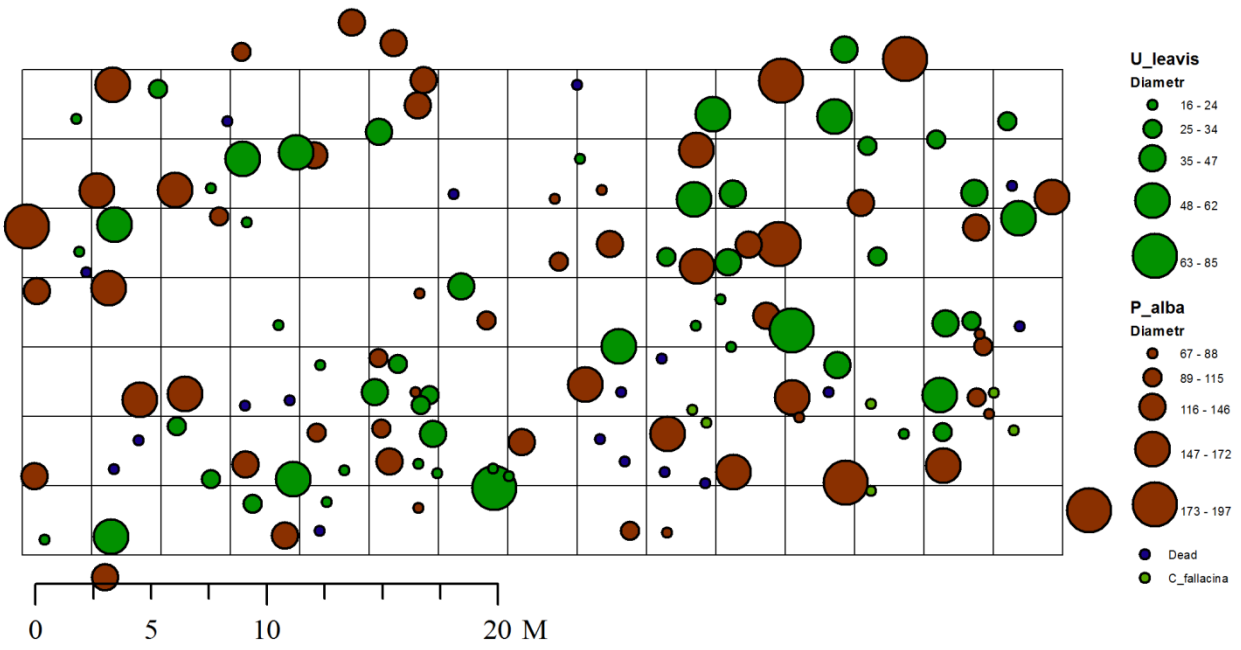


Рис. 2.1.4 Просторове розміщення у межах полігону деревинних видів рослин

Пробна площа №26

Дослідження проведені в травні 2019 р. у природному заповіднику «Дніпровсько-Орільский». Досліджуваний полігон №26 закладений на ділянці, що знаходиться в прирусловій заплаві р. Дніпро (48°30'6" С. Ш., 34°47'18" В. Д.) (рис. 2.1.5).

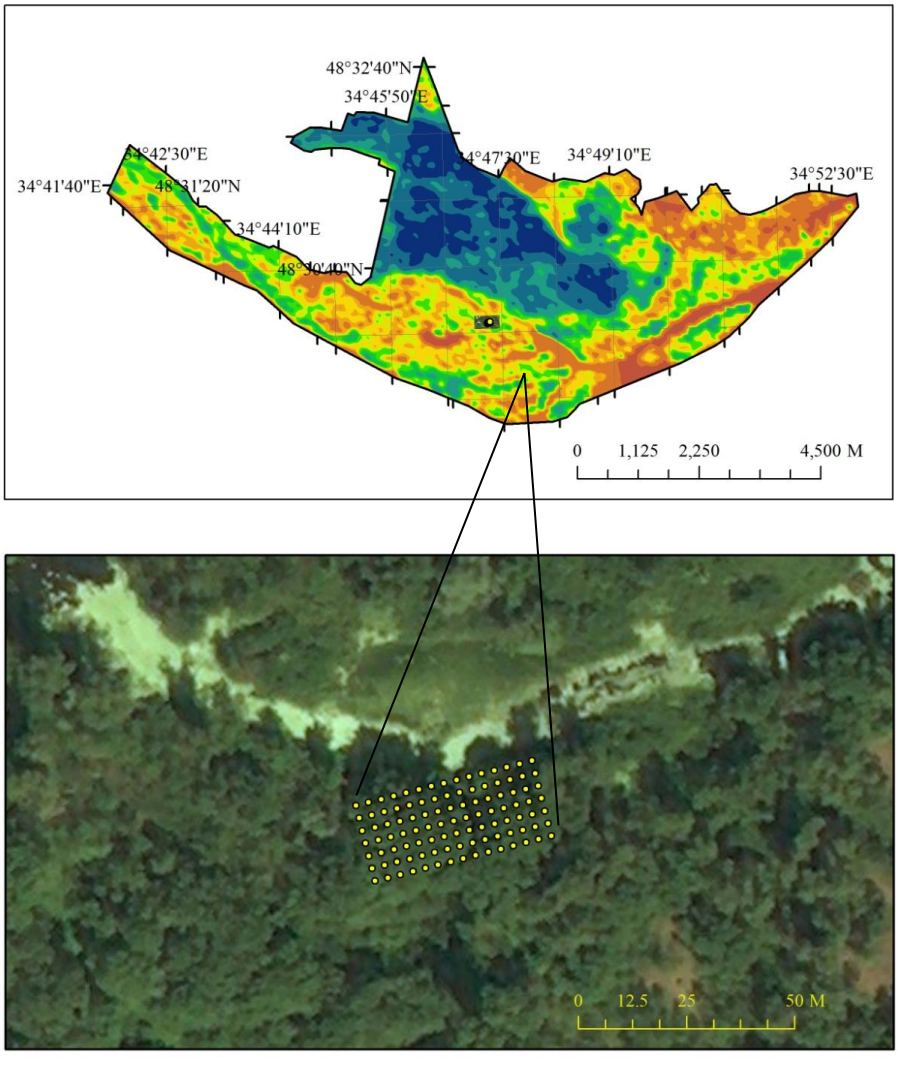


Рис. 2.1.5 Схема розміщення полігона № 26 на території природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» і пробних точок у ньому. А – контур заповідника, представлена цифрова модель рельєфу; В – космічний знімок досліджуваного ландшафту й розміщення полігона

Тип біотопу – заплавний дубовий ліс (EUNIS – G1.225 Sarmatic riverine [Quercus] forests, CORINE – 44.42 Residual medio-European fluvial forests, Pal. Hab. – 44.45 Sarmatic riverine oak forests, Natura 2000 – 91F0 Riparian mixed forests of *Quercus robur*, *Ulmus leavis* and *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior* or *Fraxinus anguistifolia*, along the great rivers *Ulmenion minoris*) [160].

Полігон знаходиться в межах лісового масиву в прирусловій заплаві р. Дніпро. Мікрорельєф має вирівняний характер з деяким підвищенням у північному напрямку. Характерні ділянки з порушеним ґрунтовим покривом у

результаті педотурбаційної активності кабана. Тип ґрунту – алювіальний дерновий лісовий шаруватий нормальний глеюватий ґрунт. Рівень ґрунтових вод із глибини 171 см.

Рослинність прируслової заплави р. Дніпро у межах дослідженого полігону представлена 60 видами рослин. Деревні рослини представлені 7 видами, серед яких найбільше проективне покриття мають *Quercus robur* та *Ulmus laevis*. Інші види зустрічаються епізодично, внаслідок чого їх середнє покриття по дослідному полігону незначне. Кущі представлені 6 видами, серед яких головну роль відіграють *Rubus caesius* та *Amorpha fruticosa*. Аналіз видового складу угруповання з урахуванням його місцезнаходження дозволив зробити наступне синтаксономічне визначення [161]:

Cl. *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanić 1968 (або *Carpino-Fagetea* Passarge in Passarge et G. Hofmann 1968)

Ord. *Alno-Fraxinetalia excelsioris* Passarge et G. Hofmann 1968

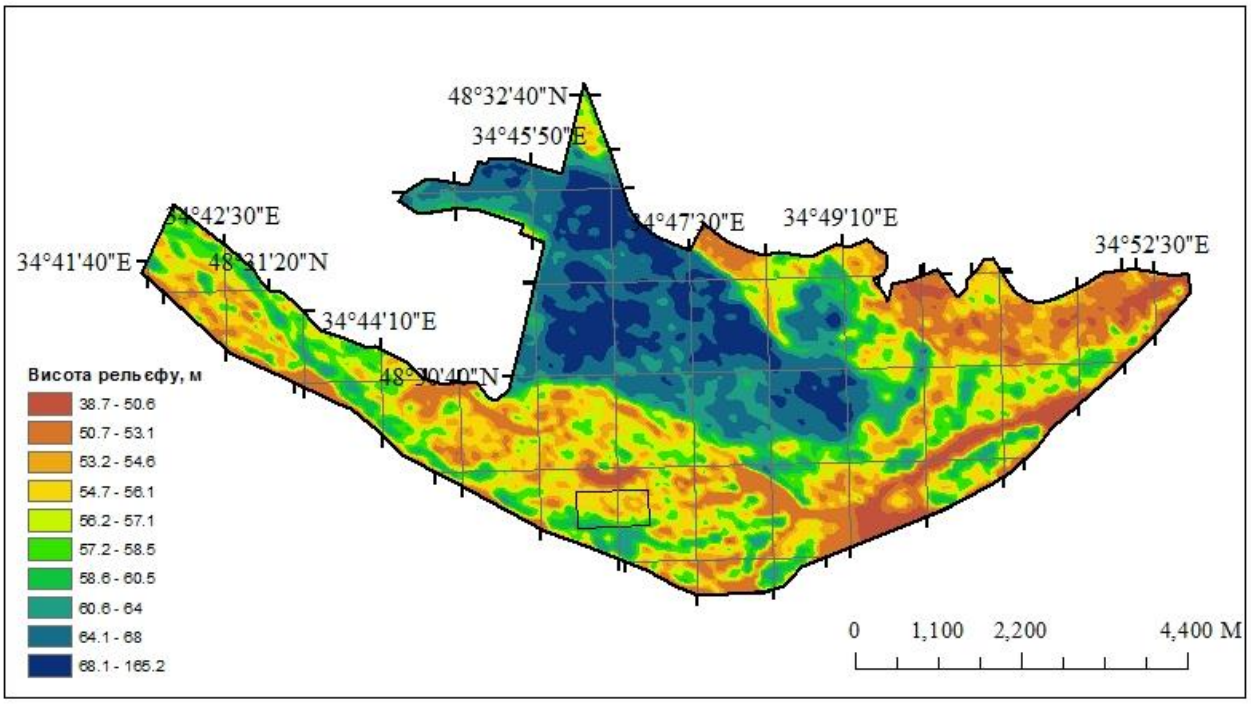
All *Alnion incanae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928

Suball. *Ulmenion minoris* Oberdorfer 1953 – дубово-в’язові заплавні ліси

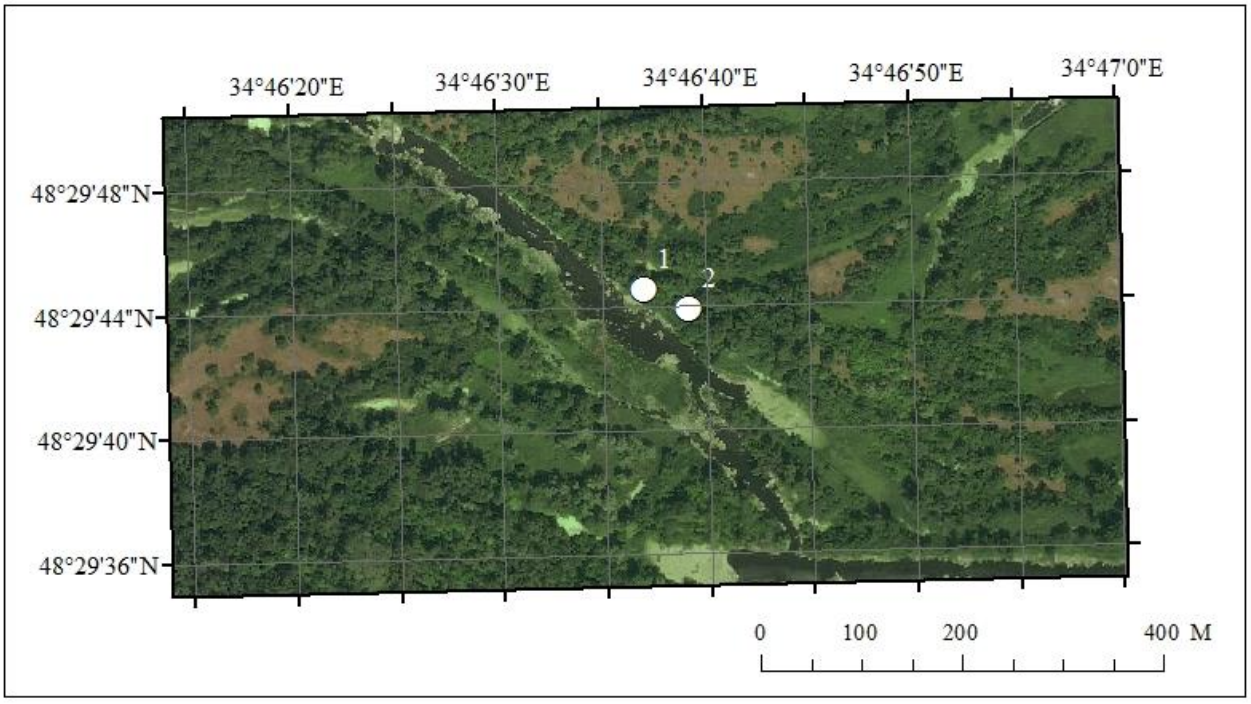
У ієрархічній флористичній класифікаційній системі рослинності Європи Союз *Alnion incanae* та порядок, який його включає *Alno-Fraxinetalia excelsioris*, внесені до класу азональних заплавних лісів *Alno glutinosae-Populetea albae,* хоч відмічається, що кращим розміщенням цих синтаксонів є клас *Carpino-Fagetea* [162]. Субсоюз *Ulmenion minoris* охоплює прибережні мішані ліси з *Quercus robur, Ulmus laevis* та *Ulmus minor, Fraxinus excelsior* або *Fraxinus angustifolia* вздовж великих річок [161].

Полігон № 27

У заплаві р. Дніпро 8 червня 2017 р. було закладено два розрізи в прирусловій діброві (48°29'24" П.Ш., 34°46'37" С.Д.). Розріз № 1 знаходиться у 3 м від русла протоки р. Дніпро на найвищій частині прируслового валу (рис. 2.1.6). Розріз № 2 закладено у 45 м вздовж по руслу річки від № 1 та у 20 м від русла на схилі прируслового валу.



А



В

Рис. 2.1.6 Розміщення розрізів. А – контур природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський» та просторове варіювання висоти рельєфу. В – виноска з карти А з розміщенням розрізів у прирусловій заплаві (знімок з супутника DG, джерело – maps.ovi.com) [163]

Тип біотопу – заплавний дубовий ліс (EUNIS – G1.225 Sarmatic riverine [Quercus] forests, CORINE – 44.42 Residual medio-European fluvial forests, Pal. Hab. – 44.45 Sarmatic riverine oak forests, Natura 2000 – 91F0 Riparian mixed forests of *Quercus robur*, *Ulmus leavis* and *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior* or *Fraxinus anguistifolia*, along the great rivers *Ulmenion minoris*) [155,160].

2.2. Опис рослинності та фітоіндикація

У межах кожного квадрата в полігоні розміром 3×3 м було проведено геоботанічний опис рослинності. Тип лісу за О. Л. Бельгардом [22,164] – ксеромезофільний свіжуватий в'язо-дубняк з кірказоном D_e"1–2. На основі геоботанічних описів виконане фітоіндикаційне оцінювання екологічних факторів за О. Л. Бельгардом [22,164], Я. П. Дідухом [27,28] і Г. Елленбергом [29,30]. Екоморфи рослин наведені за О. Л. Бельгардом [22,164] і В. В. Тарасовим [31]. Ценоморфи представлені степантами, пратантами, псаммофітами, сильвантами й рудерантами. Рівень вологості за гігроморфічною структурою (*Hygr*) оцінений як:

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

де i – рівень вологості; P_i – проективне вкриття рослин відповідної гігроморфи. Трофоморфи представлені оліготрофами (рівень трофності 1), мезотрофами (рівень трофности 2) і мегатрофами (рівень трофности 3). Рівень трофності за трофоморфічною структурою (*Troph_B*) оцінено як:

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

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

Фітоіндикаційні шкали за Я. П. Дідухом [27,28] включають едафічні та кліматичні шкали. До едафічних фітоіндикаційних шкал належать показники гідроморф (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 терморежиму (Tm), омброрежиму (Om), кріорежиму (Cr) і континентальности клімату (Kn). Крім зазначених, виділяється ще шкала освітлення (Lc), що характеризується як мікрокліматична шкалу. Теплові властивості ґрунтів індикуються шкалою терморежиму, а гідротермічні – шкалою омброрежиму. Фітоіндикаційне оцінювання екологічних факторів виконано за методом ідеального індикатора Г. Н. Бузука [165].

Фітоіндикаційні шкали Г. Елленберга [29,30] включають: шкалу освітленості/затінення (9 класів, *Light Regime*), шкалу термоклимата (9 класів, *Temperatures*), шкалу континентальности клімату (9 класів, *Continentality of Climate*), шкала зволоження ґрунтів (12 класів, *Humidity*), шкала кислотності ґрунтів (9 класів, *Acidity*) і шкалу багатства ґрунтів азотом (9 класів, *Nutrients Availability*). Оцінка значень екологічних факторів здійснена за допомогою методу середніх зважених значень індикаторних шкал з урахуванням проективного покриття рослин. Значення шкал Елленберга було перемасштабовано до діапазону аналогічних шкал Дідуха. Таким чином, шкали Дідуха вказують на екологічний діапазон певного виду, а шкали Елленберга вказують на оптимум виду в одних одиницях.

2.3. Морфологія ґрунтів та вимірювання ґрунтових властивостей

Опис морфології ґрунтів проведено відповідно до методики польового опису ґрунтів FAO, генетичний тип профілю ґрунтів визначено за Б. Розановим [32], класифікація ґрунтів - відповідно до IUSS Working Group WRB 2015 [166].

Вимірювання твердості ґрунтів зроблено в польових умовах за допомогою ручного пенетрометра Eijkelkamp на глибину до 100 см з інтервалом 5 см. Середня погрішність результатів вимірювання приладу становить ±8 %. Вимірювання зроблено конусом з розміром поперечного перерізу 2 см^2. У межах кожної точки вимірювання твердості ґрунту зроблено

в однократній повторності. Для проведення вимірювання електропровідності ґрунту *in situ* використався сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Цей сенсор працює разом з портативним приладом HI 993310. Тестер оцінює загальну електропровідність ґрунту, тобто об'єднану провідність ґрунтового повітря, води й ґрунтових часток. Результати вимірювань приладу представлені в одиницях насиченості ґрунтового розчину солями – г/л. Порівняння результатів вимірів приладом HI 76305 з даними лабораторних досліджень дозволили оцінити коефіцієнт перекладу одиниць як 1 дС/м = 155 мг/л [167]. Ґрунтову температуру вимірювали в період з 13 до 14 годин цифровими термометрами WT-1 (ПАО «Склоприлад», http://bit.steklopribor.com, точність – 0,1°С) на глибині 5–7 см. Вимірювання температури зроблені в трикратній повторності в кожній пробній точці. Агрегатну структуру оцінили методом сухого просівання за Савіновим. Установлено процентний вміст таких фракцій: <0,25, 0,25–0,5, 0,5–1, 1–2, 2–3, 3–5, 5–7, 7–10, >10 мм і коріння рослин. Щільність ґрунту оцінили за Качинським, вологість ґрунту – ваговим методом [34].

2.4. Статистичні методи

Для зниження розмірності простору ознак й для запобігання мультіколінеарності предикторів результати вимірювань властивостей середовища піддали аналізу головних компонент. Аналіз головних компонентів виконаний окремо для едафічних властивостей і для фітоиндикаційних показників. У такий спосіб сформовано дві сукупності предикторів властивостей середовища: едафічні та рослинні.

Матрицю чисельностей видів ґрунтових тварин стандартизували з використанням дистанції Хелінджера перед аналізом. Далі був вилучений лінійний тренд угруповання ґрунтової макрофауни. Просторова структура може бути модельована за допомогою безлічі незалежних просторових патернів – головних координат матриці близькості (*PCNM – Principal*

Coordinates of Neighbor Matrices, або більше пізніше назва *MEMs – Moran's eigenvector maps*). Просторові змінні були обчислені після спектральної декомпозиції усіченої матриці відстаней між точками добору проб. Порядок цих змінних відповідає послідовності варіації від великомасштабної до середньо- і детальномасштабної. PCNM-підхід дозволяє одержати *n*-1 просторову змінну з позитивними й негативними власними числами. Для аналізу були відібрані у якості предикторів змінні тільки з позитивними власними числами. Прямий вибір змінні середовища або просторових змінних виконаний за допомогою функції *forward.sel* у пакеті Packfor (доступний за адресою http://www.bio.umontreal.ca/legendre/). Процедура прямого вибору дозволяє відібрати змінні зі значимим ($p < 0{,}05$ після 999 пермутаций) внеском у пояснену варіацію угруповання ґрунтових тварин [168]. Тільки відібрані змінні використалися для подальшого аналізу. Фракціонування варіації [169] виконано для кількісної оцінки пропорцій варіації композиції угруповання, які пояснюються сукупністю змінних середовища або просторових змінних. Відкоректовані значення R^2 дозволили обчислити чисту компоненту варіювання, яка обумовлена факторами навколишнього середовища, чисту просторову компонент і змішану просторову та середовищну компоненти варіювання угруповання. Далі аналіз надмірності (*redundancy analysis* – RDA) і лінійний регресійний аналіз використали для того, щоб з'ясувати характер залежності просторово структурованого варіювання угруповання ґрунтової макрофауни від едафічних і рослинних факторів середовища на великомасштабному, середньомасштабному і детальномасштабному просторових рівнях.

Статистичні розрахунки проведені за допомогою програми Statistica 12.0 і програмної оболонки Project R "R: A Language and Environment for Statistical Computing" (http://www.R-project.org/).Оцінювання довірчих інтервалів і стандартного відхилення чисельності ґрунтових тварин було зроблено за допомогою бутстреп-підходу й виконано засобами пакета bootES [170].

РОЗДІЛ 3.
МОРФО-ГЕНЕТИЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ ЗАПЛАВНИХ ҐРУНТІВ ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКУ «ДНІПРОВСЬКО-ОРІЛЬСЬКИЙ»

3.1. Fluvic Calcic Mollic Gleysol (Loamic, Humic) (Полігон № 16)

Опис профілю 12 травня 2018 р., біогеоценоз у депресії рельєфу, яке упирається у заплаву р. Протіч, природний заповідник «Дніпровсько-Орільський». Розріз знаходиться на відносному піднятті рельєфу на відстані 50 м від болота. Рослинність – в’язова діброва. Характер поверхні ґрунту відносно рівний килимовий, є лісова підстилка з листя, що не розклалося, потужністю 2–3 см, проективне покриття – 20–30 %. Листові пластинки опалого листя помірно розкладене, підстілка однорідна, суха, добре відокремлюється від ґрунту. Травостій має проективне вкриття 70-80 %. Ґрунтоутворююча порода – алювіальні наноси піску. Розкритий рівень ґрунтових вод з глибини 101 см. 26 травня ґрунтові води були на глибині 65 см. Великих позагоризонтних тріщинок не спостерігається. Зустрічаються окремі сліди діяльності ґрунтових безхребетних, які на перемішування горизонтів здійснюють вплив у дерновому горизонті. Ознаки оглеювання з глибини 38–65 см. Новоутворення карбонатів і легкорозчинних солей у вигляді морфологічних елементів не спостерігаються. Складення ґрунту варіює від пухкого до щільного. Генетичний тип профілю – гумусовий диференційований (рис. 3.1.1). Скипання з поверхні ґрунту.

O (3–0 см) – лісова підстилка з проективним покриттям 20–30 %.

Ak1 (0–13 см) – гумусо-акумулятивний карбонатний горизонт. Сірий (N 5/0). Сирий. Зв’язаний супісок. Пухкого складення, помірно переплетений кореневими системами трав'янистих рослин. Дуже слабо агрегований, пилувато-зерниста структура, агрегати не стійкі та розсипаються. Тріщинок немає. Деяка перетертість тваринами. Перехід поступовий, за складенням, кольором і гранулометричним складом.

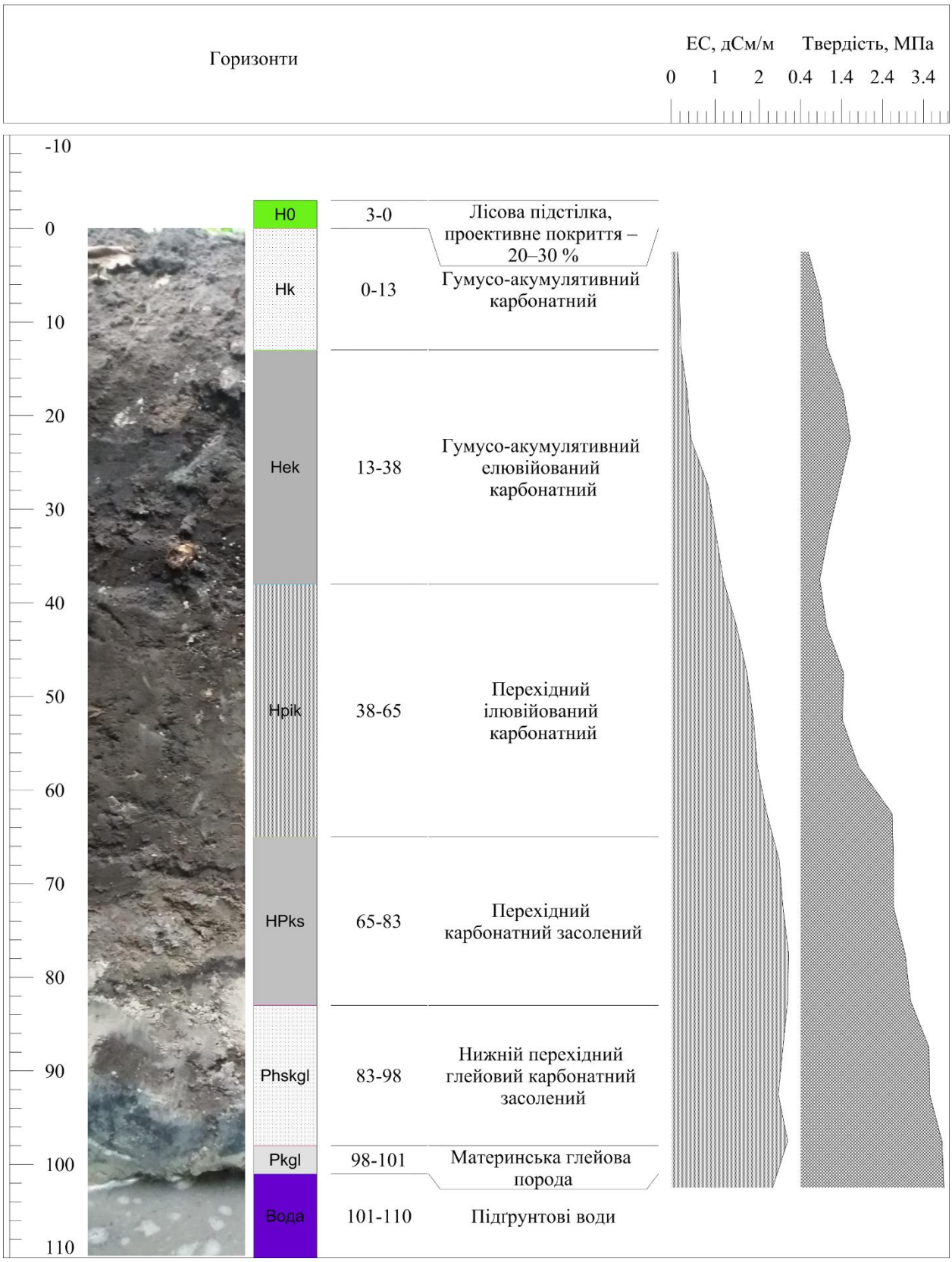


Рис. 3.1.1 Схема ґрунтового профілю полігона 16

Ak2 (13–38 см) – гумусо-акумулятивний елювійований карбонатний горизонт. Темно-сірий (N 4/0). Більш вогкий. Легкий суглинок. Складення щільне.

Окремі корні кущів. Не агрегований. Перехід поступовий за кольором і гранулометричним складом.

ABtlk (38–65 см) – верхній перехідний ілювійований карбонатний горизонт. Темний олівково-сірий (*dark olive gray*) (2.5GY 4/1). Вологуватий. Легкий суглинок більш важкого механічного складу, більш липкий. Щільний. Не агрегований. Корні деревинних рослин. Перехід за кольором поступовий.

CBlk (65–83 см) – перехідний карбонатний засолений горизонт. Олівково-сірий (2.5GY 5/1). Легкий суглинок с піщаною присипкою. Вогкий. Щільний. Незначний вміст коріння. Перехід за кольором, поступовий та не чіткий шириною 2–3 см.

Clk (83–98 см) – глейовий карбонатний засолений горизонт. Зеленувато-сірий (10Y 5/1) з рудими плямами. Вогкий. Гранулометричний склад - легкий суглинок. Щільний. Поховані гумусовані шари товщиною 3–4 см. Перехід різкий за кольором та механічним складом.

Crk (98–101 см) – материнська порода – глейовий засолений алювій з сильними відновлювальними умовами. Інтенсивно сизий блакитно-сірий (2.5PB 5/3) з рудими плямами, вогкий. Гранулометричний склад - легкий суглинок. Пухкий. Вертикальні плями з гумусованим матеріалом, вірогідно сліди розкладених коренів рослин. Ґрунтові води з глибини 101 см.

Класифікаційне положення відповідно до WRB (IUSS Working Group WRB 2015) – Fluvic Calcic Mollic Gleysol (Loamic, Humic).

Твердість ґрунту в поверхневому шарі 0–5 см становить 0.72±0.01 МПа (рис. 3.1.2). До глибини 35–40 см твердість змінюється не суттєво, при цьому спостерігається локальний максимум твердості на глибині 15–20 см. Після глибини 40–45 см відбувається стрімке, практичне лінійне, зростання твердості з глибиною внаслідок чого твердість на глибині 95–100 см набуває значення 3.69±0.09 МПа. Критичне для росту кореневих систем рослин значення твердості у 3 МПа [171] спостерігається на глибині 70–75 см. Це вказує на те, що твердість ґрунту в межах дослідженого полігону може

виступати у якості суттєвого обмежувального фактору, який впливає на структуру трав'янистого рослинного покриву.

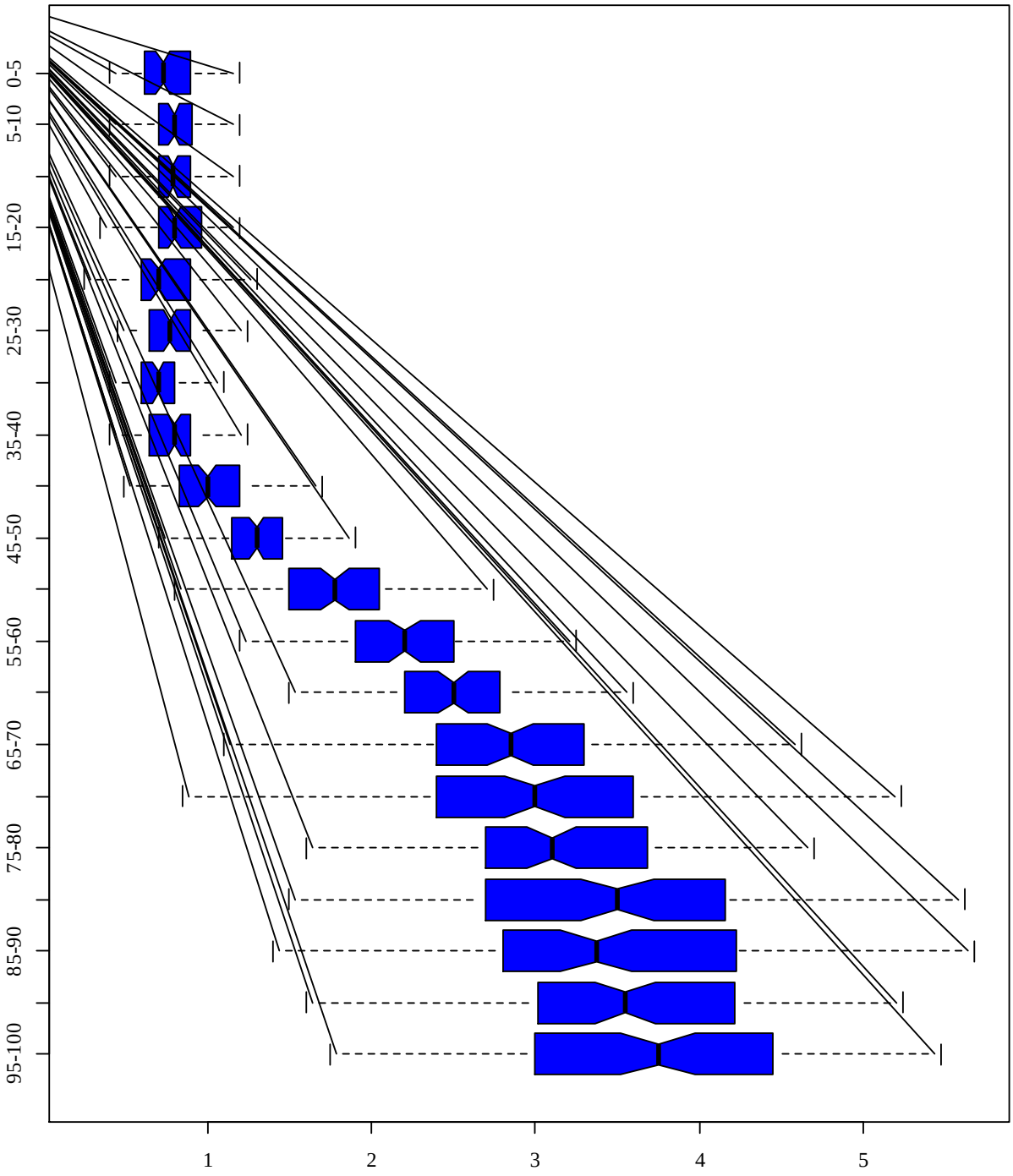


Рис. 3.1.2 Профільний розподіл показників твердості ґрунту (N = 105 по кожному шару ґрунту): ось абсцис – твердість ґрунту (МПа), ось ординат – ґрунтовий шар.

Коефіцієнт варіювання показників твердості ґрунту збільшується з поверхні до глибини 20–25 см, після чого стабілізується на рівні 18,7–29,7 %. Асиметрія розподілу показників твердості на поверхні ґрунту практично

дорівнює нулю і стрімко зростає зі збільшенням глибини ґрунту до шару 30–35 см. Після цієї глибини асиметрія знижується та набуває нульового рівня з глибини 50–55 см. Ексцес розподілу показників твердості на поверхні ґрунту статистично вірогідно не відрізняється від нульового значення. Зі збільшенням глибини ґрунту ексцес розподілу стає позитивним, що вказує на його двовершинність. На глибині 25–30 см ексцес сягає найбільшого рівня, після чого зі збільшенням глибини відбувається його зменшення. З глибини 80–85 см спостерігається від'ємне значення ексцесу, що індикує переважання модальних значень порівняно з випадковою альтернативою.

Електрична провідність поверхневого шару ґрунту становить 0.49±0.06 дСм/м (рис. 3.1.3).

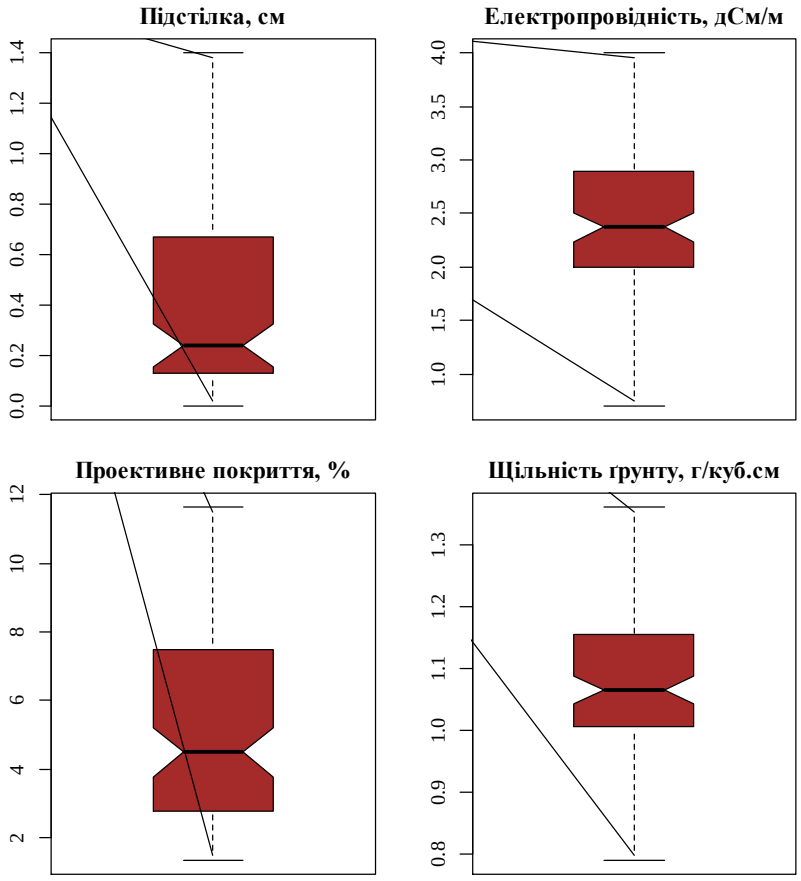


Рис. 3.1.3 Варіювання ґрунтових властивостей – медіана та діапазон мінливості (N = 105)

У 6.6 % випадків вона переважає значення 2 дСм/м, яке є маркером критичного рівня засолення ґрунту, яке здатне обмежувати ріст рослин [172].

Варіювання цього показнику є значною мірою асиметричним з позитивним ексцесом, що свідчить про наявність двох піків у його розподілі. Потужність лісової підстілки варіює від 0 до 4 см з середнім значенням 2.23±0.07 см. Розподіл цього показнику наближений до нормального закону. Вологість поверхневого шару ґрунту на момент проведення дослідження становила 3.58±0.24 % зі значним рівнем варіювання у межах полігону (CV = 69,47 %). Розподіл показників вологості є асиметричним та двовершинним. Щільність поверхневого шару ґрунту варіює у широких межах (від 0,33 до 1,48 г/см^3).

У агрегатній структурі найбільшу роль відіграють макроагрегати розміром більше 10 мм, частка яких становить 23.46±0.98 % (рис. 3.1.4).

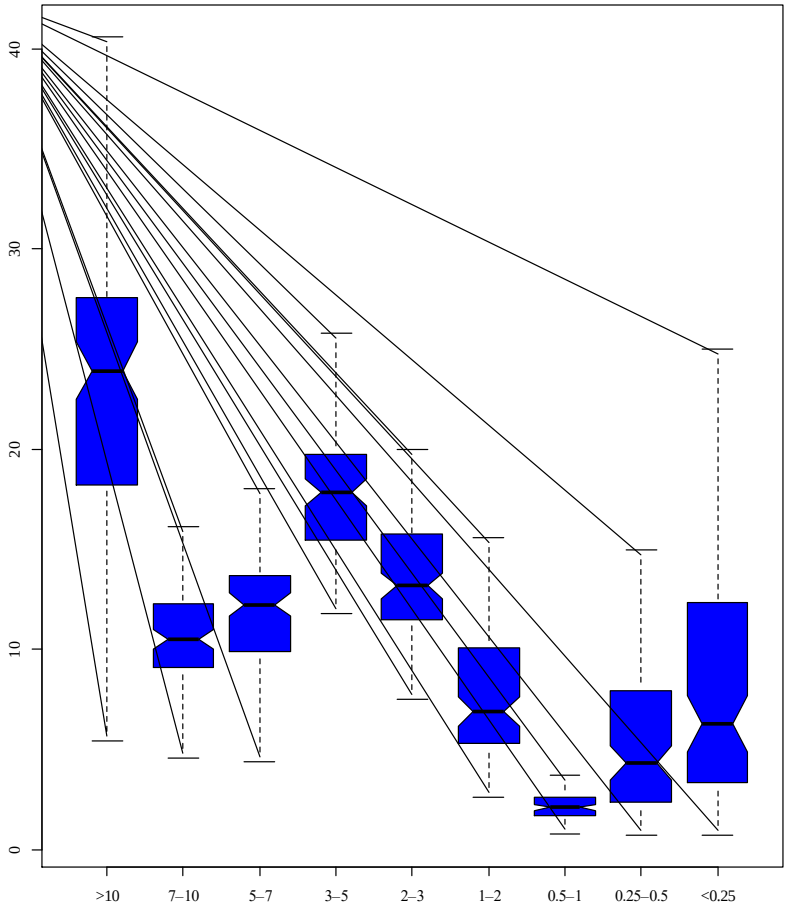


Рис. 3.1.4 Варіювання вмісту агрегатних фракцій. Ось абсцис – розмір агрегатів, ось ординат – вміст фракцій у загальній вазі, % (медіана та діапазон варіювання)

Найбільшим рівнем варіабельності характеризуються агрегати мікроагрегати, коефіцієнт варіювання яких становить 82.3 %. Для агрегатів розміром більше за 5 мм асиметрія є позитивною, а для усіх інших –

негативною. Високий позитивний ексцес характерний для розподілів агрегатів розміром <0,25, 0,25–0,5 та 1–2 мм.

3.2. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Loamic, Protocalcic, Humic, Nechic) (Полігон № 25).

Опис профілю 5 травня 2018 р., білотопольник у заплаві притоку р. Протіч (границя арени р. Дніпро). Опис зроблено 5 травня (додатково – 2 червня) 2018 р. Рослинний покрив – лісова рослинність (білотопольник) (рис. 3.2.1). Трав'янистий покрив – переважно конвалія та розхідник, проективне покриття – 25–30 %. Характер поверхні ґрунту відносно рівний килимовий, на поверхні лісова підстілка потужністю 5–6 см, проективне покриття – 90–100 %. Ґрунтоутворююча порода – пісок борової тераси. Розкритий рівень ґрунтових вод 5 травня – 90 см, потім вода піднялась до рівня 80 см. 2 червня рівень ґрунтових вод становив 122 см. Зустрічаються окремі сліди діяльності ґрунтових безхребетних, які на перемішування горизонтів істотного впливу не здійснюють. Скипання бурхливе з поверхні. Генетичний тип профілю – гідрогенно-диференційований, за будовою – поліциклічний (рис. 3.2.2).

O (6–0 см) – лісова одношарова підстілка, суха, складається з окремих листових пластинок підстілка.

Ak1 (0–7 см) – поверхневий перегнійно-дернинний карбонатний. Сухий. Темно-сіруватий коричневий з вкрапленнями піщаних часток (10YR 4/2). Супісок. Пухкого складення, рясно переплетений коріннями трав'янистих рослин. Структура зернисто-пилувата. Перехід за кольором, складенням та корененасиченністю, чіткий, горизонтальний 2–3 см.

Ak2 (7–35 см) – гумусо-акумулятивний карбонатний горизонт. Свіжий. Забарвлення подібне до поверхневого горизонту. Легкий суглинок. Слабоущільнений, структура слабо виражена. Зрідка спостерігаються коріння

кущів. Перехід поступовий за забарвленням, гранулометричним складом і щільністю складення.

Рис. 3.2.1 Зовнішній вигляд білотопольнику в заплаві притоку р. Протіч

Bk (35–58 см) – перший перехідний карбонатний горизонт. Вологий. Чорний (2.5Y 2.5/1). Середній суглинок, в’язкий, липкий. Складення – щільне, структура слабо виражена. Корні кущів. Перехід поступовий за кольором та гранулометричним складом.

BClk (58–80 см) – другий перехідний глеюватий карбонатний горизонт. Вологий. Сірий (10YR 6/1) з елементами глейового забарвлення в нижній частині. Легкий суглинок с піщаною присипкою. Щільного складення. Коріння в межах ґрунтового розрізу не зустрічається. Перехід різкий за забарвлення і складенням.

Chlk (80–112 см) – глеюватий карбонатний горизонт з акумуляціями органічної речовини. Вологий. Блакитно-сірий (10B 5/1), поступово світлішає з глибиною, Супіщаний. Щільного складення, майже злитий, липкий та пластичний. Перехід за кольором та гранулометричним складом, різкий.

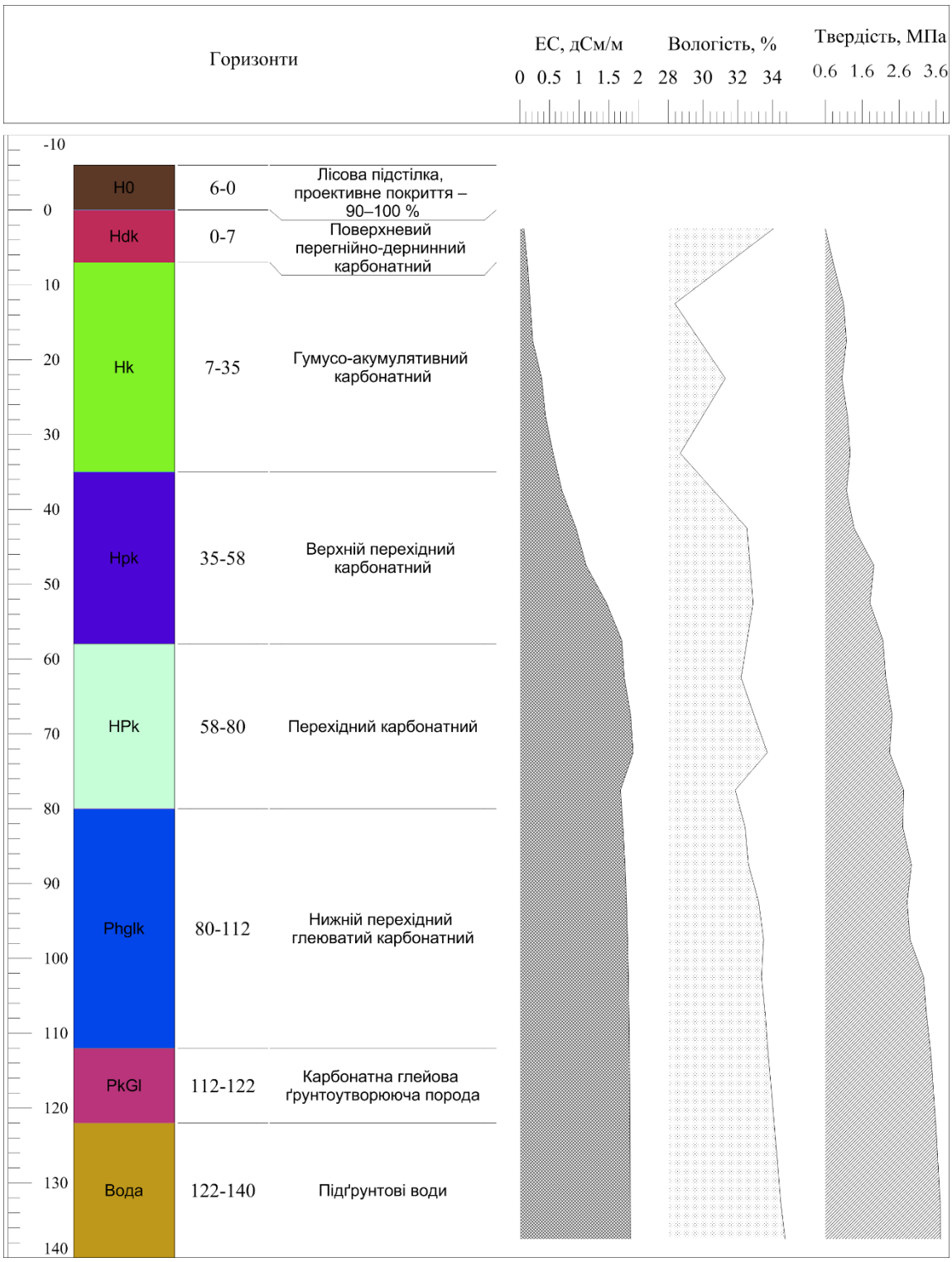


Рис. 3.2.2 Схема ґрунтового профілю полігона 25

Crk (112–122 см) – карбонатна глейова ґрунтоутворююча порода з сильними відновлювальними умовами. Мокрий, світло-оливковий сірий (5Y 6/2) зв’язний пісок.. Щільний, розпадається на великі піщані грудки, які руйнуються при натисканні пальців. Ґрунтові води на рівні 122 см.

Класифікаційне положення за WRB – Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Loamic, Protocalcic, Humic, Nechic).

Твердість ґрунту в поверхневому шарі 0–5 см становить 0.64±0.009 МПа (рис. 3.2.3).

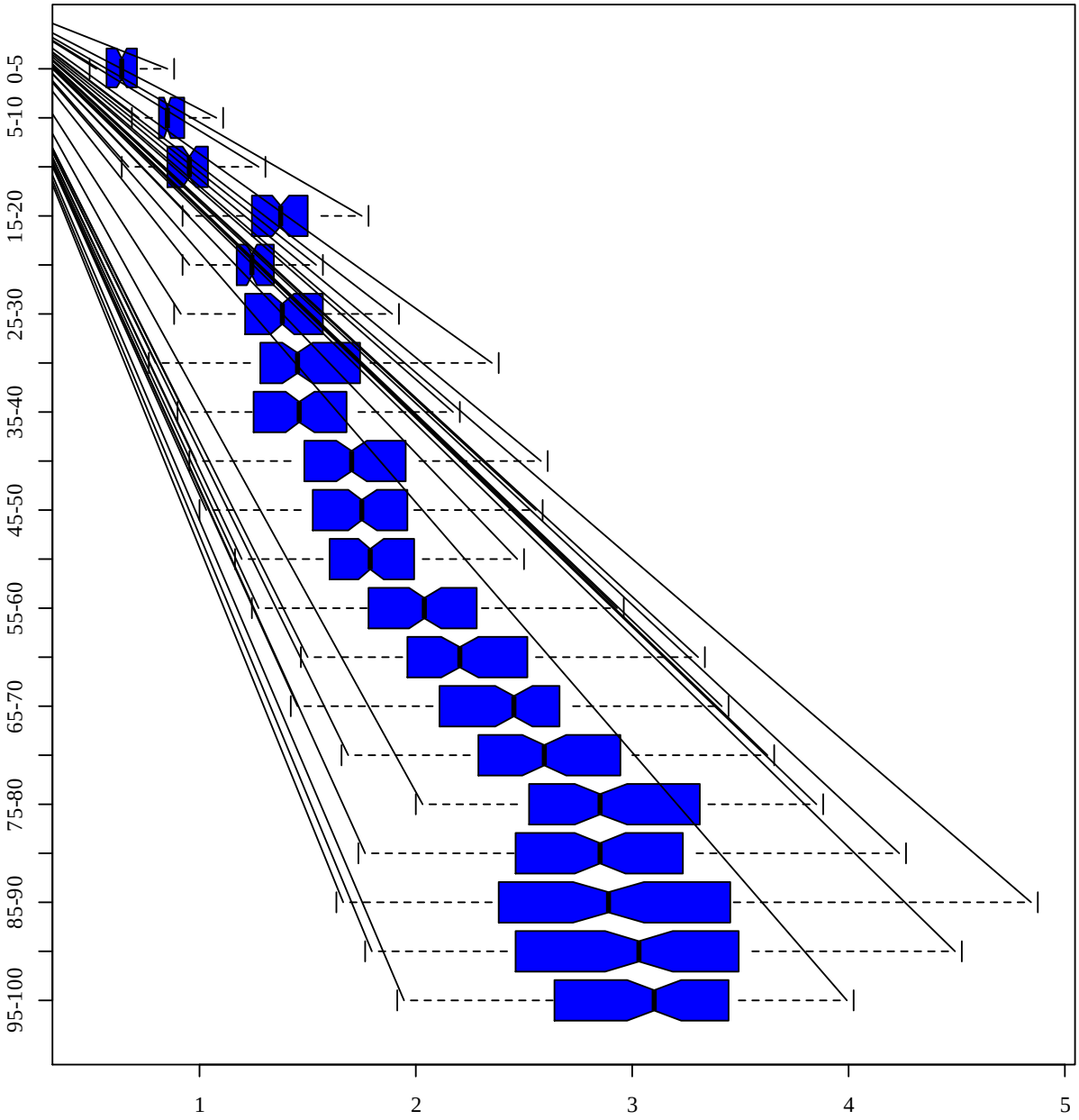


Рис. 3.2.3 Профільний розподіл показників твердості ґрунту (N = 105 по кожному шару ґрунту): ось абсцис – твердість ґрунту (МПа), ось ординат – ґрунтовий шар

З глибиною твердість змінюється практично лінійно і на найбільшій виміряній глибині 95–100 см набуває значення 3.08±0.05 МПа. Критичне для

росту кореневих систем рослин значення твердості у 3 МПа [171] спостерігається на глибині 90–95 см. Це вказує на те, що твердість ґрунту в межах дослідженого полігону може виступати у якості суттєвого обмежувального фактору, який впливає на структуру трав'янистого рослинного покриву. Коефіцієнт варіювання показників твердості ґрунту практично не змінюється з поверхні до глибини 40–45 см, після чого він стабілізується на рівні 16–23 %.

Електрична провідність поверхневого шару ґрунту становить 0.14±0.011 дСм/м (рис. 3.2.4).

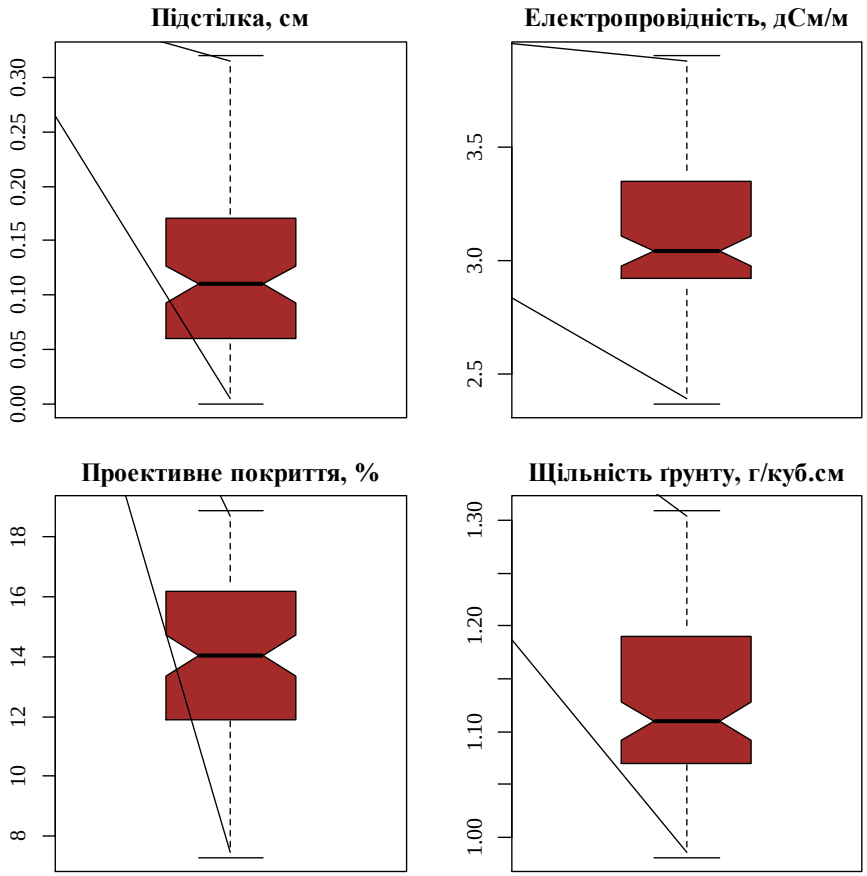


Рис. 3.2.4 Варіювання ґрунтових властивостей – медіана та діапазон мінливості (N = 105)

Цей показник ніколи не переважає значення 2 дСм/м, яке є маркером критичного рівня засолення ґрунту, яке здатне обмежувати ріст рослин [172]. Варіювання цього показнику становить 80.7%. Висота лісової підстілки становила 3.14±0.046 см з коефіцієнтом варіації 15.0 %. Вологість поверхневого шару ґрунту на момент проведення дослідження становила

14.08±0.26 % зі значним рівнем варіювання у межах полігону (CV = 18.83 %). Щільність поверхневого шару ґрунту становив 1.13±0.008 г/см^3 з коефіцієнтом варіації 7.28%.

У агрегатній структурі найбільшу роль відіграють мезоагрегати розміром 0,5–1 мм (20.68%) та 1–2 мм (20.63%) (рис. 3.2.5).

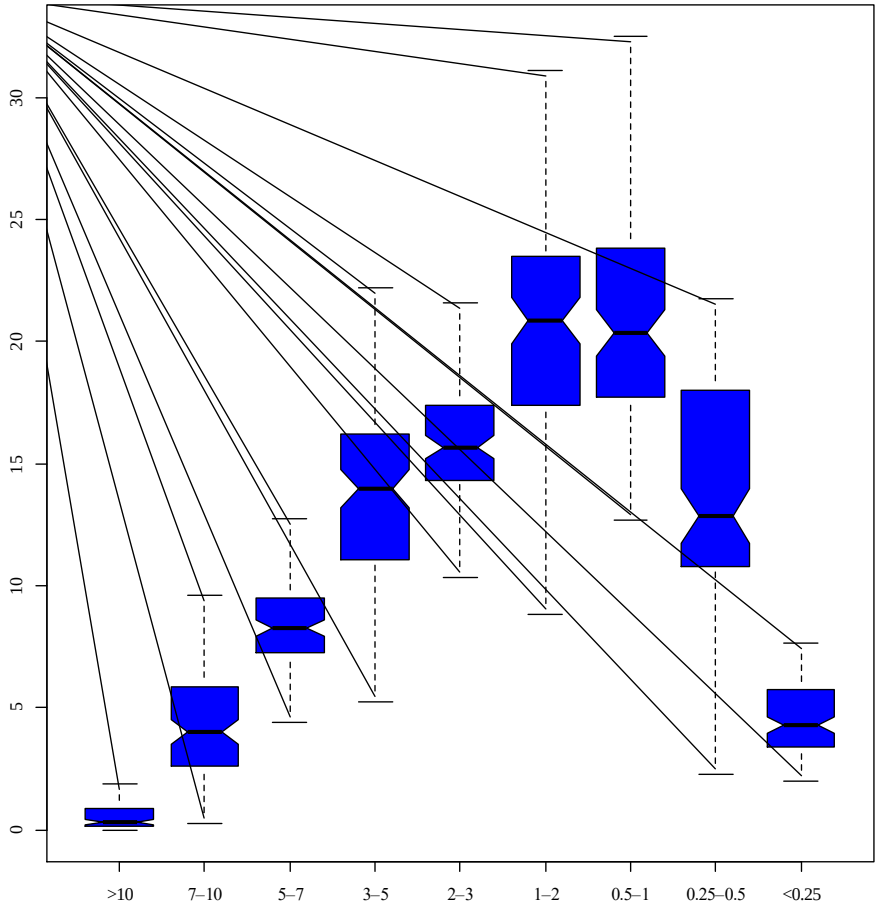


Рис. 3.2.5 Варіювання вмісту агрегатних фракцій. Ось абсцис – розмір агрегатів, ось ординат – вміст фракцій у загальній вазі, % (медіана та діапазон варіювання)

Найбільшим рівнем варіабельності характеризуються макроагрегати, коефіцієнт варіювання яких становить 188.53 %.

3.3. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Arenic, Ochric, Thaptoochric) (Полігон № 26).

Опис профілю.

3 жовтня 2017 р. Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський». Прируслова заплава. Рослинність – в’язова діброва. Поверхня – хвиляста,

вирівняна. Лісова підстилка з листя, що не розклалося, потужністю 1,5–2 см, проективне покриття – 30–40 %, інтенсивно перерита кабаном (рис. 3.3.1).

Рис. 3.3.1. Поверхня ґрунту, яка зазнала педетурбаційного впливу внаслідок риючої активності кабана

Ґрунтоутворююча порода – алювіальний пісок. Розкритий рівень ґрунтових вод – 171 см. Основна маса коренів деревних порід і чагарників зустрічається до глибини 70 см. Наявні окремі сліди діяльності ґрунтових безхребетних, які на перемішування горизонтів істотного впливу не здійснюють. Генетичний тип профілю – гідрогенно-диференційований, за будовою – поліциклічний, шаруватий (рис. 3.3.2).

О (2–0 см) – лісова підстилка з листя дерев і трав’янистих рослин різного ступеня деструкції.

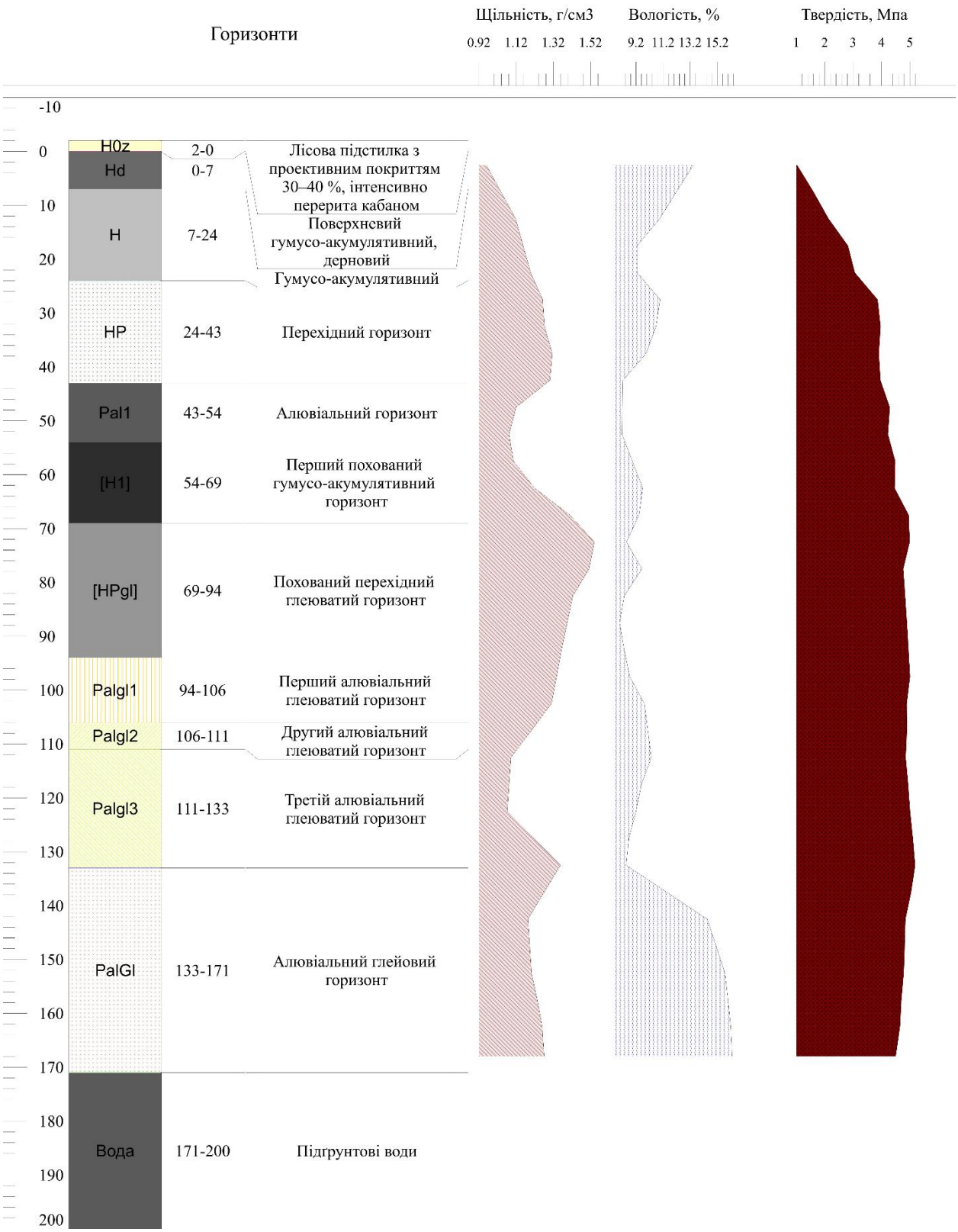


Рис. 3.3.2 Схема ґрунтового профілю полігона 26

A1 (0–7 см) – поверхневий гумусо-акумулятивний, дерновий. Світло-сірий, сухий. супіщаний. Безструктурний, пухкого складення, рясно переплетений кореневими системами трав'янистих рослин. Перехід за складенням, різкий.

A2 (7–24 см) – гумусо-акумулятивний. Світло-сірий, свіжуватий, супіщаний. Безструктурний, складення щільне, помірно корененасичений. Перехід плавний за забарвленням і складенням.

AC (24–43 см) – перехідний горизонт. Неоднорідне сіро-палеве забарвлення з глибиною темніє, зрідка рудуваті плями. Вогкий, супіщаний, Безструктурний, складення щільне. Зустрічаються окремі корні кущів і дерев. Наявні кореневі ходи з темно-забарвленим гумусованим матеріалом пухкого складення і вертикальні гумусовані підтьоки. Різкий хвилястий перехід за кольором і гранулометричним складом.

C (43–54 см) – алювіальний горизонт материнської породи. Світло-сірий зі іржавими плямами, які збільшуються з глибиною. Свіжий, неструктурований пісок. Зрідка зустрічаються вертикальні гумусовані підтьоки. Перехід не чіткий шириною 2–3 см за кольором.

2ACb (54–69 см) – похований гумусо-акумулятивний горизонт. Темно-сірий. Містить фрагменти коріння. Свіжий, безструктурний пісок, щільного складення. Зрідка вертикальні гумусовані патьоки. Перехід за кольором плавний, зона переходу шириною 1,5 см.

2Chlcb (69–94 см) – похований перехідний глеюватий горизонт. Неоднорідний темно-сірий з темно-рудими плямами неправильної форми 3–5 см діаметром. Свіжий, піщаний, щільного складення. Зустрічаються фрагменти коріння. Зрідка вертикальні гумусова ні смуги. Перехід різкий за складенням та кольором.

2Cl1 (94–106 см) – перший алювіальний глеюватий горизонт. Палево-сірий. Пухкий пісок. Вертикальні гумусовані підьоки. Перехід за кольором поступовий.

2Cl2 (106–111 см) – другий алювіальний глеюватий горизонт. Пісок вологий, сірий, пухкий.

2Cl3 (111–133 см) – третій алювіальний глеюватий горизонт. Пісок вологий, рудий, пухкий.

2Cr (133–171 см) – алювіальний глейовий горизонт з сильними відновлювальними умовами в нижній частині горизонту. Пісок вологий, темно-сизий, пухкий. З глибини 171 см – ґрунтові води.

Класифікаційне положення за WRB – Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Arenic, Ochric, Thaptoochric).

Твердість ґрунту в поверхневому шарі 0–5 см становить 0.94±0.027 МПа (рис. 3.3.3).

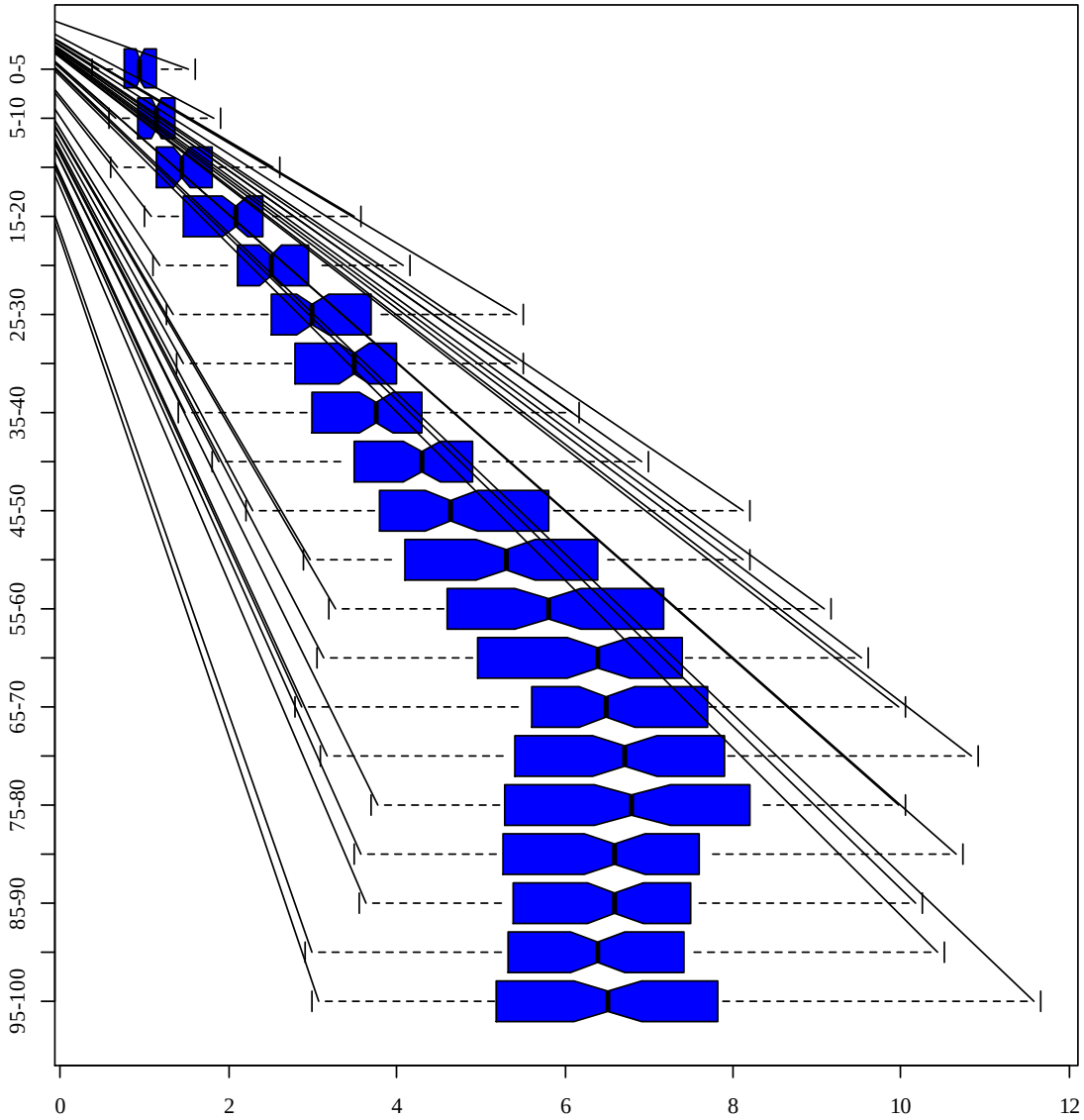


Рис. 3.3.3 Профільний розподіл показників твердості ґрунту (N = 105 по кожному шару ґрунту): ось абсцис – твердість ґрунту (МПа), ось ординат – ґрунтовий шар

З глибиною твердість змінюється практично лінійно до глибини 70–75 см, де набуває найбільшого значення 6.73±0.16 МПа. Критичне для росту кореневих систем рослин значення твердості у 3 МПа [171] спостерігається з глибини 25–30 см. Це вказує на те, що твердість ґрунту в межах дослідженого полігону може виступати у якості суттєвого обмежувального фактору, який впливає на структуру трав'янистого рослинного покриву. Коефіцієнт варіювання показників твердості ґрунту не змінюється закономірно з глибиною та становить 22–35 %.

Електрична провідність поверхневого шару ґрунту становить 0.13±0.014 дСм/м (рис. 3.3.4).

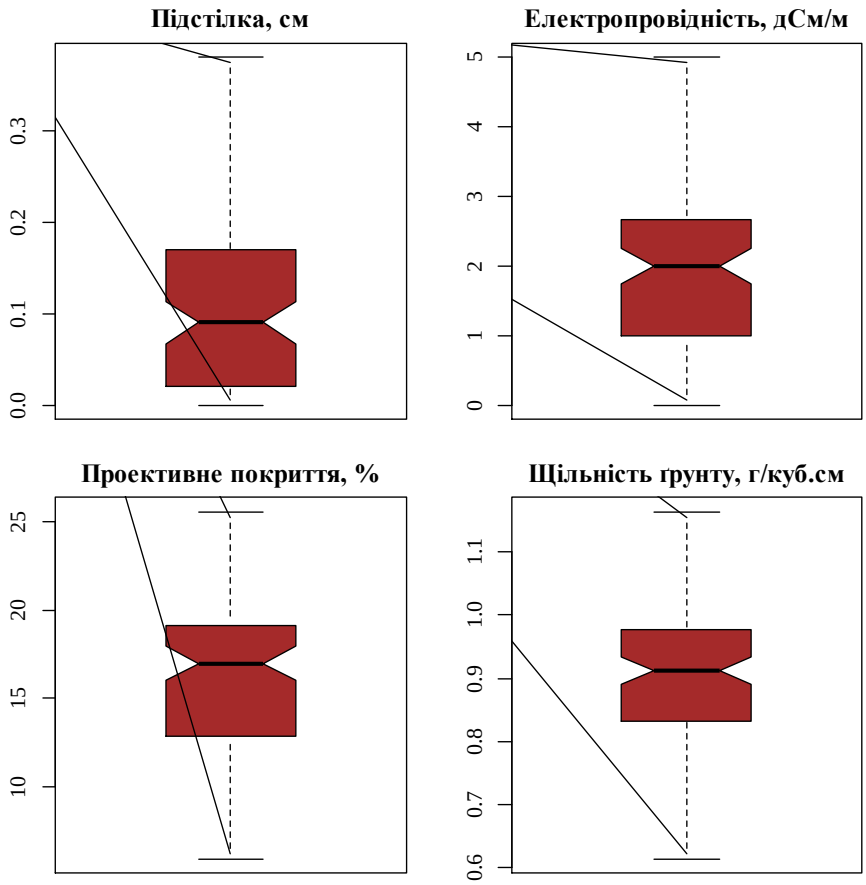


Рис. 3.3.4 Варіювання ґрунтових властивостей – медіана та діапазон мінливості (N = 105)

Цей показник ніколи не переважає значення 2 дСм/м, яке є маркером критичного рівня засолення ґрунту, яке здатне обмежувати ріст рослин [172]. Варіювання цього показнику становить 108.7%. Товщина лісової підстілки становила 2.04±0.14 см з коефіцієнтом варіації 68.7 %. Вологість поверхневого

шару ґрунту на момент проведення дослідження становила 16.32±0.44 % зі значним рівнем варіювання у межах полігону (CV = 27.7 %). Щільність поверхневого шару ґрунту становив 0.91±0.012 г/см^3 з коефіцієнтом варіації 13.74%.

У агрегатній структурі найбільшу роль відіграють мезоагрегати розміром 2–3 мм (26.90%) та 3–5 мм (23.16%) (рис. 3.3.5).

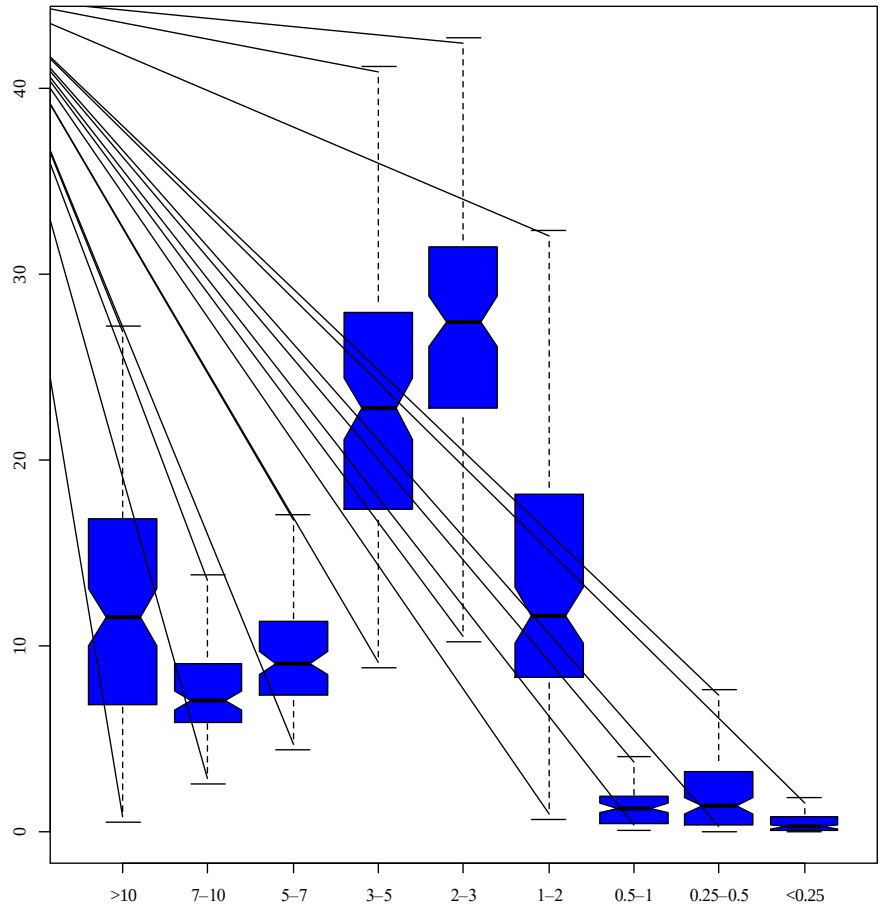


Рис. 3.3.5 Варіювання вмісту агрегатних фракцій. Ось абсцис – розмір агрегатів, ось ординат – вміст фракцій у загальній вазі, % (медіана та діапазон варіювання)

Найбільшим рівнем варіабельності характеризуються мікрокроагрегати, коефіцієнт варіювання яких становить 135.07 %.

3.4. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Loamic, Protocalcic, Humic, Thaptohumic) (Полігон № 27).

Опис профілю 27.1

Характер поверхні ґрунту відносно рівний килимовий, є лісова підстилка з проективним покриттям 70–80 %. Ґрунтоутворююча порода – алювіальний пісок. Розкритий рівень ґрунтових вод – 117 см. Глибина розвитку коренів деревних порід і чагарників до 70 см. Зустрічаються окремі сліди діяльності ґрунтових безхребетних, які на перемішування горизонтів істотного впливу не здійснюють. Спостерігається тенденція до оглеювання у вигляді плям рудого кольору на глибині нижче 50 см. Профіль ґрунту шаруватий, має серію похованих гумусо-акумулятивних горизонтів, переходи різкі за кольором. Скипання з глибини 53 см. Генетичний тип профілю – гідрогенно-диференційований, за будовою – поліциклічний, шаруватий.

О (2–0 см) – лісова підстилка з не розкладеного та напіврозкладеного листя.

А1 (0–6 см) – поверхневий гумусо-акумулятивний, дерновий. Темно-сірувато-бурого кольору, свіжуватий. Середній суглинок, пухкого складення, сильно переплетений кореневими системами трав'янистих рослин. Агрегований, дрібногоріхувата структура, превалюють агрегати 5–8 мм. Спостерігаються тріщини шириною до 1 мм, довжиною 2–3 см, які йдуть в різних напрямках. Спостерігається деяка переритість тваринами. Перехід за кольором, структурою та гранулометричним складом, різкий, хвилястий.

А2 (6–18 см) – гумусо-акумулятивний. Сірувато-бурий з палевим відтінком, свіжуватий. Легкий суглинок. Горіхувато-грудкувата структура, складення щільне. Рясно корененасичений. Спостерігаються кореневі ходи заповнені гумусованим пухким матеріалом. Перехід плавний за структурою та складенням.

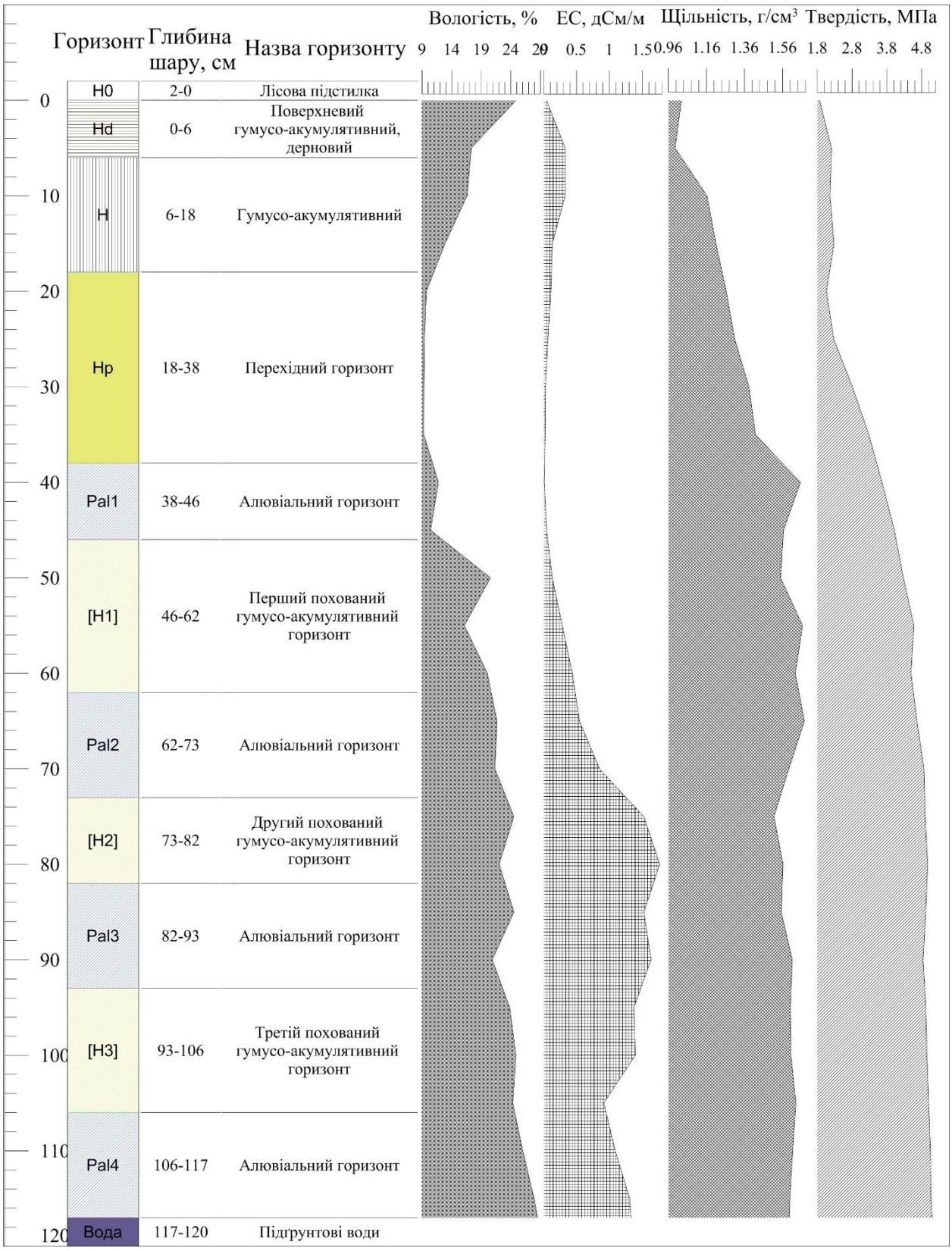


Рис. 3.4.1 Схема ґрунтового профілю полігона 27.1

АВ (18–38 см) – перехідний горизонт. Сірувато-бурий з палевим відтінком, свіжуватий. Легкий суглинок. Грудкувата структура. Складення щільніше за

попередній горизонт. Рясно корененасичений. Спостерігаються кореневі ходи заповнені гумусованим пухким матеріалом. Перехід чіткий за кольором, хвилястий.

С (38–46 см) – горизонт алювіальної материнської породи. Світло-жовтий зі іржавими патьоками. Свіжий, Безструктурний пісок. Фрагментарно спостерігається коріння деревних і чагарникових рослин. Перехід не чіткий шириною 2–3 см за кольором і гранулометричним складом.

2Akb (46–62 см) – перший похований гумусо-акумулятивний карбонатний горизонт. За кольором в межах горизонту здійснюється плавний перехід від темно-бурого до світло-бурого. Свіжий. Безструктурний супісок. Фрагментарно зустрічається коріння. Скипає з глибини 53 см. Перехід за кольором плавний, зона переходу шириною 1,5 см.

2Ck (62–73 см) – алювіальний карбонатний горизонт материнської породи. Мармуровий: на тлі світло-палевого кольору іржаві плями 1,5-2 см в діаметрі. Свіжий, Безструктурний пісок. Перехід за кольором різкий.

3Akb (73–82 см) – другий похований гумусо-акумулятивний карбонатний горизонт. Світло-сірий з іржавими плямами. Піщаний, безструктурний. Спостерігаються вкраплення кореневих ходів заповнених гумусованим матеріалом. Перехід за кольором різкий.

3Ck (82–93 см) – алювіальний карбонатний горизонт материнської породи. Забарвлення неоднорідне подібне до горизонту 2**Ck**. Внутрішня горизонтальна шаруватість за кольором: руді плями і темно-сірі хвилясті мікрошари мають переважно горизонтальний напрямок. Зрідка зустрічаються сильнорозкладені залишки коренівя. Перехід за кольором різкий.

3Aklb (93 – 106 см) – третій похований гумусо-акумулятивний карбонатний глеюватий горизонт. Світло-сірий з іржавими плямами. В середній частині горизонту наявна світла палева смуга. Піщаний, безструктурований. Перехід за кольором різкий.

3Crk (106 – 117 см) – глейовий карбонатний горизонт алювіальної материнської породи з сильними відновлювальними умовами. Піщаного

гранулометричного складу, сірий. Вологий оскільки знаходиться в межах капілярної кайми.

Класифікаційне положення за WRB – Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Loamic, Protocalcic, Humic, Thaptohumic).

3.5. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Loamic, Humic, Thaptoochric) (Полігон №27)

Опис профілю № 27.2. Характер поверхні ґрунту рівний килимовий, є лісова підстилка з листя, що не розклалося, потужністю 2–3 см, проективне покриття – 80 %.

O (2–0 см) – лісова підстилка з не розкладеного та напіврозкладеного листя.

A1 (0–10 см) – поверхневий гумусо-акумулятивний, дерновий. Темно-сірий, свіжуватий. Легкий суглинок. Добре структурований, грудкувато-зернистий, є копроліти. Пухкого складення, рясно переплетений кореневими системами трав'янистих рослин. Тріщини 1,5–2 мм завширшки і 2–3 см довжиною, що не мають правильної орієнтації, знаходяться вздовж педів. Перехід плавний за складенням.

A2 (10–19 см) – гумусо-акумулятивний. Сірий з палевим відтінком. Супісок. Структура грудкувата. Складення більш щільне, ніж у попереднього горизонту, тріщини не спостерігаються. Менш корененасичений, мичкуваті кореневі системи трав'янистих рослин і коріння деревних і чагарникових форм. У межах горизонту з глибиною стає світліше забарвлення і ущільнюється складенням. Перехід плавний за забарвленням і структурою.

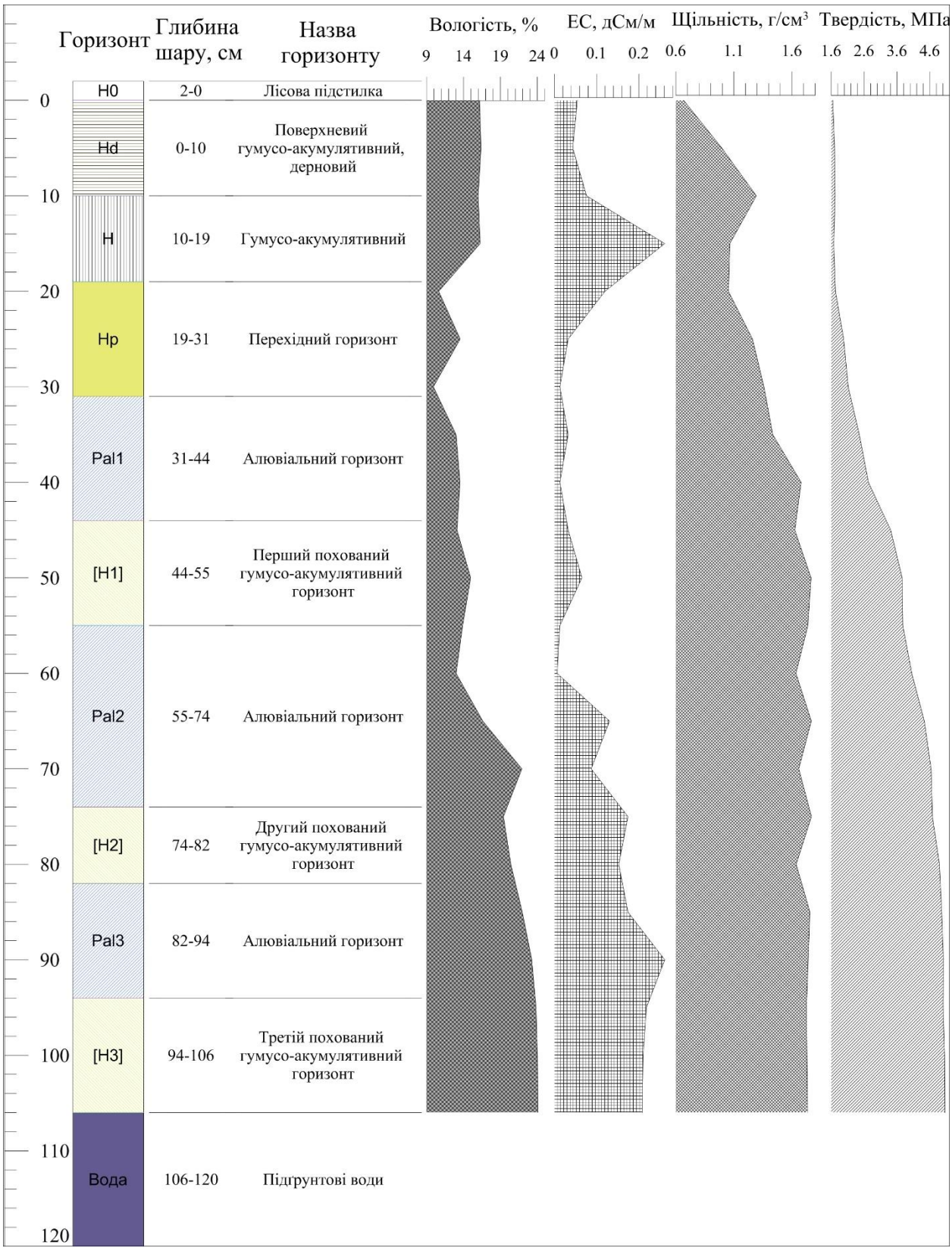


Рис. 3.5.1 Схема ґрунтового профілю полігона 27.2

AC (19–31 см) – перехідний горизонт. Світліше забарвлений і більш вологий. Пісок зв'язний. Неоднорідна суміш піщаного і більш гумусованого матеріалу. Перехід за кольором різкий, межа хвиляста.

C (31–44 см) – алювіальний горизонт материнської породи. Сирий. Забарвлення світло-сіре з палевим відтінком і рудуватими патьоками. Безструктурний пісок. Коріння тільки чагарників або деревних рослин. Вертикальні гумусовані смуги – залишки великих коренів, що розклалися. Перехід за кольором, хвилястий.

2ACb (44–55 см) – перший похований гумусо-акумулятивний горизонт. Сірий з палевим відтінком. Безструктурний зв'язний пісок, помірно корененасичений. Включення гумусового матеріалу по ходам коренів деревної рослинності, що розкладаються. Перехід за кольором, хвилястий з патьоками.

2Cl (55–74 см) – алювіальний глеюватий горизонт. Сірий з палевим відтінком, у верхній частині горизонту іржаві плями і гумусований матеріал. Корені не зустрічаються. Піщаний, безструктурний. Перехід різкий за кольором, межа хвиляста.

2Chlb (74–82 см) – другий похований глеюватий горизонт акумуляції органічної речовини. Вологий. Сірий з наростанням темного відтінку з глибиною. Пісок. Шаруватий розподіл гумусованого матеріалу. Перехід за кольором, різкий.

2Cr (82–103 см) – алювіальний глейовий горизонт з сильними відновлювальними умовами. Вологий. У верхній частині палево-сірий з іржавими плямами орієнтованими переважно в горизонтальному напрямку. Гумусові смуги 0,5 см шириною і 2–3 см довжиною орієнтовані в вертикальному напрямку. Нижня частина горизонту над рівнем ґрунтових вод – сизий вологий пісок. Рівень ґрунтових вод в різні періоди досліджень коливався від 94 до 103 см.

Класифікаційне положення за WRB – Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Loamic, Humic, Thaptoochric).

Твердість ґрунту в поверхневому шарі 0–5 см становить 1.83±0.014 МПа (рис. 3.5.2).

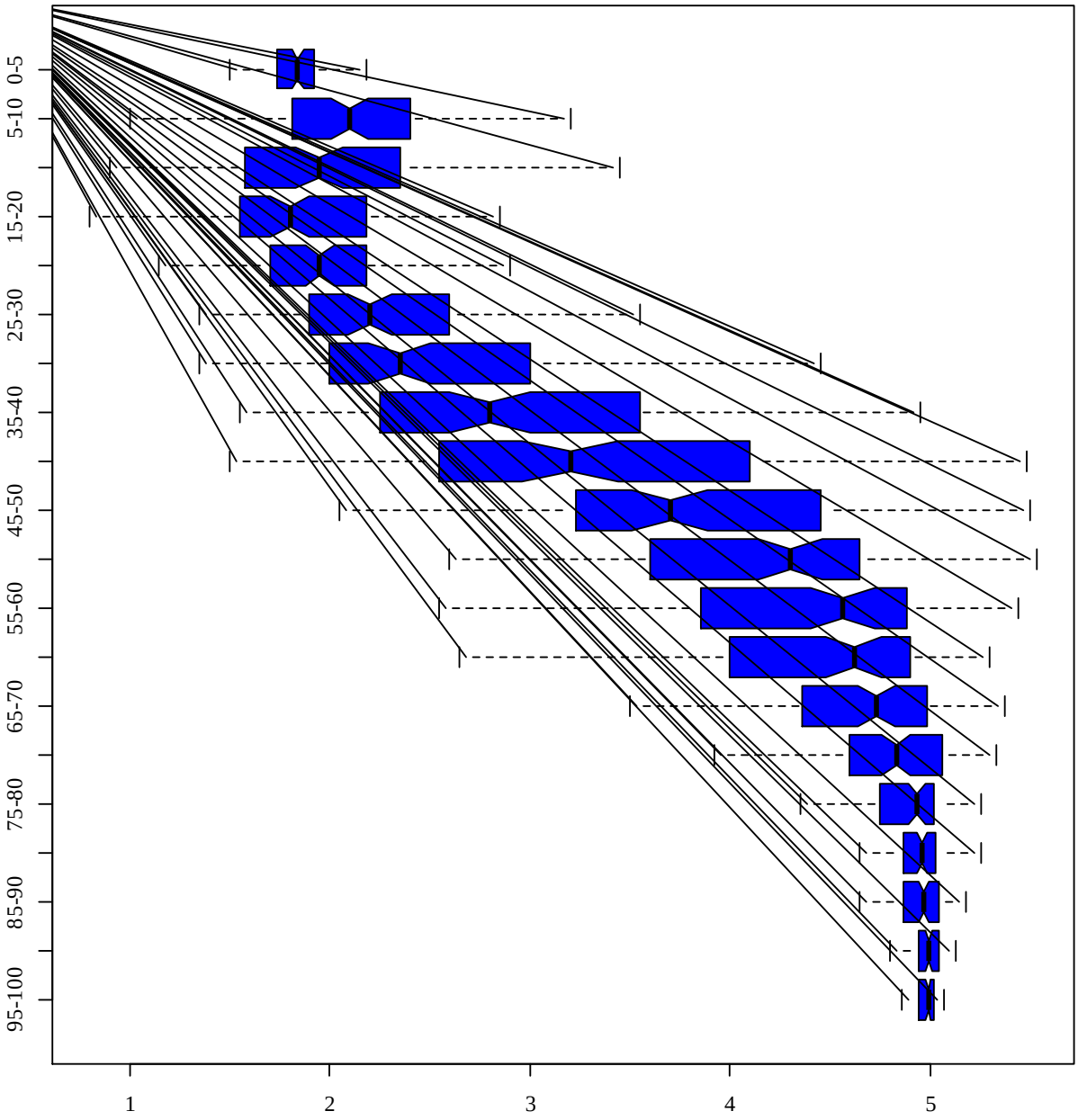


Рис. 3.5.2 Профільний розподіл показників твердості ґрунту (N = 105 по кожному шару ґрунту): ось абсцис – твердість ґрунту (МПа), ось ординат – ґрунтовий шар

На глибині 5–10 см спостерігається локальний максимум, де твердість набуває значення 2.11±0.047 МПа. Після локального мінімуму на глибині 15–20 см твердість відновлює зростання, що відбувається практично лінійно до глибини 55–60 см, після чого швидкість зростання з глибиною уповільнюється та з глибини 75–80 см суттєвих змін у твердості не спостерігається. Критичне

для росту кореневих систем рослин значення твердості у 3 МПа [171] спостерігається з глибини 35–40 см. Це вказує на те, що твердість ґрунту в межах дослідженого полігону може виступати у якості суттєвого обмежувального фактору, який впливає на структуру трав'янистого рослинного покриву. Коефіцієнт варіювання показників твердості ґрунту має два локальних максимуми – на глибині 15–20 та 35–40 см (27.9 та 30.3 % відповідно).

Електрична провідність поверхневого шару ґрунту становить 0.24±0.017 дСм/м (рис. 3.5.3).

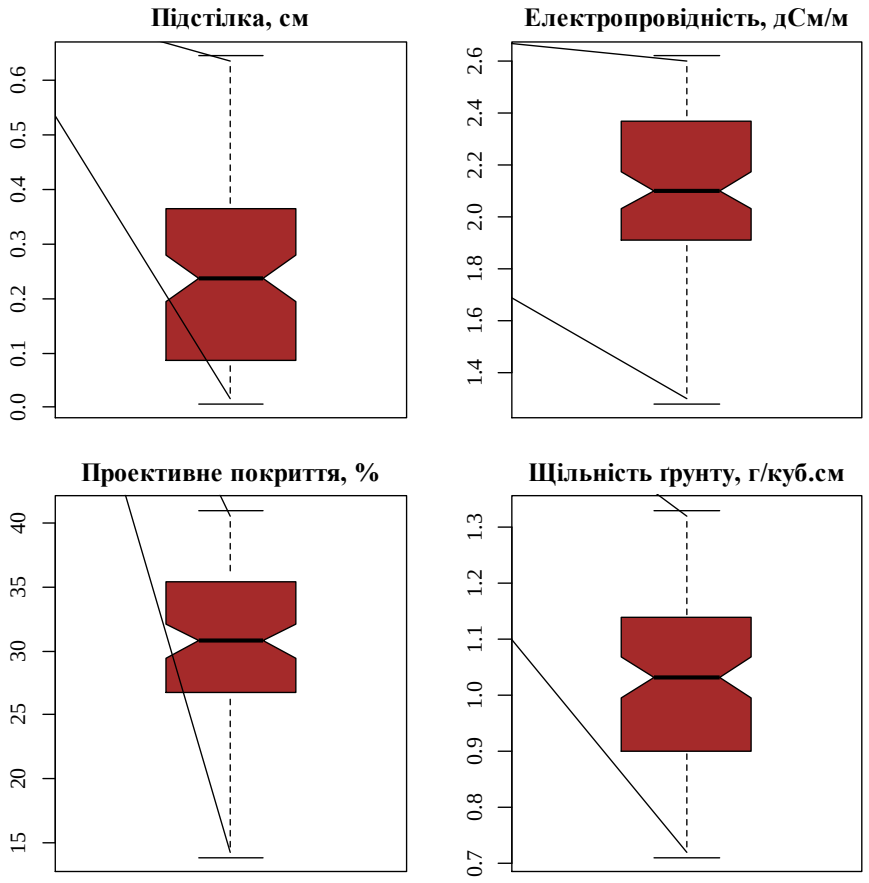


Рис. 3.5.3 Варіювання ґрунтових властивостей – медіана та діапазон мінливості (N = 105)

Цей показник ніколи не переважає значення 2 дСм/м, яке є маркером критичного рівня засолення ґрунту, яке здатне обмежувати ріст рослин [172]. Варіювання цього показнику становить 71.8%. Товщина лісової підстілки становила 2.1±0.031 см з коефіцієнтом варіації 15.4 %. Вологість поверхневого

шару ґрунту на момент проведення дослідження становила 30.5±0.58 % з помірним рівнем варіювання у межах полігону (CV = 19.4 %). Щільність поверхневого шару ґрунту становив 1.02±0.015 г/см^3 з коефіцієнтом варіації 14.7%.

У агрегатній структурі найбільшу роль відіграють макроагрегати розміром більше 10 мм (21.8%) та мезоагрегати розміром 3–5 мм (17.9%) (рис. 3.5.4).

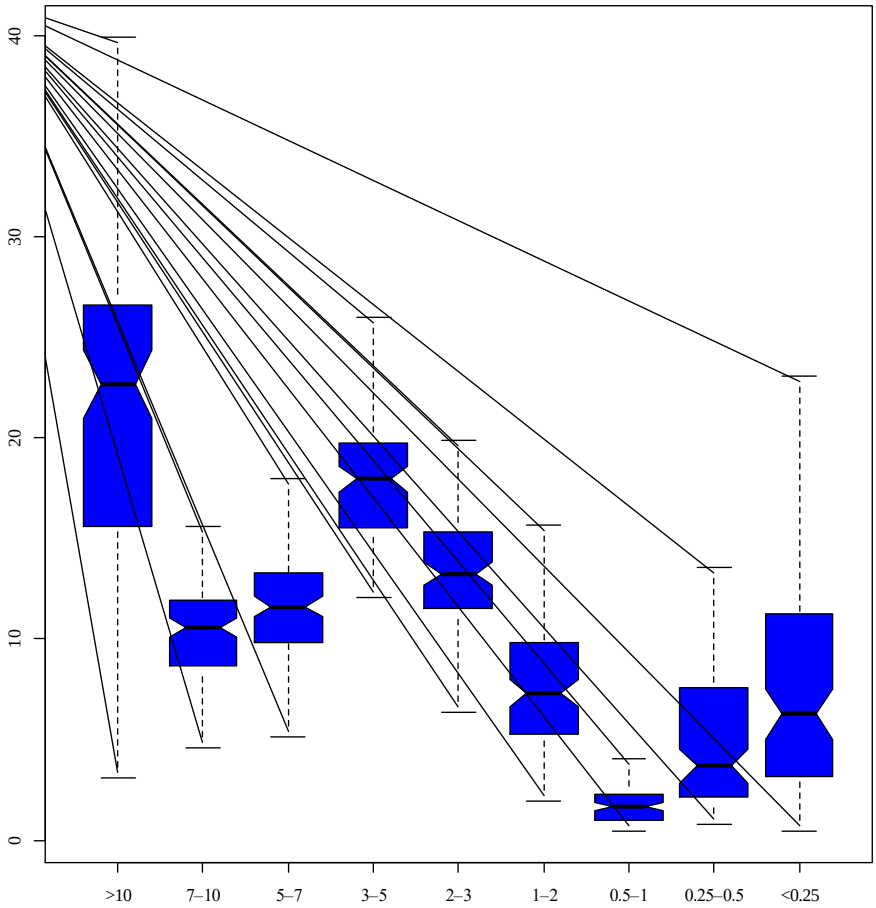


Рис. 3.5.4 Варіювання вмісту агрегатних фракцій. Ось абсцис – розмір агрегатів, ось ординат – вміст фракцій у загальній вазі, % (медіана та діапазон варіювання)

Найбільшим рівнем варіабельності характеризуються мікрокроагрегати, коефіцієнт варіювання яких становить 80.6 %.

3.6. Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Arenic, Ochric) (Полігон № 29)

Опис профілю 29.1. 5 жовтня 2018 р. Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський». Розріз закладено на вирівняній ділянці прируслової заплави, характер поверхні хвилястий. Рослинність - в’язова діброва. Проективне покриття травостою – 40–60 %. Лісова підстилка з листя і залишків трав’янистих видів потужністю 2–3 см, проективне покриття – 30–40 %. Ґрунтоутворююча порода – алювіальні піщані відклади. Розкритий рівень ґрунтових вод – 140 см. Зустрічаються окремі сліди діяльності ґрунтових безхребетних, які на перемішування горизонтів істотного впливу не здійснюють. Скипання з HCl відсутнє. Генетичний тип профілю – гідрогенно-диференційований, за будовою – поліциклічний, шаруватий (рис. 3.6.1).

O (3–0 см) – лісова підстилка з листя дерев і трав’янистих рослин різного ступеня деструкції.

A1 (0–2 см) – поверхневий гумусо-акумулятивний, дерновий. Світло-сірий, сухий, легкосуглинковий. Безструктурний, пухкого складення, рясно переплетений кореневими системами трав'янистих рослин. Легко відокремлюється від наступного горизонту. Перехід різкий за забарвленням, структурою, щільністю та корененасиченістю.

A2 (2–13 см) – гумусо-акумулятивний. Буро-сірий з гумусованими плямами, свіжий, легкосуглинковий. Корененасичений. Структура – пилувато-зерниста, агрегати не стійки, легко розсипаються при натисканні пальцями. Складення щільне. Перехід поступовий за забарвленням.

A/C (13–23 см) – перехідний горизонт. Забарвлення неоднорідне – на фоні основної маси бурого кольору спостерігаються плями світло-жовтого кольору різного розміру з дифузними контурами. Легкосуглинковий. вологий, Структура пилувато-зерниста, агрегати легко руйнуються при натисканні. Складення щільне. Зустрічаються корені кущів та дерев. Наявні кореневі ходи з темно-забарвленим гумусованим матеріалом пухкого складення. Різкий хвилястий перехід за кольором, гранулометричним складом, структурою і щільністю.

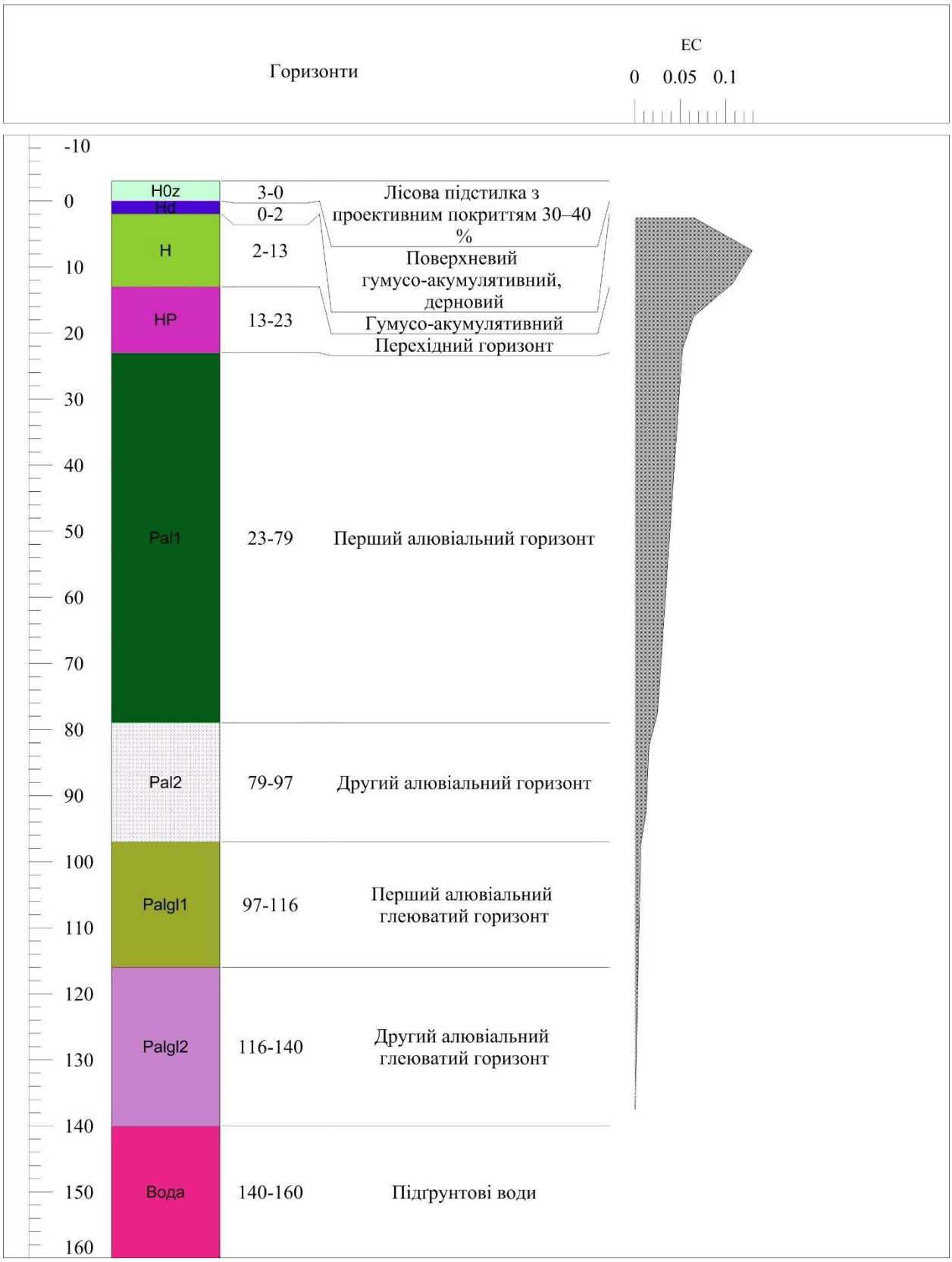


Рис. 3.6.1 Схема ґрунтового профілю полігона 29.1

С1 (23–79 см) – перший алювіальний горизонт. Світло-жовтого забарвлення з іржавими плямами, які збільшуються з глибиною. Піщаний, безструктурний,

свіжий. Зрідка зустрічаються вертикально орієнтовані смуги матеріалу профарбованого органічною речовиною. Перехід не чіткий шириною 2–3 см за кольором.

C2 (79–97 см) – другий алювіальний горизонт. Світло-сірий, шаруватий. Шари гумусованого матеріалу потужністю 0,5–1 см з інтервалом 1,5–2 см.

Темніше забарвлені шари потужністю 0,5-1 см чергуються з світло-сірим матеріалом потужністю 1,5-2 см. Піщаний, щільного складення, вологий. Зустрічаються корені дерев. Перехід за кольором та вологістю плавний, зона переходу шириною 1,5 см.

Cl1 (97–116 см) – перший алювіальний глеюватий горизонт. Іржаво-сірий з іржавими плямами та горизонтальними смугами гумусованого матеріалу. Піщаний, пухкого складення. Перехід за кольором та вологістю різкий.

Cl2 (116–140 см) – другий алювіальний глеюватий горизонт. Пухкий мокрий пісок Бурувато-сіре і блакитно-сірувате забарвлення відповідає відновлюваним умовам і властивостям gleyic. З глибини 140 см – ґрунтові води.

Класифікаційне положення за WRB – Gleyic Pantofluvic Fluvisol (Arenic, Ochric).

3.7. Fluvic Mollic Gleysol (Loamic, Humic) (Полігон № 29)

Опис профілю 29.2. 5 жовтня 2018 р. Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський». Розріз закладено в локальному зниженні прируслової заплави Поверхня – хвиляста, вирівняна. Рослинність - в’язова діброва, проективне покриття травостою – 10–20 %. Лісова підстилка потужністю 5–6 см, проективне покриття – 30–40 %. Ґрунтоутворююча порода – алювіальний пісок. Розкритий рівень ґрунтових вод – 110 см. Зустрічаються окремі сліди діяльності ґрунтових безхребетних, що має обмежений педотурбаційний вплив. Скипання з HCl відсутнє. Генетичний тип профілю –

гідрогенно-диференційований, за типом будови – поліциклічний, шаруватий (рис. 3.7.1).

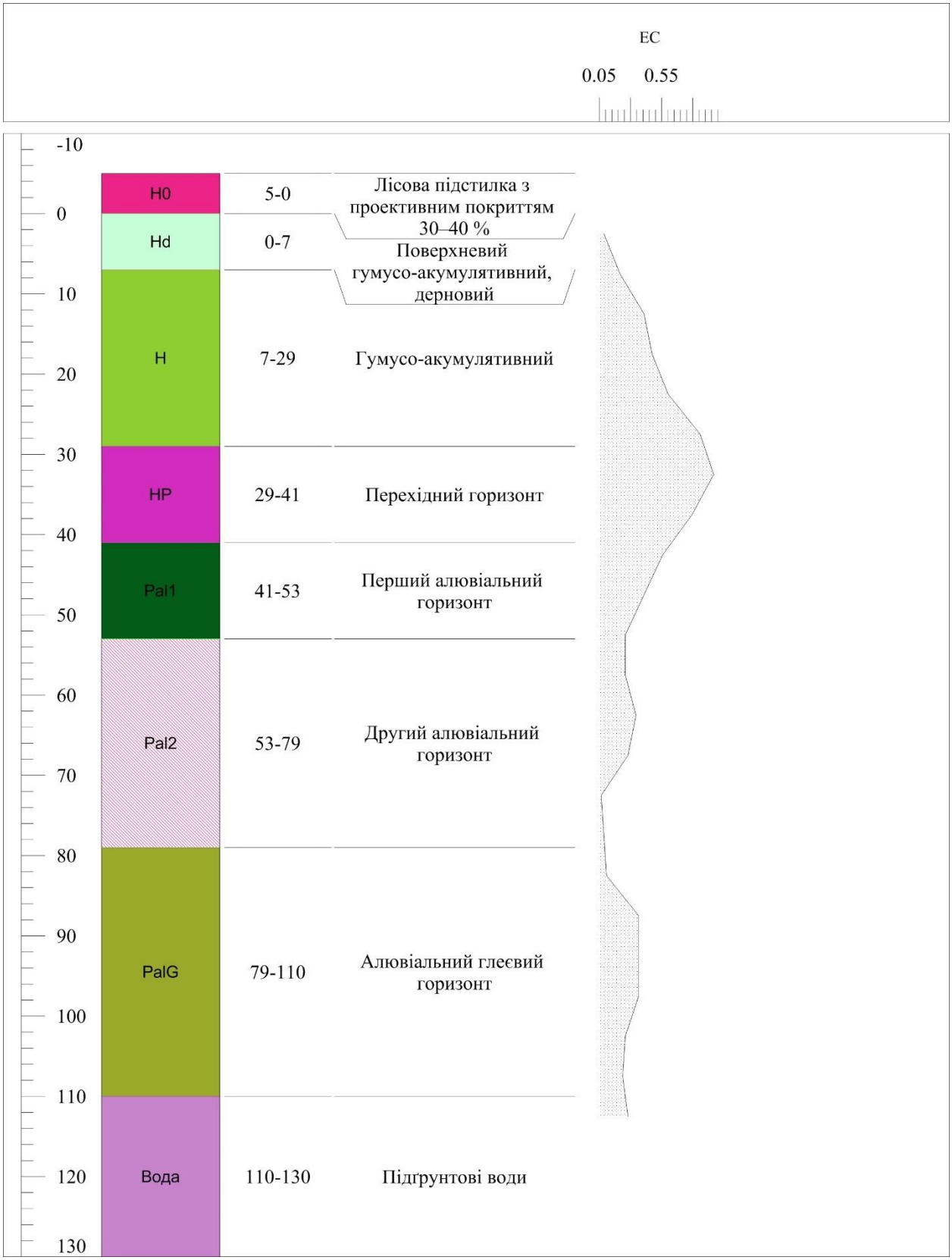


Рис. 3.7.1. Схема ґрунтового профілю полігона 29.2

О (5–0 см) – стратифікована лісова підстилка з листя дерев і решток трав’янистих видів. Суха, легко розсипається.

А1 (0–7 см) – поверхневий гумусо-акумулятивний, дерновий. Забарвлення буре і темно-сіре. Свіжий. Легкий суглинок. Пухкого складення, рясно переплетений кореневими системами трав'янистих рослин та листям, що розкладається. Дрібногрудкувато-зернистий, агрегати легко розсипаються при натисканні. Матеріал горизонту легко відокремлюється від наступного горизонту. Перехід різкий за кольором, структурою та корененасиченністюй.

А2 (7–29 см) – гумусо-акумулятивний. Буро-сірий з плямами більш гумусованого матеріалу. Вологий. Легкий суглинок. Структура – пилувато-зерниста, агрегати не стійки, легко розсипаються при натисканні. Складення пухке. Наявне коріння кущів. Перехід різкий хвильоподібний за кольором.

АС (29–41 см) – перехідний горизонт. Сірий з темно-сірими або іржавими плямами. Вологий. Легкий суглинок. Безструктурний, пухкого складення. Зустрічаються окремі корені кущів та дерев. Перехід поступовий за кольором, не чіткий.

Clc1 (41–53 см) – перший алювіальний горизонт. Світло-сірий зі іржавими плямами неправильної форми, які витягнуті переважно у горизонтальному напрямку. Вологий, Піщаний, безструктурний, пухкого складення. Наявні корені деревних порід. Перехід не чіткий шириною 2–3 см за кольором.

Clc2 (53–79 см) – другий алювіальний піщаний горизонт. Вологий. Строкато забарвлений іржаво-сірий, сірувато-блакитний, буруватий. Шари з гумусованого матеріалу 0,5–1 см з інтервалом 1,5–2 см. Темніше забарвлені шари потужністю 0,5-1 см чергуються з світло-сірим матеріалом потужністю 1,5-2 см. Пухкий, безструктурний пісок. Зустрічаються корені деревних порід. Перехід за кольором та вологістю різкий.

Clr (79–110 см) – алювіальний глеєвий піщаний горизонт. Забарвлення притаманне відновлюваним умовам – сірувато-блакитне, іржаво-сіре і темно-сіре. Пухкого складення з горизонтальними темно-сірими глеєвими плямами та іржавими шарами. З глибини 110 см – ґрунтові води. Частина горизонту над

рівнем грунтових вод характеризується сильними відновлювальними умовами.

Класифікаційне положення за WRB – Fluvic Mollic Gleysol (Loamic, Humic).

Твердість ґрунту в поверхневому шарі 0–5 см становить 1.29±0.023 МПа (рис. 3.7.2).

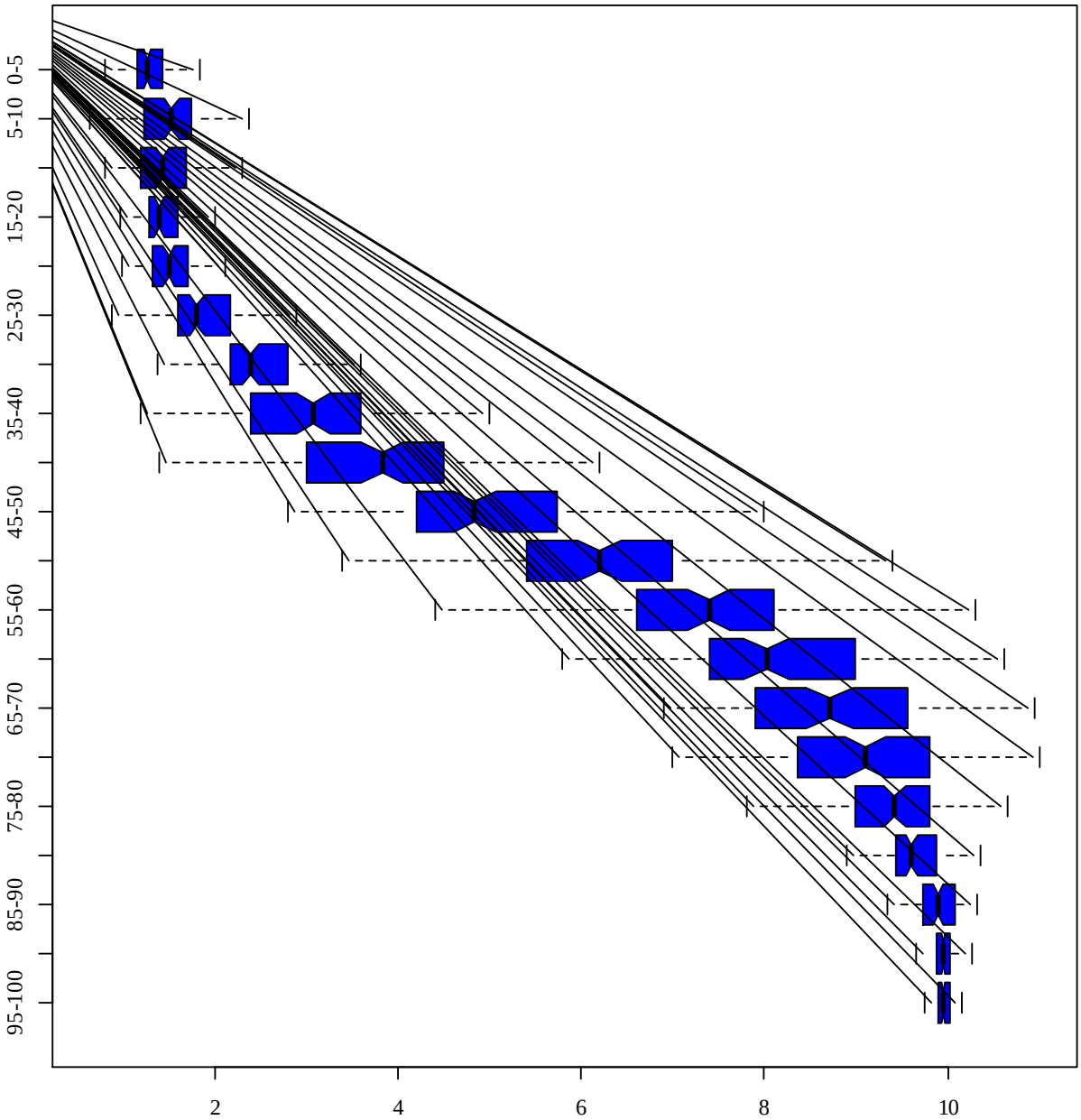


Рис. 3.7.2 Профільний розподіл показників твердості ґрунту (N = 105 по кожному шару ґрунту): ось абсцис – твердість ґрунту (МПа), ось ординат – ґрунтовий шар

До глибини 25–30 см твердість повільно змінюється з глибиною. У діапазоні глибин 30–65 см зміни твердості з глибиною практично лінійними, після чого збільшення твердості з глибиною уповільнюється. У цілому, тренд мінливості твердості з глибиною має S-подібний вигляд. Критичне для росту кореневих систем рослин значення твердості у 3 МПа [171] спостерігається з глибини 35–40 см. Це вказує на те, що твердість ґрунту в межах дослідженого полігону може виступати у якості суттєвого обмежувального фактору, який впливає на структуру трав'янистого рослинного покриву. Коефіцієнт варіювання показників твердості ґрунту має два локальних максимуми – на глибині 5–10 та 45–50 см (23.9 та 27.7 % відповідно).

Електрична провідність поверхневого шару ґрунту становить 0.22±0.009 дСм/м (рис. 3.7.3).

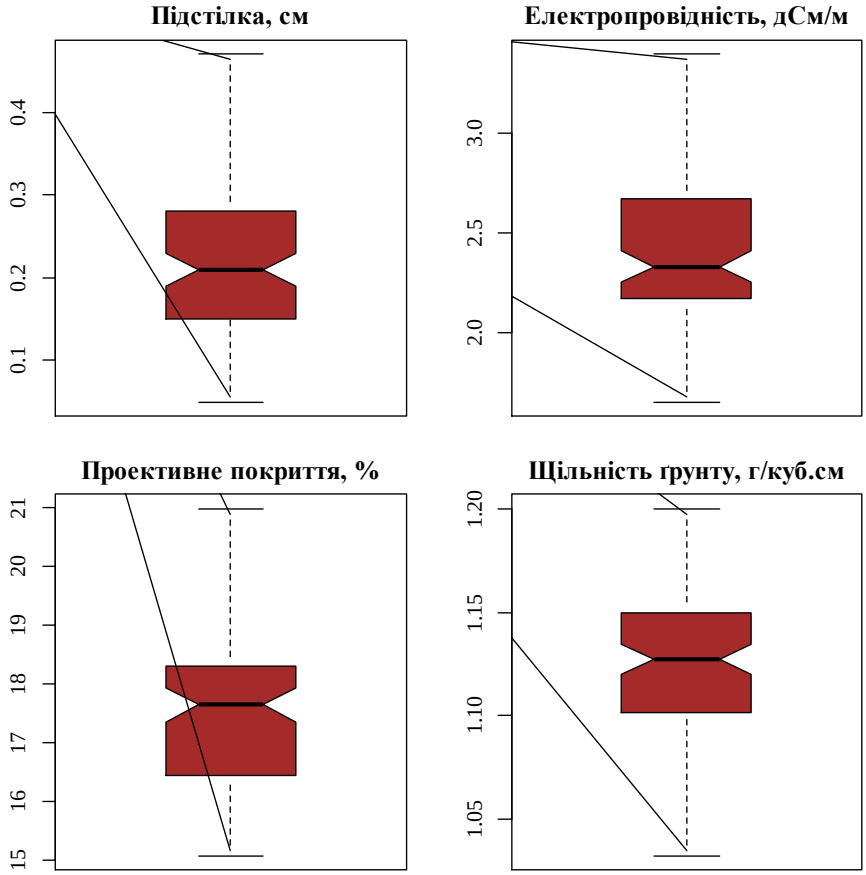


Рис. 3.7.3 Варіювання ґрунтових властивостей – медіана та діапазон мінливості (N = 105)

Цей показник ніколи не переважає значення 2 дСм/м, яке є маркером критичного рівня засолення ґрунту, яке здатне обмежувати ріст рослин [172]. Варіювання цього показнику становить 44.7%. Товщина лісової підстілки становила 2.42±0.037 см з коефіцієнтом варіації 15.9 %. Вологість поверхневого шару ґрунту на момент проведення дослідження становила 17.2±0.29 % з помірним рівнем варіювання у межах полігону (CV = 17.3 %). Щільність поверхневого шару ґрунту становив 1.12±0.0036 г/см^3 з коефіцієнтом варіації 3.3%.

У агрегатній структурі найбільшу роль відіграють мезороагрегати розміром 2–3 мм (23.8%) та 3–5 мм (21.6%) (рис. 3.7.4).

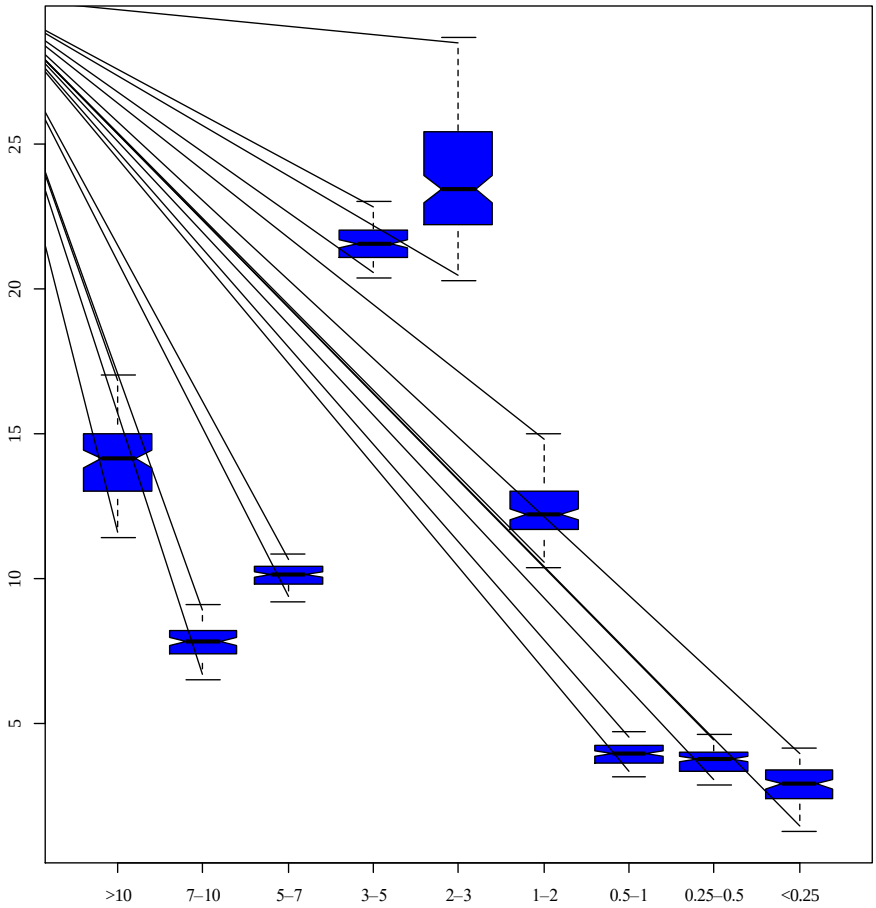


Рис. 3.7.4 Варіювання вмісту агрегатних фракцій. Ось абсцис – розмір агрегатів, ось ординат – вміст фракцій у загальній вазі, % (медіана та діапазон варіювання)

Найбільшим рівнем варіабельності характеризуються мікрокроагрегати, коефіцієнт варіювання яких становить 23.3 %.

3.8. Порівняльний аналіз заплавних ґрунтів

Дослідження морфологічних властивостей ґрунтів у заплаві р. Дніпро дозволили виявити представників двох реферативних груп: флювісолі (Fluvisol) та глейсолі (Gleysol) (табл. 3.8.1). До групи Fluvisols входять генетично молоді ґрунти, які формуються на річкових відкладах (лат. *fluvius*, річка), а також на озерних та морських відкладах. Багато Fluvisols корелюють з алювіальними ґрунтами. Ґрунтоутворюючими породами є переважно молоді річкові, озерні та морські відкладення. Багато Fluvisols в природних умовах зазнають періодичне затоплення. Профілі з ознаками літогенної шаруватості та слабкою диференціацією ґрунтових горизонтів, крім можливості присутності чітко вираженого верхнього горизонту [166].

Група Gleysols включає ґрунти, насичені ґрунтовими водами протягом досить тривалого періоду, протягом якого створюються відновлювальні умови та виявляються властивості *gleyic*. Глейове забарвлення є поєднанням сизуватих (сіруватих/блакитних) кольорів усередині ґрунтових агрегатів та/або в нижній частині ґрунтового профілю та червоних, коричневих або жовтих кольорів на поверхні агрегатів та/або у верхніх горизонтах. Загальновідомою назвою Gleysols є глеєві ґрунти. Ґрунтоутворюючими породами є широкий спектр неконсолідованих матеріалів, які представлені річковими відкладеннями [166].

За ґранулометричним складом ґрунти є піщаними або супіщаними (Arenic) або суглинковими (Loamic). Loamic (lo) (від англ. *loam*, суглинок) має суглинистий, піщано-суглинистий, піщано-важкосуглинистий, важкосуглинистий або пилувато-важкосуглинистий гранулометричний склад. Кваліфікатором Arenic (ar) (від лат. *arena*, пісок) позначаються ґрунти піщаного або супіщаного гранулометричного складу.

Таблиця 3.8.1. Класифікаційне положення відповідно до WRB та якісні кваліфікатори ґрунтів

ПП	WRB класифікація	Грансостав		Гумусовані шари		Мінералогія		Поховані горизонти	
		Loamic	Arenic	Humic	Ochric	Protocalcic	Nechic	Thaptoochric	Thaptohumic
16	Fluvic Calcic Mollic Gleysol	+		+					
25	Gleyic Pantofluvic Fluvisol	+		+		+	+		
26	Gleyic Pantofluvic Fluvisol		+		+			+	
27	Gleyic Pantofluvic Fluvisol	+		+		+			+
27	Gleyic Pantofluvic Fluvisol	+		+				+	
29	Gleyic Pantofluvic Fluvisol		+		+				
29	Fluvic Mollic Gleysol	+		+					

Кваліфікатором Humic (hu) (від лат. *humus*, земля, ґрунт) позначаються ґрунти, які мають вміст ґрунтового органічного вуглецю у фракції дрібнозему ≥ 1%, розраховану як середньозважене до глибини 50 см від поверхні мінерального ґрунту. Класифікатор Ochric (oh) (від грец. *ochros*, блідо-жовтий) позначають ґрунту, які містять ≥ 0,2 % ґрунтового органічного вуглецю (середньозважене) у шарі глибиною 0–10 см від поверхні мінерального ґрунту [166].

Горизонт *calcic* характеризується наявністю вторинного карбонату кальцію, що виявляється за допомогою тесту з соляною кислотою. Властивості *protocalcic* (від грец. *protou*, раніше, до того як, та лат. *calx*, вапно) пов'язані з карбонатами ґрунтового розчину, що випали в осад у ґрунті. Вони не є породними або потрапили в ґрунт з інших джерел, наприклад атмосферного пилу. Ці карбонати є вторинними. Діагностика властивостей protocalcic ґрунтується на їх сталості та досить помітній кількості у ґрунті. Nechic (ne) (від амхарськ. *nech*, білий) позначає наявність непокритих плівками мінеральних пилуватих або піщаних зерен в більш темній основі на глибині ≤ 5 см від поверхні мінерального ґрунту [166]. Кваліфікатори Thaptoochric та Thaptohumic позначають наявність похованих горизонтів відповідного забарвлення.

Множинний аналіз відповідностей вказує на співвідношення ґрунтових властивостей у досліджених типів ґрунтів (рис. 3.8.1). Ґрунти, маргінальні за своїми властивостями, представлені у полігонах 16, 25 та 26. Ґрунти, перехідні за властивостями, представлені у полігонах 27 та 29. Властивість протокалькік представлена у ґрунтів в полігонах 25 та 27. До глейсолей належать ґрунти в полігонах 16 та 29. Відповідно, до флювісолей належать усі інші ґрунти. Властивістю аренік володіють ґрунти полігона 26 та 29, а усі інші ґрунти володіють властивістю лоамік. Також діаграма дозволяє оцінити взаємозв’язкі між властивостями. Так, ґрунти аренік ніколи не володіють властивістю протокалькік, тоді як лоамік можуть мати таку властивість. Також у

флювісолей частіше зустрічається властивість лоамік та протокалькік, тоді як у глейсолей частіше зустрічається властивість аренік.

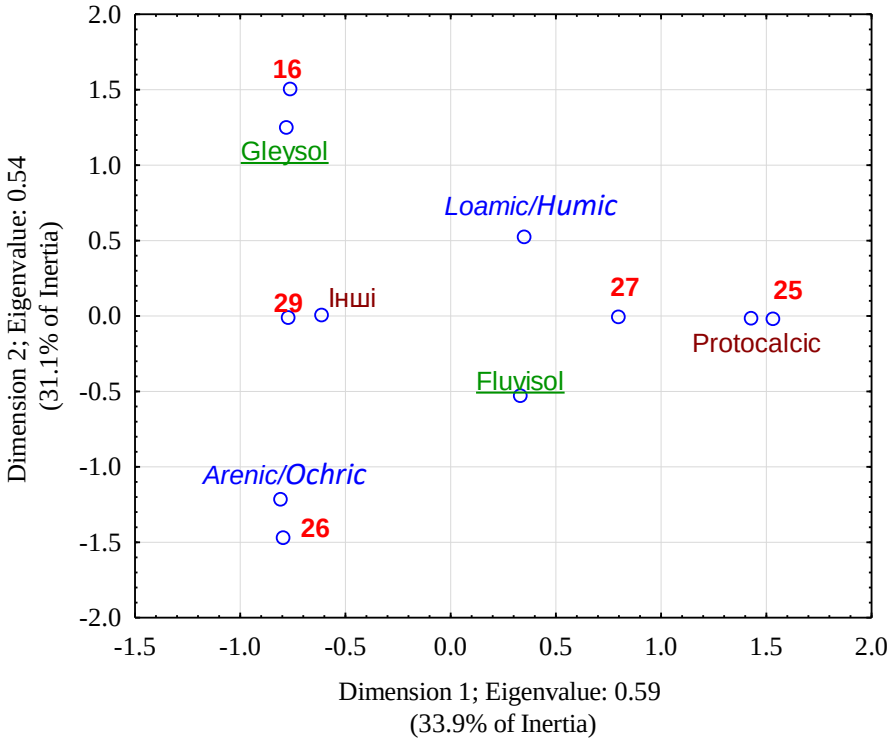


Рис. 3.8.1 Множинний аналіз відповідностей полігонів, типів ґрунтів та кваліфікаторів ґрунтових властивостей

Аналіз головних компонент ґрунтових властивостей дозволив виділити чотири головні компоненти, власні числа яких переважають одиницю, які разом здатні пояснити 77.2% варіювання простору ознак (табл. 3.8.2). Головна компонента 1 пояснює 45.0% варіювання простору ознак. Вона вказує на тенденцію синхронної зміни твердості ґрунту в межах усього профілю. Ця компонента найбільшою мірою чутлива до варіювання твердості ґрунту на глибині 45–75 см. Головна компонента вказує на те, що існує тренд мінливості ґрунтових властивостей, за якого збільшення твердості ґрунту супроводжується зменшенням електричної провідності, товщини підстілки та щільності ґрунту та збільшенням вологості ґрунту. Збільшення твердості також супроводжується збільшенням пропорції агрегатів розміром від 2 мм та більше, та, відповідно, зменшенням вмісту агрегатів меншого розміру. Головна компонента 1 добре диференціює ґрунти заплави р. Протіч (від’ємні

ваги головної компоненти) від ґрунтів заплави р. Дніпро (позитивні ваги головної компоненти). з властивістю Arenic від ґрунтів з властивістю Loamic (рис. 3.8.2). Таким чином, ґрунти короткозаплавних екосистем є переважно з властивістю Loamic (суглинкові), а ґрунти тривалозаплавих екосистем представлені як з з властивістю Loamic, так і з властивістю Arenic (піщані та супіщані).

Таблиця 3.8.2 Аналіз головних компонент варіювання ґрунтових властивостей

Змінна	PC 1, λ=14.8, 45.0%	PC 2 λ=4.6, 13.9%	PC 3 λ=3.8, 11.6%	PC 4 λ=2.2, 6.5%
Твердість ґрунту на глибині, см				
0-5	0.54	0.40	–0.42	–0.50
5-10	0.54	0.34	–0.50	–0.42
10-15	0.60	0.24	–0.57	–0.16
15-20	0.56	–0.08	–0.65	0.15
20-25	0.66	–0.07	–0.58	0.30
25-30	0.71	–0.13	–0.53	0.29
30-35	0.79	–0.17	–0.42	0.22
35-40	0.84	–0.12	–0.33	0.12
40-45	0.88	–0.14	–0.24	0.08
45-50	0.93	–0.12	–0.08	0.00
50-55	0.94	–0.07	0.05	–0.07
55-60	0.93	–0.10	0.17	–0.10
60-65	0.92	–0.10	0.24	–0.09
65-70	0.91	–0.09	0.30	–0.11
70-75	0.90	–0.09	0.32	–0.11
75-80	0.89	–0.10	0.36	–0.11
80-85	0.88	–0.07	0.39	–0.14
85-90	0.86	–0.08	0.41	–0.16
90-95	0.86	–0.07	0.41	–0.14
95-100	0.85	–0.07	0.41	–0.12
Ґрунтові властивості				
EC	–0.22	0.48	0.29	0.14

Змінна	PC 1, λ=14.8, 45.0%	PC 2 λ=4.6, 13.9%	PC 3 λ=3.8, 11.6%	PC 4 λ=2.2, 6.5%
Висота підстілки	–0.32	–0.09	0.05	0.20
Вологість ґрунту	0.44	0.20	–0.54	–0.27
Щільність ґрунту	–0.25	–0.20	0.19	–0.57
Агрегатна структура (фракції розміром, мм)				
>10	0.11	0.88	0.13	–0.10
7–10	0.07	0.90	0.07	0.02
5–7	0.01	0.72	0.03	0.23
3–5	0.49	0.28	0.18	0.40
2–3	0.59	–0.39	0.26	0.35
1–2	–0.14	–0.82	–0.12	–0.01
0.5–1	–0.52	–0.67	–0.10	–0.07
0.25–0.5	–0.53	–0.56	–0.20	–0.40
<0.25	–0.34	0.05	–0.18	–0.59

Головна компонента 2 описує 13.9% варіювання простору ознак та позначає тенденцію протилежної зміни твердості на глибині до 15 см з одного боку та на глибині від 25 см та глибше – з іншого. Більш висока твердість у верхньому шарі супроводжується збільшенням електричної провідності ґрунту та вологості за одночасного зменшення щільності ґрунту. Збільшення твердості ґрунту супроводжується зростанням вмісту агрегатних фракцій більше 3 мм та зменшенням фракцій меншого розміру, за винятком мікроагрегатів. Головна компонента 2 не здатна диференціювати розглянуті ґрунти як за типом, так і за властивостями, тому цю компоненту слід розглядати як внутришньоекосистемну мінливість ґрунтових властивостей, які викликані, найбільш вірогідно, фітогенними причинами.

Головна компонента 3 описує 11.6% варіювання простору ознак та вказує на тенденцію протилежних змін твердості на глибині до 45 см з одного боку та на глибині більше 55 см – з іншого. Тенденція зменшення твердості у верхньому шарі ґрунту супроводжується збільшенням електропровідності та щільності та зменшенням вологості ґрунту. Зменшення твердості у верхньому

шарі ґрунту супроводжується збільшенням агрегатів розміром 2–5 мм та зменшенням агрегатів розміром менше 0.5 мм.

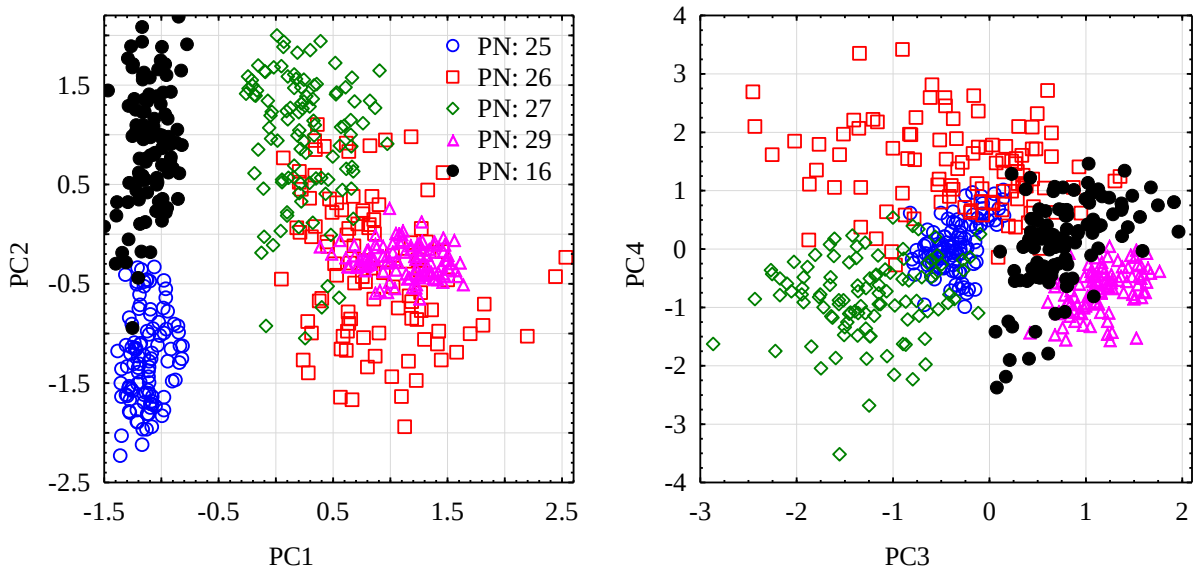


Рис. 3.8.2 Розміщення експериментальних точок та сфероїдів полігонів у просторі головних компонент PC1–PC4

Головна компонента 3 добре диференціює глейсолі (позитивні ваги головної компоненти 3) від флювісолей (від'ємні ваги компоненти 3). Також слід відзначити, що від'ємні значення головної компоненти 3 були встановлені як для ґрунтів з властивістю protocalcic та і без неї, а позитивні значення головної компоненти були несумісні з наявністю властивості protocalcic.

Головна компонента 4 описує 6.5% варіювання простору ознак та є чутливою до протилежної динаміки твердості ґрунту в шарі 0–15 та 15–35 см. Зменшення твердості ґрунту в верхньому шарі супроводжується зменшенням щільності ґрунту, а також збільшенням вмісту агрегатних фракцій розміром 2–7 мм та зменшенням вмісту агрегатних фракцій менше 0.5 мм. Ця головна компонента вказує на своєрідність ґрунтів у межах полігону № 26.

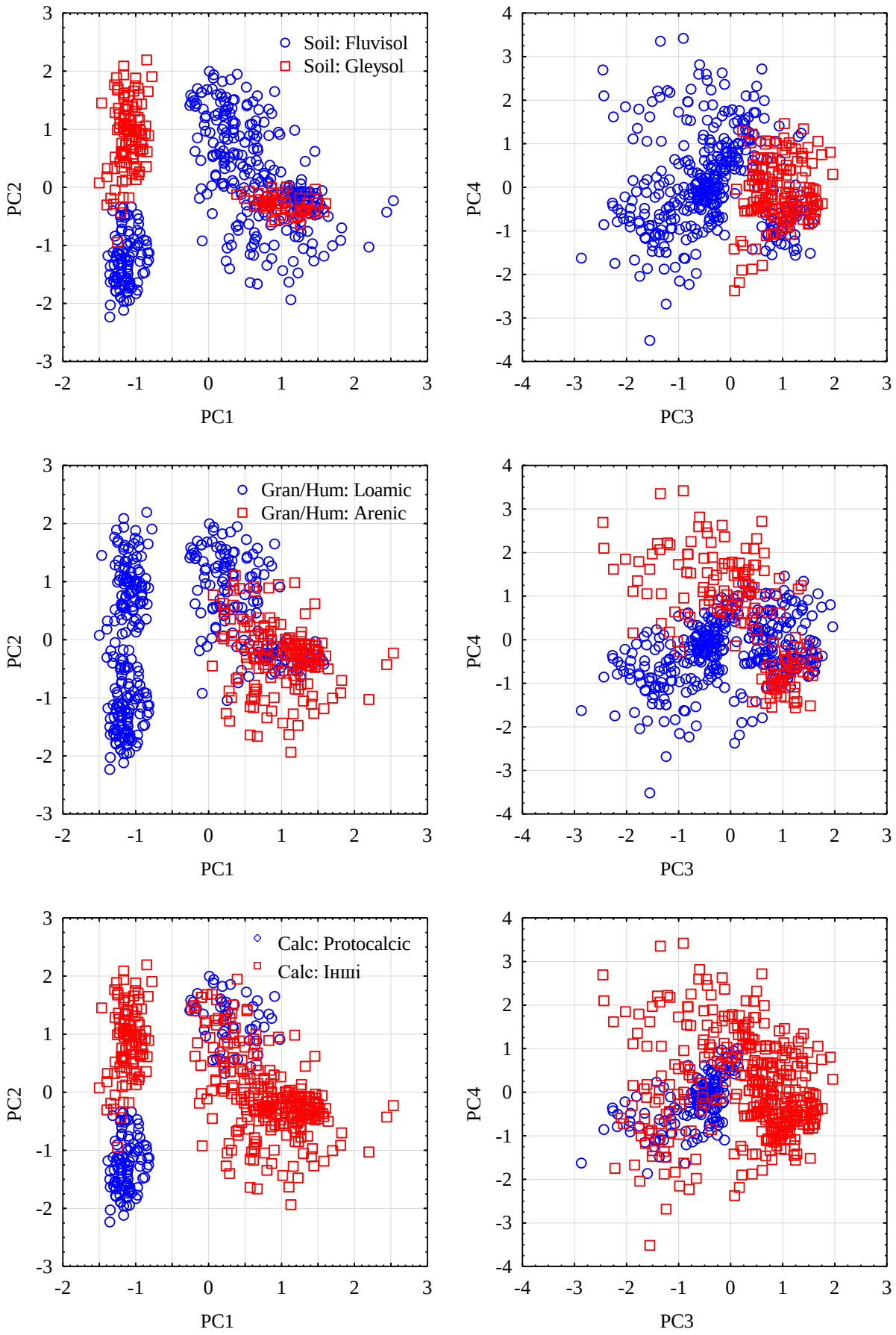


Рис. 3.8.3 Розміщення експериментальних точок та ґрунтів та груп ґрунтів за властивостями у просторі головних компонент PC1–PC4

Класифікаційні дерева дозволяють формалізувати внесок головних компонент у диференціацію типів ґрунту та діагностику ґрунтових кваліфікаторів на основі фізичних властивостей (рис. 3.8.4).

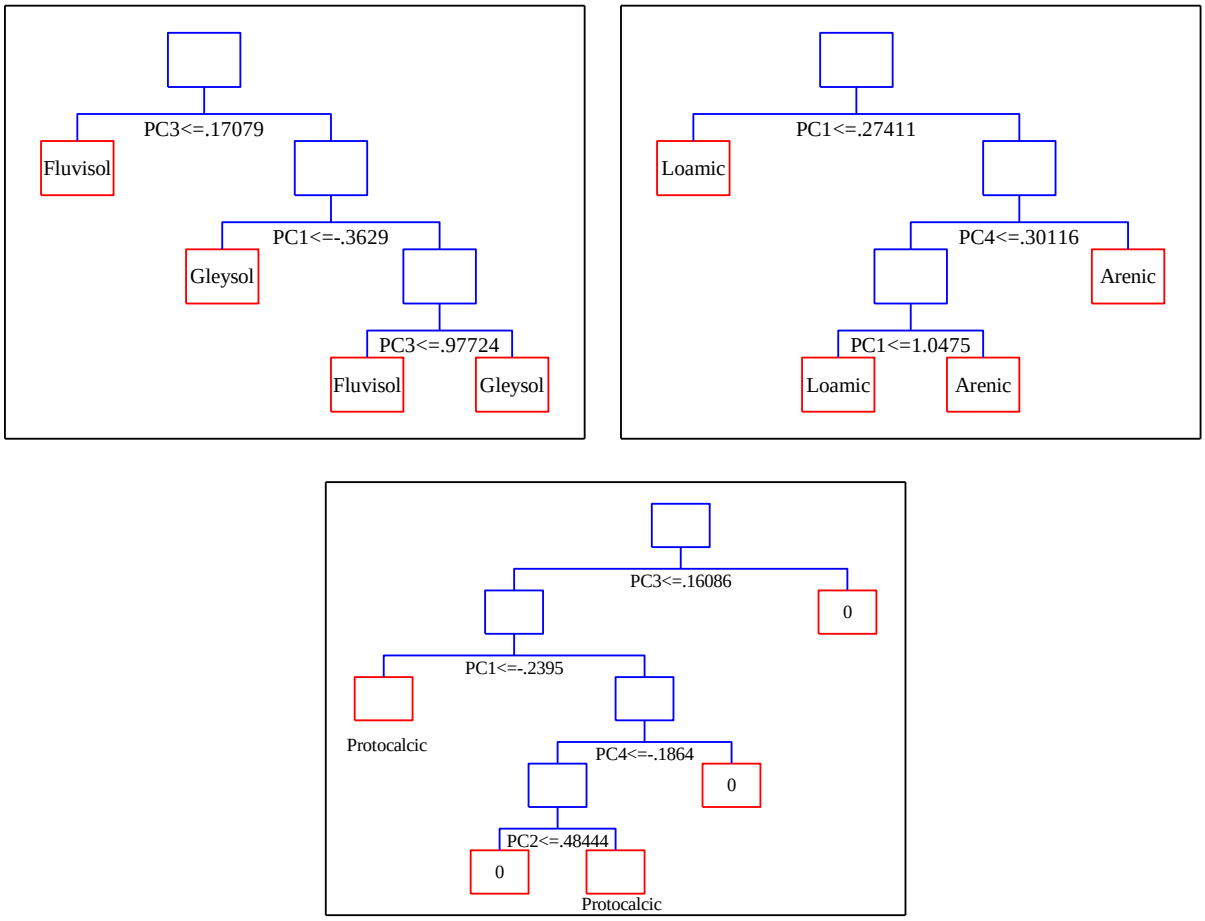


Рис. 3.8.4 Класифікаційні дерева для діагностики типів ґрунту та кваліфікаторів на основі головних компонент, одержаних за результатом аналізу фізичних властивостей ґрунту

Флюфісолі та глейсолі розрізняються за комплексом фізичних властивостей, які описуються головними компонентами 1 та 3. Глейсолі – це звичайно ґрунти, які характеризуються високими значеннями головної компоненти 1, якщо ні, тоді для них характерні низькі значенням головної компоненти 3. Ґрунти з властивостями аренік та лоамік диференціюються за допомогою головних компонент 1 та 4. Аренік звичайно зустрічається у ґрунтів з високими значеннями головних компонент 1 та 4. Для діагностики

ґрунтів з наявністю властивості протокалькік значення мають головні компоненти 1, 2, 3 та 4.

Висновки по розділу

1. Досліджені заплавні ґрунти представлені глейсолями та флювісолями, які володіють властивостями лоамік/гумік та аренік/орхік, також у ґрунтовому профілі іноді представлені горизонти протокалькік та поховані горизонти.
2. Обстежені полігони характеризуються різноманітною комбінацією ґрунтових властивостей, що створює основу для об’ємного охоплення можливих екологічних режимів існування ґрунтових тварин в заплавних екосистемах.
3. Ґрунтові властивості, які виміряні тільки у верхньому шарі ґрунту, або в його товщі на глибину до 1 метра, демонструють погоджену динаміку. Ця динаміка має складну природу та може бути розкладена на чотири незалежних складові, які описуються головними компонентами. Головні компоненти мінливості фізичних властивостей ґрунтів корелюють з морфологічними особливостями ґрунтів.

РОЗДІЛ 4.
ФІТОІНДІКАЦІЯ ЕКОЛОГІЧНИХ РЕЖИМІВ

У межах досліджених заплавних екосистем було встановлена наявність 109 видів судинних рослин (табл. Д1). Серед них 15 видів (13.8 %) – фанерофіти, 16 видів (17.7 %) – нанофанерофіти, 47 видів (43.1 %) – гемікритфити, 19 видів (17.4 %) – терофіти, 12 видів (11.0%) – геофіти. Серед вказаних видів сильвантами є 55 видів (50.5%), степантами є 8 видів (7.3 %), пратантами є 19 видів (17.4 %), палюдантами є 10 видів (9.2 %), рудерантами є 14 видів (12.8 %), псамофітами є 2 види (1.8%), культурантами є 1 вид (0.9 %). Мезотрофами є 74 види (67.9 %), мегатрофами – 25 видів (22.9 %), оліготрофами – 10 видів (9.2 %). Мезофітами є 39 видів (35.8 %), ксеромезофітами – 26 видів (23.9 %), мезоксерофітами – 27 видів (24.8 %). Інші гігроморфи становлять менше 10 %. Сціогеліофітами є 70 видів (64.2 %), геліофітами – 22 види (20.2 %), геліосціофітами – 13 видів (11.9 %), сціофітами – 4 види (3.67 %).

4.1. Короткозаплавний, мегамезотрофний, мезофітний, лісовий моноценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон № 16)

Загальна кількість рослин – 43. Серед вказаних видів сильвантами є 34 видів (79.1%), степанти – відсутні, пратантами є 4 види (9.3 %), палюдантами є 1 вид (2.3 %), рудерантами є 3 види (7.0 %), псамофіти – відстуні, культурантами є 1 вид (2.3 %). Мезотрофами є 25 видів (58.4 %), мегатрофами – 13 видів (30.2 %), оліготрофами – 5 видів (11.6 %). Мезофітами є 19 видів (44.2 %), ксеромезофітами – 11 видів (25.6 %), мезоксерофітами – 8 видів (18.6 %). Інші гігроморфи становлять менше 10 %. Сціогеліофітами є 33 видів (76.7 %), геліофітами – 2 види (4.7 %), геліосціофітами – 6 видів (14.0 %), сціофітами – 2 види (4.65 %). Таким чином, даний фітоценоз є мегамезотрофний, мезофітний, лісовий моноценоз з напівосвітленним світловим режимом.

Фітоіндикаційна оцінка екологічних режимів вказує на те, що режим зволоження є сприятливим для субмезофітів (запас продуктивної вологи – 83.6 мм) (рис. 4.1.1).

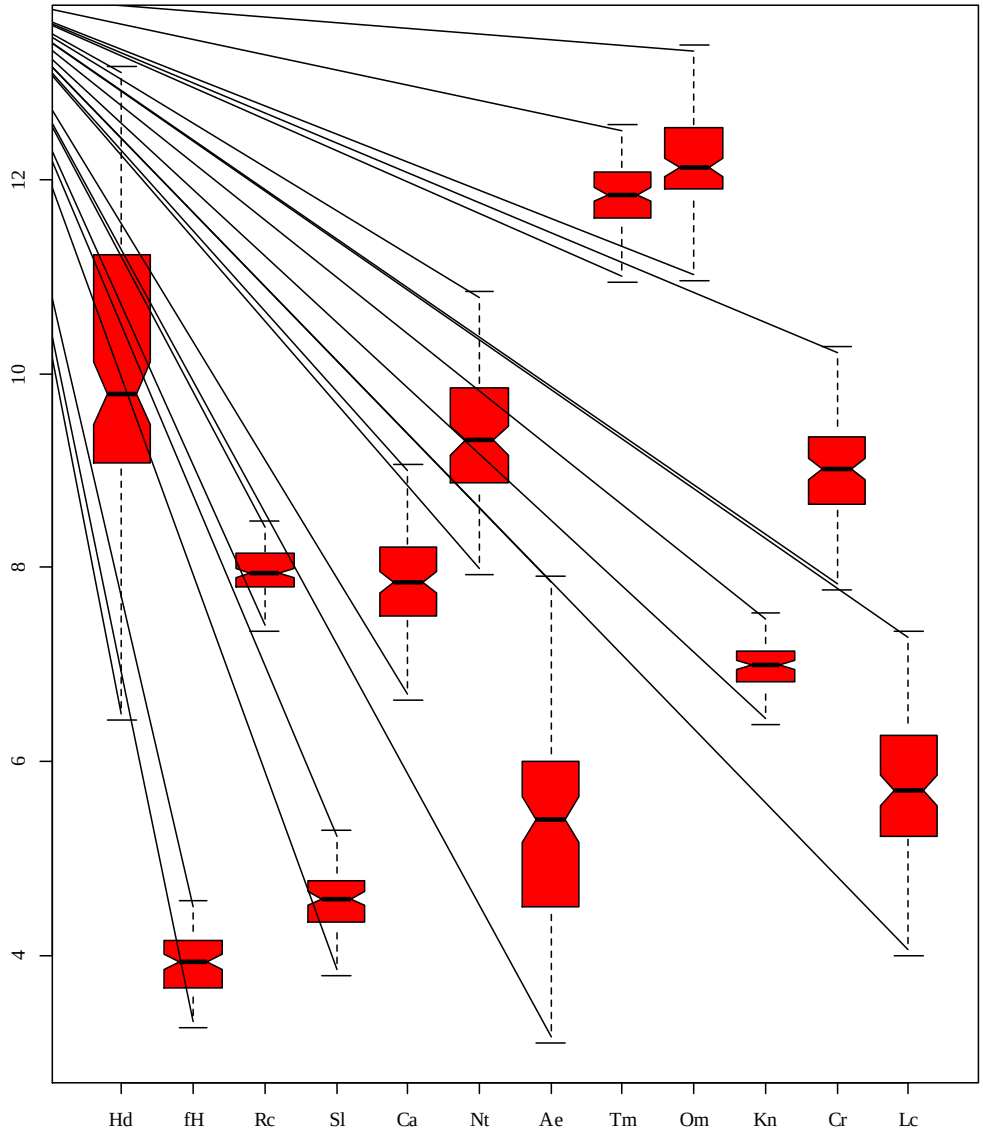


Рис. 4.1.1 Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів (медіана та діапазон варіювання): Hd – режим зволоження; fH – режим змінності зволоження; Rc – режим кислотності; Sl – мінералізація ґрунтового розчину; Ca – вміст карбонатів; Nt – вміст доступних форм азоту; Ae – режим аерації; Tm – терморежим; Om – омброрежим; Kn – континентальність; Cr – кріорежим; Lc – режим освітлення

Змінність умов зволоження є сприятливою для гідроконтрастофобів (індекс контрастності зволоження ω = 0.13). Режим кислотності сприятливий для субацидофілів (pH = 6.6). Сольовий режим сприятливий для

семіоліготрофів (концентрація сольового розчину – 0.012 %). Уміст карбонатів сприятливий для акарбонатофілів (вміст CaO та MgO = 1.38 %). Вміст доступних для рослин форм азоту є сприятливим для еунітрофілів (N = 0.39 %). Режим аерації є сприятливим для субаерофілів (72% порозності аерації від загальної порозності).

Фітоіндикаційна оцінка термоклімату вказує на субсередземноморський його характер з кількістю сонячної радіації 2474 мДж • $м^2$ • $рік^{-1}$. Омброклімат є субаридофітним з різницею між опадами та випаровуванням –144 мм. Континентальність – субокеанічна з фактором континентальності 110.6. Оцінка кріоклімату вказує на м’які зими з середньою температурою найбільш холодного місяця –3.7°С. Режим освітлення – типовий для світлих лісів.

4.2. Короткозаплавний, мезотрофний, ксеромезофітний, лісовий моноценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон № 25)

Загальна кількість рослин – 38. Серед вказаних видів сильвантами є 31 вид (81.6%), степанти – 1 вид (2.6 %), рудерантами є 2 види (5.3 %), пратантів, палюдантів, псамофітів, культурантів – по 1 виду (2.6 %). Мезотрофами є 24 види (63.2 %), мегатрофами – 10 видів (26.3 %), оліготрофами – 4 види (10.5 %). Мезофітами є 13 видів (34.2 %), ксеромезофітами – 10 видів (26.3 %), мезоксерофітами – 11 видів (28.9 %). Інші гігроморфи становлять менше 10 %. Сціогеліофітами є 27 видів (71.1 %), геліофітами – 4 види (10.5 %), геліосціофітами – 7 видів (18.4 %), сціофіти відступні. Таким чином, даний фітоценоз є мезотрофний, ксеромезофітний, лісовий моноценоз з напівосвітленним світловим режимом.

Фітоіндикаційна оцінка екологічних режимів вказує на те, що режим зволоження є сприятливим для субксерофітів (запас продуктивної вологи – 58 мм) (рис. 4.2.1). Змінність умов зволоження є сприятливою для гідроконтрастофобів (індекс контрастності зволоження ω = 0.10). Режим кислотності сприятливий для субацидофілів (pH = 6.65).

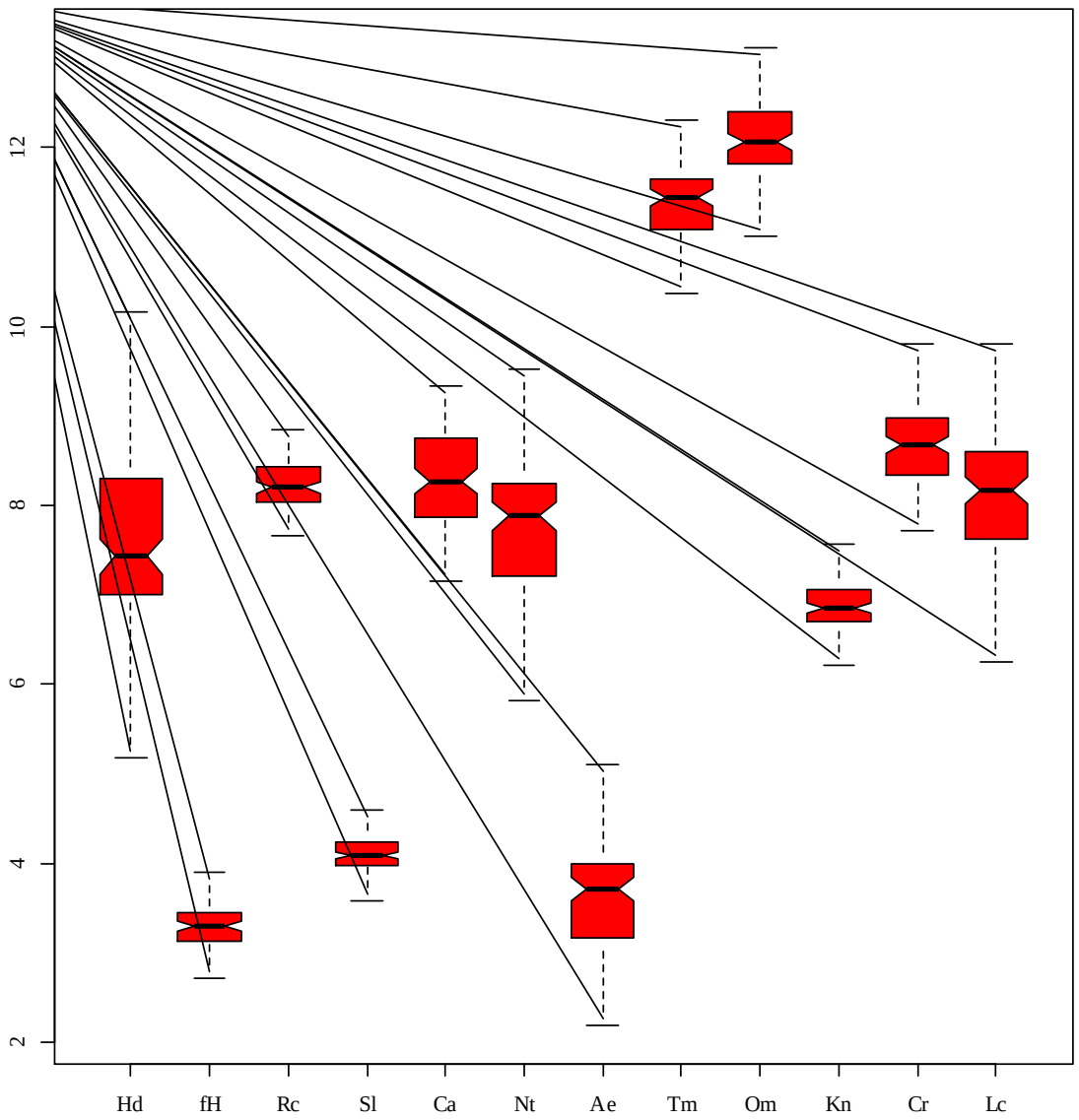


Рис. 4.2.1 Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів (медіана та діапазон варіювання): Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів (медіана та діапазон варіювання): Hd – режим зволоження; fH – режим змінності зволоження; Rc – режим кислотності; Sl – мінералізація ґрунтового розчину; Ca – вміст карбонатів; Nt – вміст доступних форм азоту; Ae – режим аерації; Tm – терморежим; Om – омброрежим; Kn – континентальність; Cr – кріорежим; Lc – режим освітлення

Сольовий режим сприятливий для семіоліготрофів (концентрація сольового розчину – 0.010 %). Уміст карбонатів сприятливий для акарбонатофілів (вміст CaO та MgO = 1.80 %). Вміст доступних для рослин

форм азоту є сприятливим для нітрофілів (N = 0.31 %). Режим аерації є сприятливим для аерофілів (92% порозності аерації від загальної порозності).

Фітоіндикаційна оцінка термоклімату вказує на субсередземноморський його характер з кількістю сонячної радіації 2381 мДж • $м^2$ • $рік^{-1}$. Омброклімат є субаридофітним з різницею між опадами та випаровуванням –163 мм. Континентальність – субокеанічна з фактором континентальності 110. Оцінка кріоклімату вказує на м’які зими з середньою температурою найбільш холодного місяця –5.0°С. Режим освітлення – типовий для світлих лісів.

4.3. Тривалозаплавний, мегамезотрофний, ксеромезофітний, лучно-лісовий амфіценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон №26)

Загальна кількість рослин – 60. Серед вказаних видів сильвантами є 29 видів (48.3%), степанти – 5 видів (8.3%), пратантами є 12 видів (20.0 %), палюдантами є 5 видів (8.3 %), рудерантами є 8 видів (13.3 %), псамофіти – 1 вид (1.6 %), культуранти відстуні. Мезотрофами є 39 видів (65.0 %), мегатрофами – 15 видів (25.0 %), оліготрофами – 6 видів (10.0 %). Мезофітами є 21 вид (35.0 %), ксеромезофітами – 16 видів (26.7 %), мезоксерофітами – 14 видів (23.3 %). Інші гігроморфи становлять менше 10 %. Сціогеліофітами є 44 види (73.3 %), геліофітами – 12 видів (20.0 %), геліосціофітами – 4 види (6.7 %), сціофіти відсутні. Таким чином, даний фітоценоз є мегамезотрофний, ксеромезофітний, лучно-лісовий амфіценоз з напівосвітленним світловим режимом.

Фітоіндикаційна оцінка екологічних режимів вказує на те, що режим зволоження є сприятливим для субмезофітів (запас продуктивної вологи – 88 мм) (рис. 4.3.1). Змінність умов зволоження є сприятливою для гідроконтрастофобів (індекс контрастності зволоження ω = 0.16). Режим кислотності сприятливий для субацидофілів (pH = 6.6).

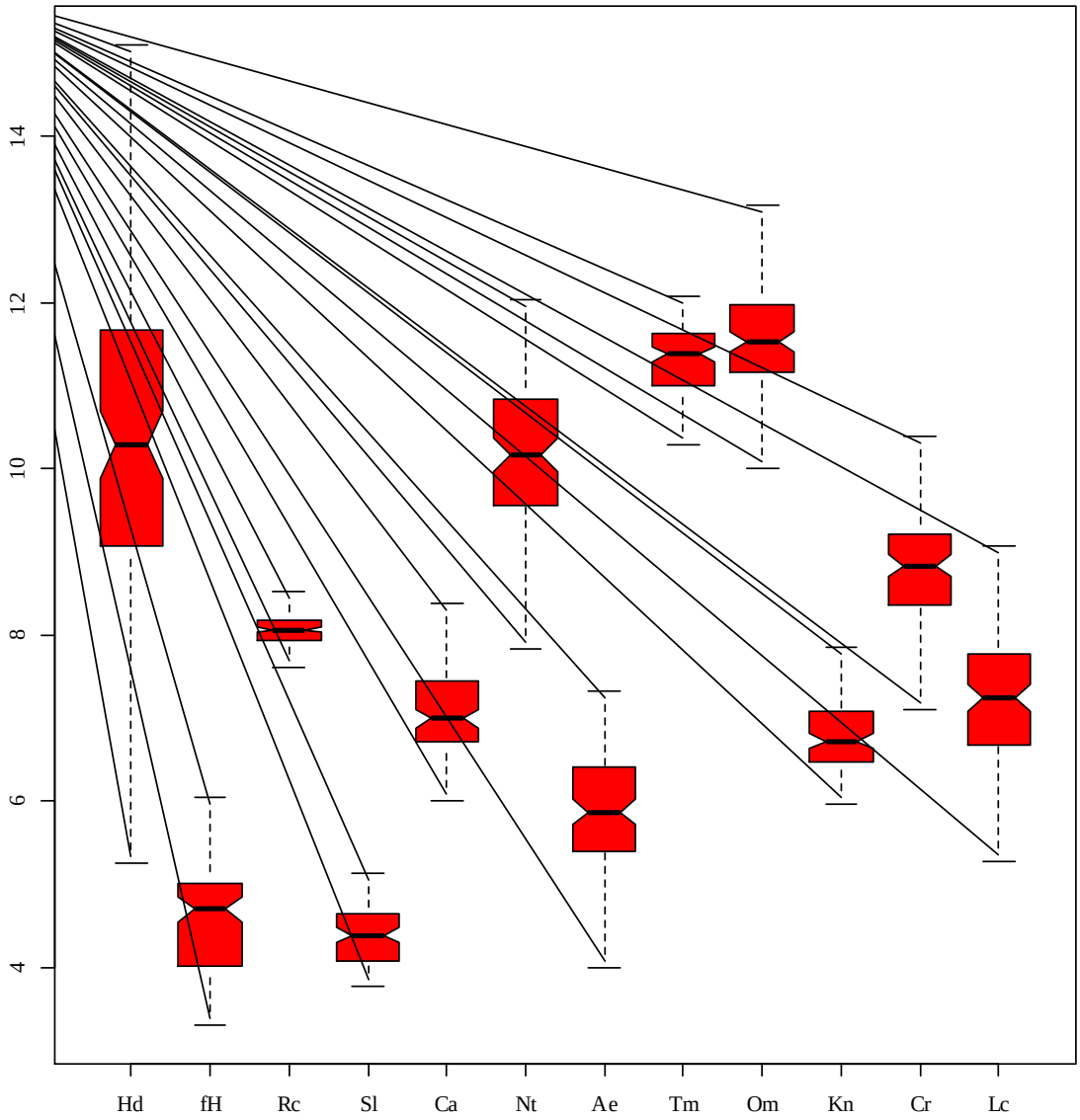


Рис. 4.3.1 Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів (медіана та діапазон варіювання): Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів (медіана та діапазон варіювання): Hd – режим зволоження; fH – режим змінності зволоження; Rc – режим кислотності; Sl – мінералізація ґрунтового розчину; Ca – вміст карбонатів; Nt – вміст доступних форм азоту; Ae – режим аерації; Tm – терморежим; Om – омброрежим; Kn – континентальність; Cr – кріорежим; Lc – режим освітлення

Сольовий режим сприятливий для семіоліготрофів (концентрація сольового розчину – 0.011 %). Уміст карбонатів сприятливий для акарбонатофілів (вміст CaO та MgO = 0.91 %). Вміст доступних для рослин форм азоту є сприятливим для еунітрофілів (N = 0.42 %). Режим аерації є

сприятливим для субаерофілів (63% порозності аерації від загальної порозності).

Фітоіндикаційна оцінка термоклімату вказує на субсередземноморський його характер з кількістю сонячної радіації 2375 мДж • $м^2$ • $рік^{-1}$. Омброклімат є субаридофітним з різницею між опадами та випаровуванням –268 мм. Континентальність – субокеанічна з фактором континентальності 109. Оцінка кріоклімату вказує на м’які зими з середньою температурою найбільш холодного місяця –4.6°С. Режим освітлення – типовий для світлих лісів.

4.4. Тривалозаплавний, мезотрофний, мезофітний, лучно-лісовий амфіценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон №27)

Загальна кількість рослин – 59. Серед вказаних видів сильвантами є 29 видів (49.2%), степанти – 3 види (5.1%), пратантами є 13 видів (22.0 %), палюдантами є 6 видів (10.2 %), рудерантами є 6 видів (10.2 %), псамофіти – 1 вид (1.7 %), культурант – 1 вид (1.7 %). Мезотрофами є 41 вид (69.5 %), мегатрофами – 14 видів (23.7 %), оліготрофами – 4 види (6.8 %). Мезофітами є 23 види (38.9 %), ксеромезофітами – 16 видів (27.1 %), мезоксерофітами – 10 видів (16.9 %), гігромезофітами є 6 видів (10.2 %). Інші гігроморфи становлять менше 10 %. Сціогеліофітами є 40 видів (67.8 %), геліофітами – 10 видів (16.9 %), геліосціофітами – 8 видів (13.6 %), сціофітами – 1 вид (1.7 %). Таким чином, даний фітоценоз є мезотрофний, мезофітний, лучно-лісовий амфіценоз з напівосвітленним світловим режимом.

Фітоіндикаційна оцінка екологічних режимів вказує на те, що режим зволоження є сприятливим для мезофітів (запас продуктивної вологи – 123 мм) (рис. 4.4.1). Змінність умов зволоження є сприятливою для гідроконтрастофобів (індекс контрастності зволоження ω = 0.13). Режим кислотності сприятливий для субацидофілів (pH = 6.56). Сольовий режим сприятливий для семіоліготрофів (концентрація сольового розчину – 0.010 %).

Уміст карбонатів сприятливий для акарбонатофілів (вміст CaO та MgO = 1.30 %).

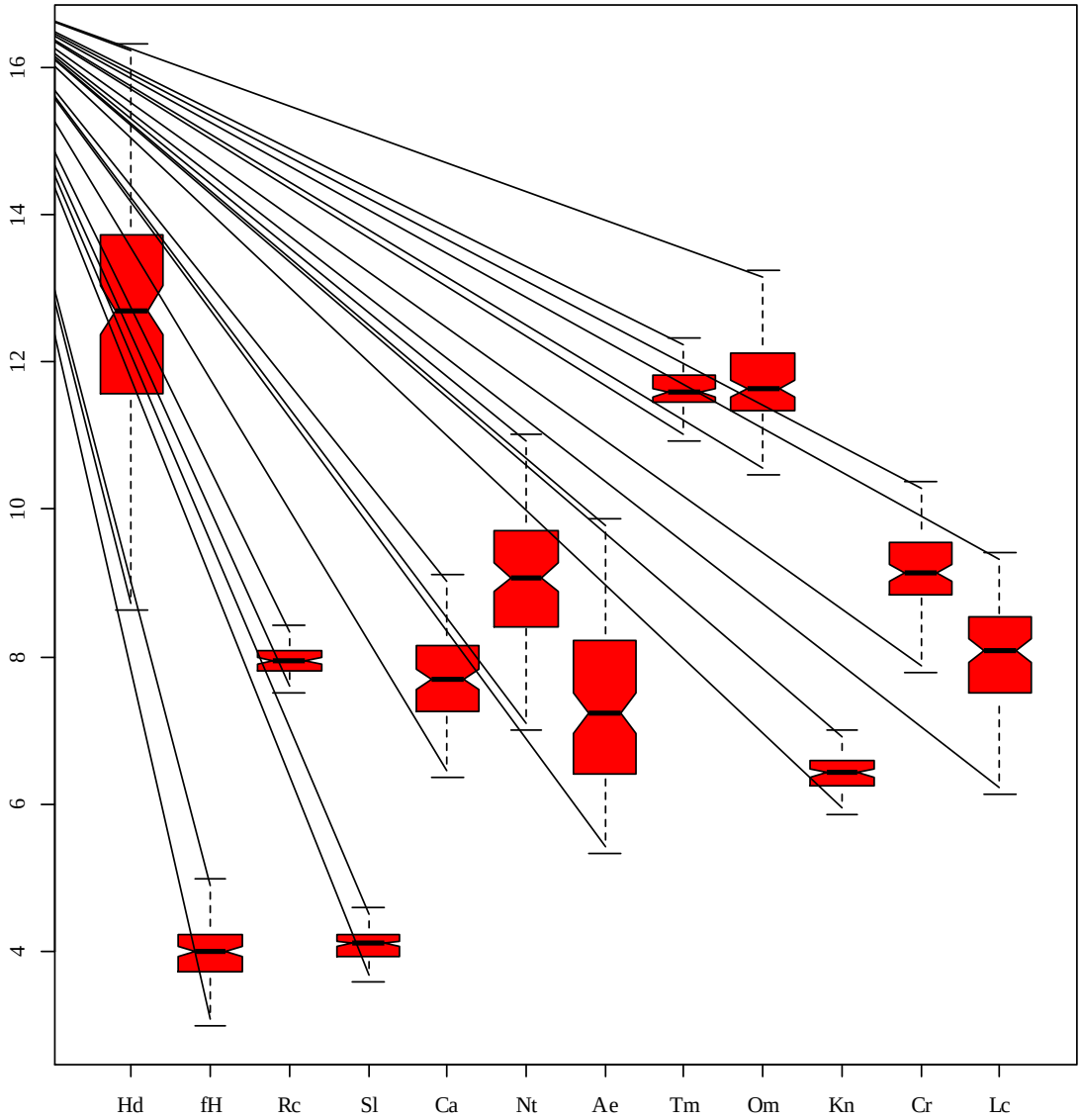


Рис. 4.4.1 Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів (медіана та діапазон варіювання): Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів (медіана та діапазон варіювання): Hd – режим зволоження; fH – режим змінності зволоження; Rc – режим кислотності; Sl – мінералізація ґрунтового розчину; Ca – вміст карбонатів; Nt – вміст доступних форм азоту; Ae – режим аерації; Tm – терморежим; Om – омброрежим; Kn – континентальність; Cr – кріорежим; Lc – режим освітлення

Вміст доступних для рослин форм азоту є сприятливим для еунітрофілів (N = 0.37 %). Режим аерації є сприятливим для геміаерофобів (42% порозності аерації від загальної порозності).

Фітоіндикаційна оцінка термоклімату вказує на субсередземноморський його характер з кількістю сонячної радіації 2436 мДж • $м^2$ • $рік^{-1}$. Омброклімат є субаридофітним з різницею між опадами та випаровуванням –236 мм. Континентальність – субокеанічна з фактором континентальності 105. Оцінка кріоклімату вказує на м'які зими з середньою температурою найбільш холодного місяця –3.1°С. Режим освітлення – типовий для світлих лісів.

4.5. Тривалозаплавний, мегамезотрофний, ксеромезофітний, лучно-лісовий амфіценоз з напівосвітленним світловим режимом (полігон №29)

Загальна кількість рослин – 52. Серед вказаних видів сильвантами є 30 видів (57.7%), степанти – 3 види (5.8%), пратантами є 11 видів (21.2 %), палюдантами є 4 види (7.7 %), рудерантами є 3 види (5.8 %), псамофіти – відстутні, культурант – 1 вид (1.9 %). Мезотрофами є 31 вид (59.6 %), мегатрофами – 16 видів (30.8 %), оліготрофами – 5 видів (9.6 %). Мезофітами є 21 вид (40.4 %), ксеромезофітами – 14 видів (26.9 %), мезоксерофітами – 10 видів (19.2 %). Інші гігроморфи становлять менше 10 %. Сціогеліофітами є 36 видів (69.2 %), геліофітів та геліосціофітів – по 7 видів (13.5 %), сціофітами є 2 види (3.9 %). Таким чином, даний фітоценоз є мегамезотрофний, мезофітний, лучно-лісовий амфіценоз з напівосвітленним світловим режимом.

Фітоіндикаційна оцінка екологічних режимів вказує на те, що режим зволоження є сприятливим для мезофітів (запас продуктивної вологи – 115 мм) (рис. 4.5.1). Змінність умов зволоження є сприятливою для гідроконтрастофобів (індекс контрастності зволоження ω = 0.16). Режим кислотності сприятливий для субацидофілів (pH = 6.6). Сольовий режим сприятливий для семіоліготрофів (концентрація сольового розчину – 0.010 %). Уміст карбонатів сприятливий для гемікарбонатофобів (вміст CaO та MgO =

0.76 %). Вміст доступних для рослин форм азоту є сприятливим для еунітрофілів (N = 0.33 %). Режим аерації є сприятливим для субаерофілів (66% порозності аерації від загальної порозності).

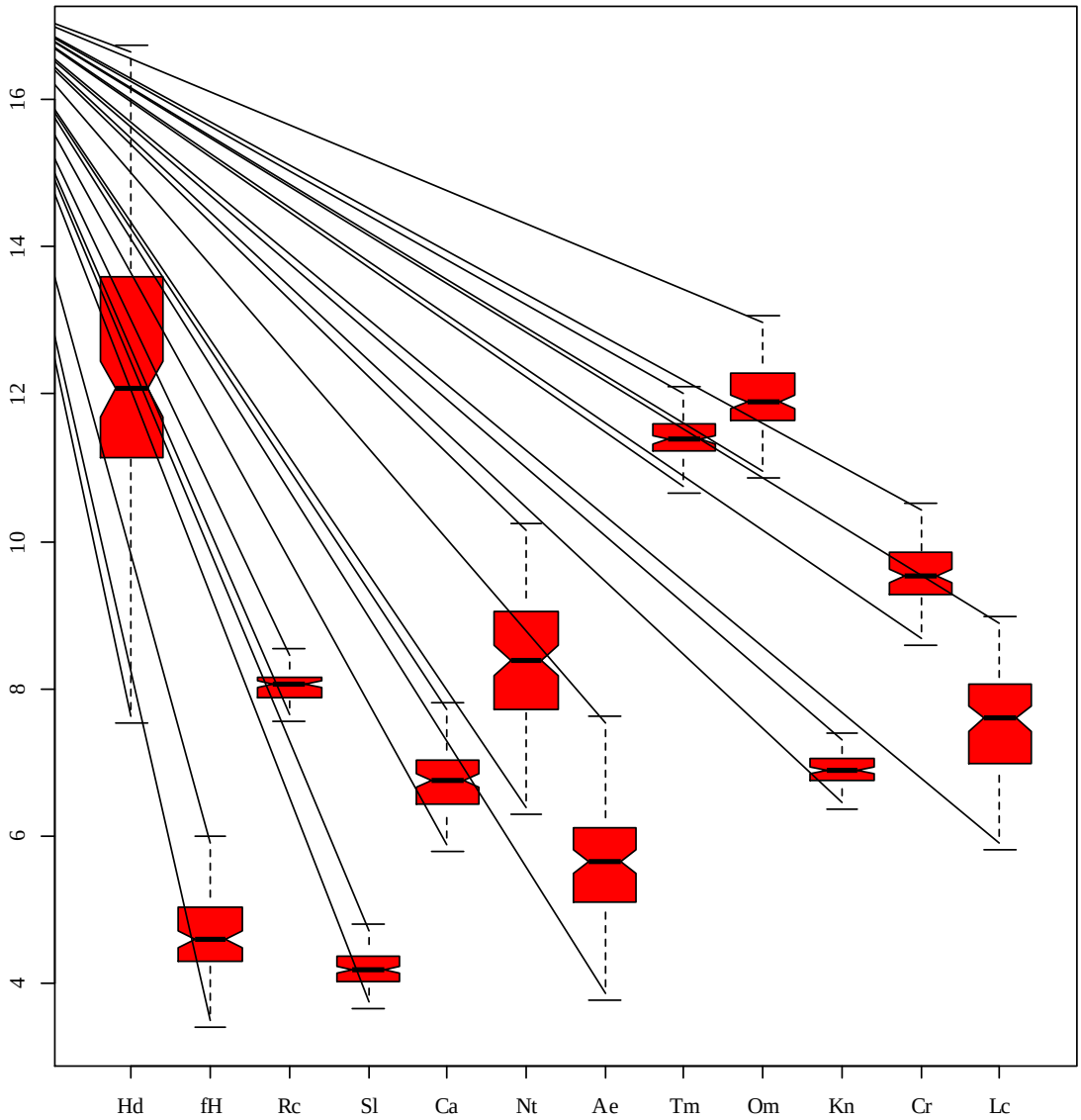


Рис. 4.5.1 Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів (медіана та діапазон варіювання): Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів (медіана та діапазон варіювання): Hd – режим зволоження; fH – режим змінності зволоження; Rc – режим кислотності; Sl – мінералізація ґрунтового розчину; Ca – вміст карбонатів; Nt – вміст доступних форм азоту; Ae – режим аерації; Tm – терморежим; Om – омброрежим; Kn – континентальність; Cr – кріорежим; Lc – режим освітлення

Фітоіндикаційна оцінка термоклімату вказує на субсередземноморський його характер з кількістю сонячної радіації 2386 мДж • $м^2$ • $рік^{-1}$. Омброклімат є субаридофітним з різницею між опадами та випаровуванням –202 мм. Континентальність – субокеанічна з фактором континентальності 110. Оцінка кріоклімату вказує на м'які зими з середньою температурою найбільш холодного місяця –1.5°С. Режим освітлення – типовий для світлих лісів.

4.6. Порівняльний аналіз екологічних режимів заплавних екосистем

Рослинні угруповання заплавних екосистем характеризуються спільними рисами екологічних режимів, які можна оцінити на основі фітоіндикаційних процедур. Режим змінності зволоження є сприятливим для гідроконтрастофобів. Для заплавних екосистем можна очікувати більш контрастний рівень зволоження. Таку ситуацію можна пояснити зниженням інтенсивності повіней у зв'язку з зарегулюванням Дніпра. Режим кислотності сприятливий для субацидофілів, сольовий режим сприятливий для семіоліготрофів, карбонатний режим – переважно для акарбонатофілів, світловий режим є типовим для світлих лісів.

Дискримінантний аналіз дозволив показати, що за допомогою фітоіндикаційних шкал різни типи екосистем можуть бути чітко диференційовані (табл. 4.6.1). Корінь 1 дозволяє диференціювати ПП25, а корінь 2 – ПП16 від рослинних угруповань інших пробних площ (рис. 4.6.1).

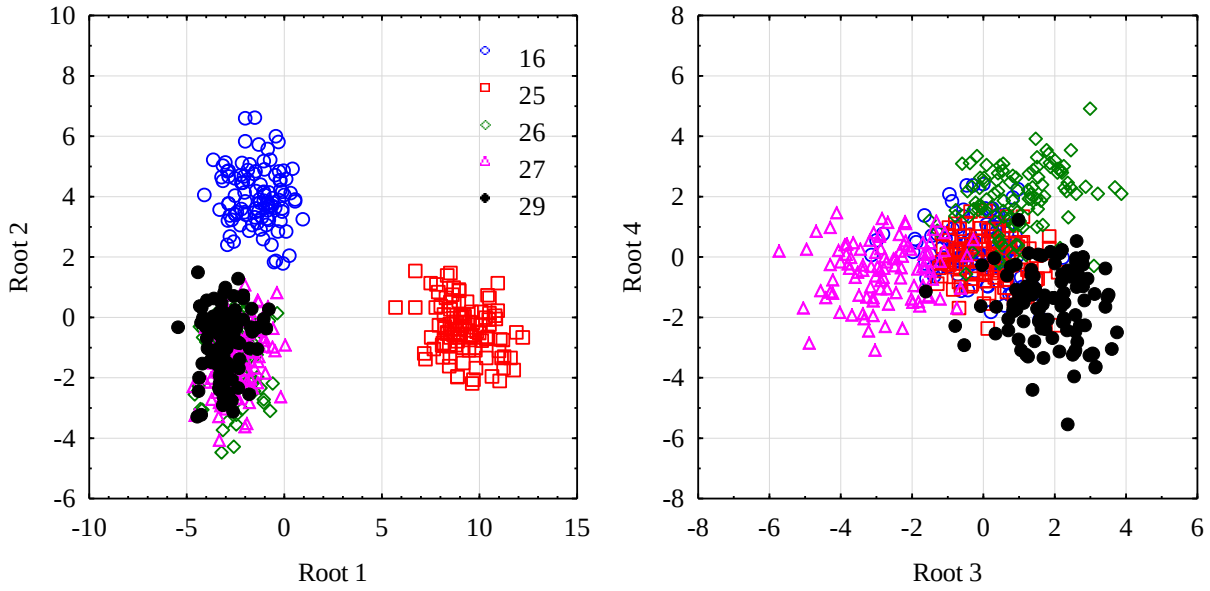


Рис. 4.6.1 Положення пробних точок у просторі канонічних коренів 1–4

Таблиця 4.6.1 Матриця факторної структури: кореляція змінних та канонічних коренів (представлені тільки статистично вірогідні для $p < 0.05$)

Змінні	Корінь 1	Корінь 2	Корінь 3	Корінь 4
Hd	–0.20	–0.14	–0.17	–0.35
fH	–0.18	–0.15	0.29	–
Rc	–	–	0.13	–
Sl	–	0.25	0.14	0.28
Ca	0.17	0.18	–0.37	–
Nt	–0.13	–	–	0.58
Ae	–0.24	–0.16	–0.42	–
Tm	–	0.19	–	–
Om	–	0.16	–	–0.15
Kn	–	–	0.29	–
Cr	–	–	–	–0.40
Lc	–	–0.49	–	–0.23
Light Regime	0.23	–0.18	–	–0.19
Temperatures	–0.26	0.37	–0.34	0.16
Continentality of Climate	–	–	0.07	0.46
Humidity	–0.50	–0.38	–	–
Acidity	0.42	–	–	0.36
Nutrients Availability	0.17	–0.30	–	0.32
Troph_B	–0.30	0.17	0.25	–
Hygr_B	–	–	–	–
Hel_B	0.35	–	–	–
St	–	–	–	–
Sil	–	–	0.16	0.10
Pr	–	–	–0.10	–0.10
Pal	–	–0.11	–0.22	–

Слід відзначити, що ПП16 та 25 – це рослинні угруповання в умовах короткозаплавного режиму. Тому закономірно, що ці пробні площі відрізняються меншими показниками режиму мінливості зволоження. Також короткозаплавні екосистеми відрізняються меншим рівнем зволоження, більшим вмістом карбонатів у ґрунті, меншим рівнем аерації.

Екосистеми за умов тривалозплавного режиму також відрізняються змінністю режиму зволоження. ПП26 та 29 характеризуються більшим рівнем мінливості зволоження, а ПП 27 – меншим. Менший рівень мінливості зволоження в ПП27 також супроводжується більшим рівнем вмісту карбонатів. У свою чергу, ПП26 та 29 значно відрізняються за режимом зволоження та вмісту сполук азоту.

Висновки по розділу

1. У досліджених заплавних екосистемах встановлена наявність 109 видів судинних рослин. Рослинні угруповання характеризуються спільними рисами екологічних режимів, які можна оцінити на основі фітоіндикаційних процедур. Режим змінності зволоження є сприятливим для гідроконтрастофобів, режим кислотності – для субацидофілів, сольовий режим – для семіоліготрофів, карбонатний режим – для акарбонатофілів, світловий режим є типовим для світлих лісів.
2. Короткозаплавні екосистеми відрізняються меншими показниками режиму мінливості зволоження, меншим рівнем зволоження, більшим вмістом карбонатів у ґрунті та меншим рівнем аерації.
3. Екосистеми за умов тривалозплавного режиму також відрізняються змінністю режиму зволоження, рівнем вмісту карбонатів, режимом зволоження та вмістом сполук азоту.

РОЗДІЛ 5.
РОЛЬ ЕДАФІЧНИХ, РОСЛИННИХ І ПРОСТОРОВИХ ФАКТОРІВ У СТРУКТУРУВАННІ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН У ЛІСІ В ЗАПЛАВІ Р. ДНІПРО

5.1. Екоморфічна структура метаугруповання заплавних ґрунтів

Альфа-різноманіття угруповання становить 8.76 види та у 95 % випадків знаходиться в діапазоні від 8.66 до 8.85 видів (рис. 5.1.1). Гама-різноманіття становить 75 видів та у 95 % випадків знаходиться в діапазоні від 71.24 до 78.24 видів. Відповідно, бета-різноманіття становить 8.58 та у 95 % випадків знаходиться в діапазоні 8.10–8.92. Таким чином, гетерогенність угруповання в межах полігону знаходиться на досить високому рівні та, вірогідно, може бути пояснена властивостями середовища.

У заплавних екосистемах зустрічається чотири вида дощових черв’яків, серед яких *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1828) та *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826) мешкають в усіх досліджених екосистемах. Часто зустрічаються *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) та *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884). Епізодично зустрічаються *Eiseniella tetraedra tetraedra* (Savigny, 1826). Також до групи олігохетів належать енхитреїди. Їх чисельність дуже залежить від сезонної мінливості вологості ґрунту та вмісту органічної речовини в ґрунті.

Герпетобіонтні павуки представлені чотирма видами, але ця група не може бути повною мірою бути облікована за допомогою метода ручного розбирання проб. Тому одержані результати слід розглядати в контексті чисельності цієї групи в цілому з урахуванням того, що адекватну оцінку видового складу угруповання павуків можуть дати інші методи, наприклад – застосування пасток Барбера або біоценометрів.

Губоногі багатоніжки представлені підстілковими видами *Lithobius (Lithobius) forficatus* (Linnaeus 1758), *Lithobius (Lithobius) lucifugus* L. Koch

1862, *Lithobius (Monotarsobius) aeruginosus* L. Koch 1862 та *Lithobius (Monotarsobius) curtipes* C.L. Koch 1847, а також меншканцями ґрунтової товщи *Geophilus proximus* C.L.Koch 1847 та *Pachymerium ferrugineum* (C.L.Koch 1835).

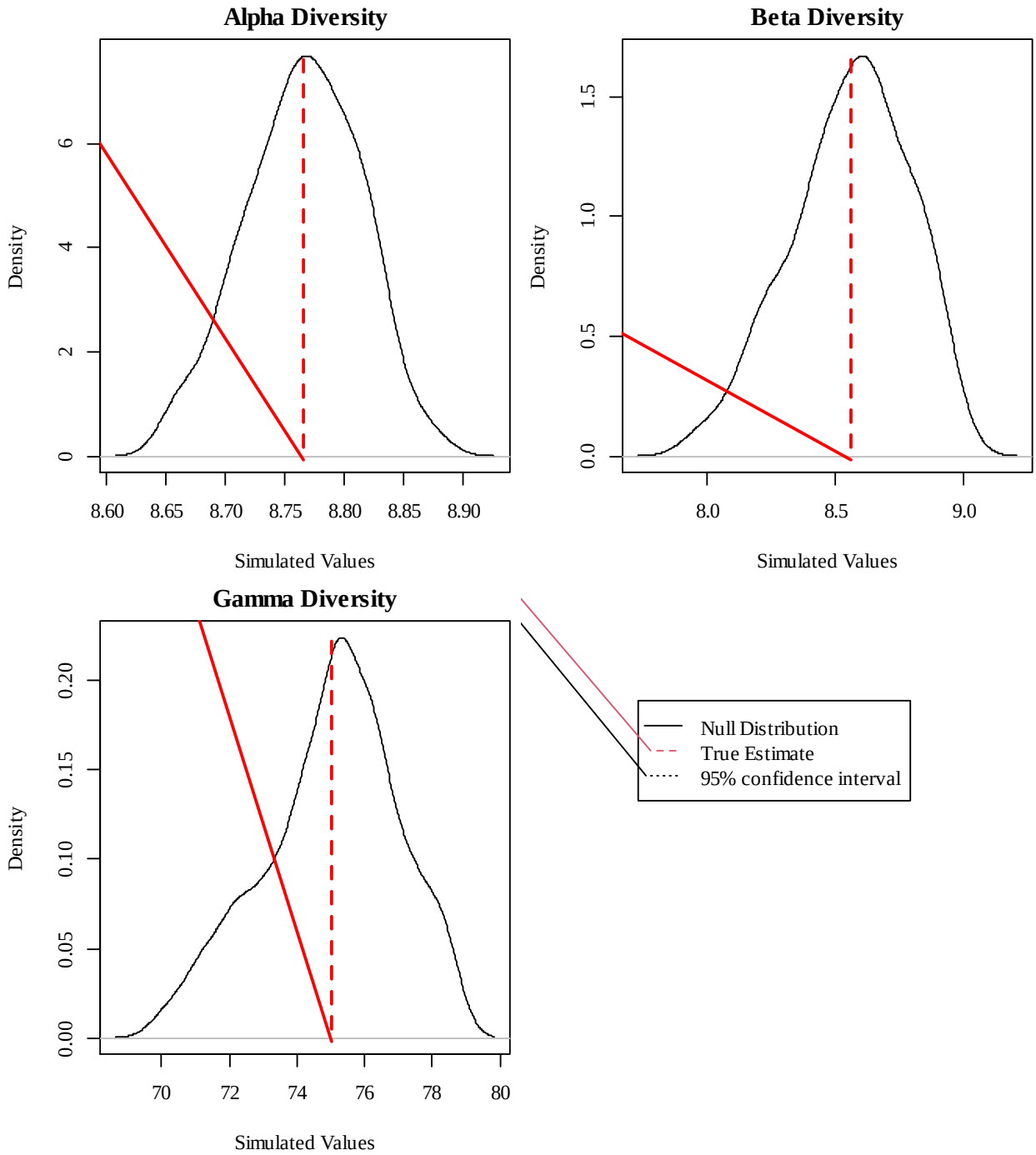


Рис. 5.1.1 Оцінки варіювання альфа-, бета- та гама різноманіття угруповання (за кількістю видів) за бутстреп-методом

Двопарноногі багатоніжки представлені *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897), *Megaphyllum sjaelandicum* (Meinert, 1868) та *Polydesmus inconstans* Latzel 1884. Екологічно близькими до двопарноногих багатоніжок є мокриці, які представлені видом *Trachelipus rathkii* (Brandt 1833). Мокриці зустрінуті в усіх досліджених заплавних екосистемах.

Комахи є чисельною та різноманітною групою ґрунтової макрофауни, яка представлена імаго та личинками. Жужелиці представлені 13 видами, а коротконадкрлі жуки представлені 5 ивдами. Ці групи є переважно герпетобіонтними, тому для обліку видового різноманіття їх, як і павуків, треба застосовувати інші методи.

С-подібні личиник хризомелід та куркуліонід є типовими мешканцями запалавних ґрунтів. Також до групи *С*-подібних личинок належать личинки пластичастовусих, які представлені чотрьма видами. Два види зустрічаються стабільно в усіх дослідженних екосистемах: *Melolontha melolontha* (Linnaeus 1758) та *Polyphylla (Polyphylla) fullo* (Linnaeus 1758).

Важливою складовою ґрунтової макрофауни заплавних екосистем є личинки жуків-коваликів, які представлені сімома видами. В усіх досліджених екосистемах зустрічаються личинки *Athous (Athous) haemorrhoidalis* (Fabricius 1801) та *Cardiophorus rufipes* (Goeze, 1777). Екологічно наближеними до елатерід є група личинок чорнишів, яка представлена чотирма видами, серед яких в усіх досліджених екосистемах зустрічається *Isomira murina* (Linnaeus 1758).

Личнки мертвоїдів зустрічаються епізодично та представлені одним видом *Dendroxena quadrimaculata* (Scopoli 1772). Облік іншими методами може значно розширити список видів цієї групи. Часто у заплавних екосистемах зустрічається кожистокрилі *Forficula auricularia* Linnaeus 1758.

Личинки двокрилих представлені вісмома видами, серед яких стабільно в усіх досліджених екосистемах встановлено наявність *Tabanus bromius* Linnaeus 1758. Також важливе значення в структурі угруповання відіграють личинки метеликів, які є типовими мешканцями усіх заплавних екосистем.

Молюски представлені шістьома видами, серед яких стабільно в усіх досліджених еоксистемах зустрічається тільки *Cochlicopa lubrica* (O.F. Muller 1774).

У ценоморфічній структурі угурповань ґрунтової макрофауни за кількістю видів переважають сильванти та пратанти (рис. 5.1.2). Роль степантів та палюдантів значно менша. В гігроморфічній структурі переважають мезофіли та значну роль відіграють гігрофіли. Представлники маргінальних гігроморф зустрічаються в угрпованнях епізодично. Таким чином, гігромофічна структура угруповання ґрунтової макрофауни вказує мезофільний характер режиму зволоження екотопу.

Серед трофоценоморф переважають мезотрофоценоморфи, а також велике значення мають мегатрофоценоморфи та оліготрофоценоморфи. Таким чином, трофотоп може бути ідентифікований як мезотрофний з можливою варіацією у напрямку зменшення або збільшення трофності.

Аероморфи представлені переважно видами, які чутливі до наявності ґрунтового повітря – це субаерофіли та аерофіли. Види, які здатні переносити дефіцит кисню в ґрунті зустрічаються у значно меншій пропорції. Це вказує на задовільні умови для дихання ґрунтових безхребетних у заплавних екосистемах.

В топоморфічній структурі спостерігається конфігурація, яка є типовою для лісових екосистем, що проявляєьється у переважанні епігейних видів над ендогейними. Також слід відзначити наявність норних видів. Епігейна структура корелює зы структурою фороморф. Переважають в угрупованні види, які використовують існуючі ґрунтові шпари та простріі між органічними рештками, що розкладаються. Також різноманітна група видів, які активно прокладають ґрунтові ходи. У розрізі екоморфічної структури за чисельністю для кожної з досліджених екосистем окремо показано, що пропорція активних прокладачів ґрунтових ходів значно зростає. Це вказує на високий потенціал угруповання ґрунтової макрофауни для виконання ґрунтотвірної функції.

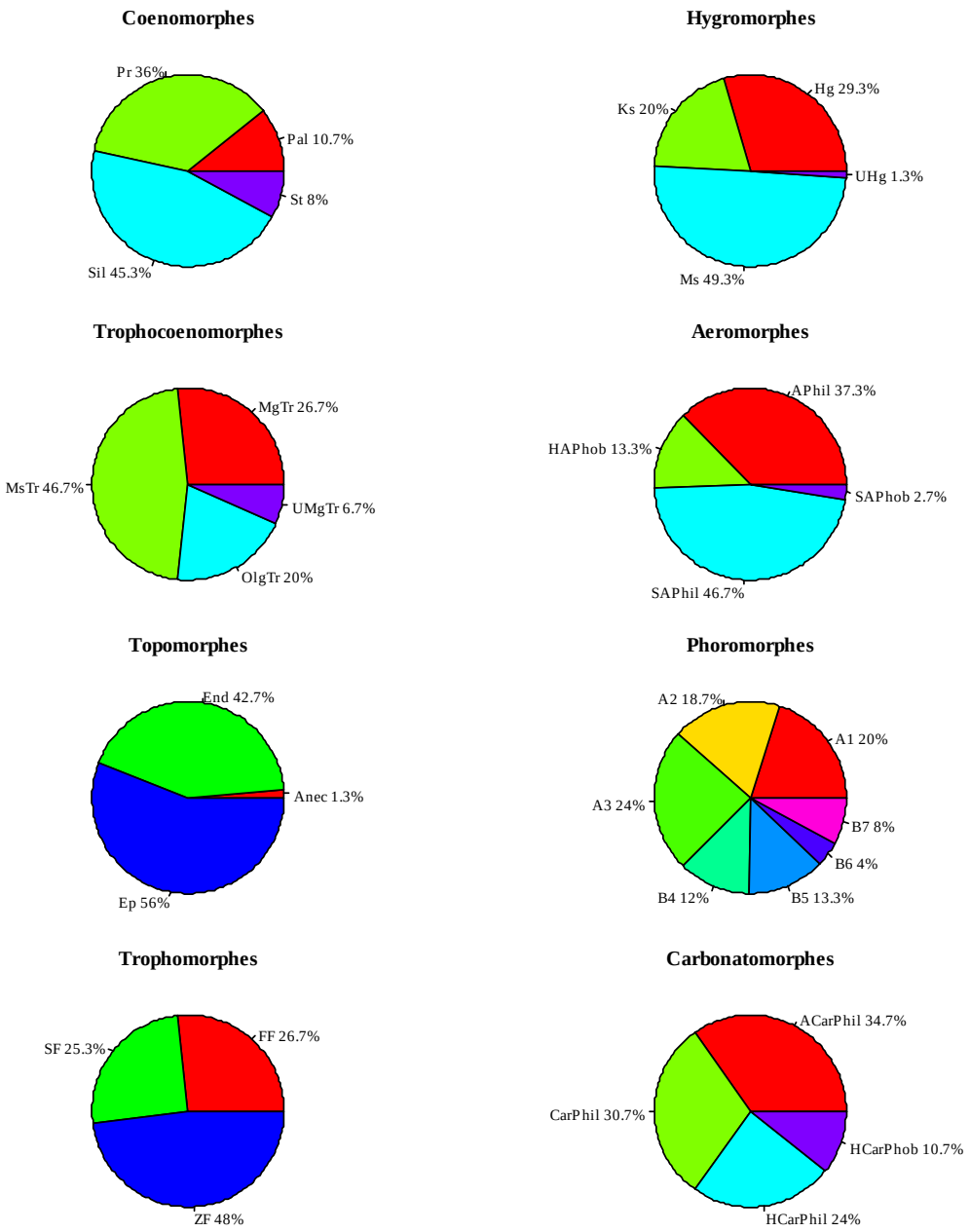


Рис. 5.1.2 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за кількістю видів): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): HCarPhob – гемікарбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Також слід відзначити в структурі фороморф наявність С-подібних личинок, які володіють здатністю до виконання педотурбаційної діяльності в умовах дефіциту вологи. Також адаптованність угруповання до дефіциту вологи підкреслюється переважанням в угрупованні зоофагів та особилво – велика пропорція фітофагів. Сапрофаги дещо поступаються за кількістю видів фітофагам. За чисельністю видів, яка є значною мірою специфічною для кожного типу екосистем, відзначаються зміни у трофічній структурі, які пов’язані зі збільшенням актульного значення сарофагів. Таку особливсть слід трактувати як ознаку динамічного характеру угруповання як адаптацію до мінливості умов зволоження заплавних ґрунтів.

Структура карбонатоморф є досить різноманітною зі співрозмірною представленністю тварин з різними преференціями вмісту карбонатів у ґрунті. Переважають в угрупованні акарбонатофіли та гемікарбонатофіли. Менші пропорція в угрупованні карбонатофілів та гемікарбонатофілів. Загальною особилвсті угруповання не не висока вимогливість тварин до вмісту карбонатів у грунті.

Перші дві осі, одержані при *RLQ*-аналізі, охоплюють 80.2 % загальної інерції. Ось 1 охоплює 43.2 % інерції, ось 2 – 37.0 %. Можна порівняти результати *RLQ*-аналізу з окремими аналізами, які незалежно максимізують структуру властивості видів (аналіз Хілла-Сміта властивостей видів), структуру факторів навколишнього середовища (аналіз Хілла-Сміта фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів та ґрунтових властивостей) та кореляцію (аналіз відповідностей таблиці види-сайти). Найбільшою мірою кореляцію властивостей видів та екологічних режимів середовища пояснює ось 1 (табл. 5.1.1).

Рішення, яке одержане у результаті RLQ-аналізу слабко відрізняється від результатів аналіз Хілла-Сміта змінних факторів середовища (відношення інерцій осей 1 та 1 і 2 становить 0.72 та 0.83 відповідно), дещо відмінне від результатів аналізу Хілла-Сміта властивостей видів (0.80 для осі 1 та 0.84 для

осей 1 та 2) та значно відмінне від аналізу відповідностей матриці види-сайти (0.68 та 0.74) (табл. 5.1.2).

Таблиця 5.1.1 Підсумок RLQ-аналізу (covar = sdR·sdQ·corr, Total inertia – 6.74)

Осі	Власне число (eig)	Коваріація, яка пояснена осями (covar = eig^2)	Варіація факторів середовища (sdR)	Варіація властивостей видів (sdQ)	Кореляція властивостей видів та факторів середовища (corr)
1	2.91	1.71	1.70	2.04	0.49
2	2.49	1.58	1.73	1.95	0.47

Результати RLQ-аналізу є статистично вірогідними за різними підходами до процедури пермутації (рис. 5.1.3, I та II). На основі ваг RLQ-осей проведений кластерний аналіз, який дозволив виділити чотири кластери (рис. 5.1.3, IV), які можна інтерпретувати як функціональні групи.

Таблиця 5.1.2 Порівняння результатів RLQ-аналізу з ординарними багатовимірними процедурами аналізу матриць даних

Осі	Інерція та коінерція для факторів середовища (матриця R)		
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	2.89	3.99	0.72
1+2	5.89	7.05	0.83
Інерція та коінерція для властивостей видів (матриця Q)			
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	4.17	5.22	0.80
1+2	7.98	9.51	0.84
Кореляція видів серед сайтів (матриця L)			
	Кореляція	Максимальна кореляція	Відношення
1	0.49	0.72	0.68
2	0.47	0.63	0.74

RLQ-ось 1 вказує на протиставлення видів ґрунтових тварин, які з одного боку характеризуються комплексом таких екоморфічних ознак, як акарбонатофільність, вимогливість до умов мінерального живлення едафотопу (мега- та ультрамегатрофоценоморфи), геміаерофоби. Видам з вказаними властивостями протиставлені види, які надають перевагу мезотрофним умовам, гігрофільному режиму зволоження. Ці види є більш вимогливими до умов забезпечення карбонатами. Вони найбільшою мірою відповідають пратантам. Позитивні значення RLQ-ось 1 відповідають умовам з меншою вологістю, але більшою мінливістю умов зволоження та більшим освітленням. Таким чином, головним аспектом диференціації угруповання ґрунтової макрофауни, який пов’язаний також з перебудовою його екоморфічної структури, є градієнт умов забезпечення ґрунтів карбонатами та трофністю едафотопа.

RLQ-ось 2 вказує на протиставлення видів ґрунтової макрофауни, які переважно обумовлені трофічними особливостями тварин, а саме фітофагів з одного боку та сапрофагів – з іншого. У свою чергу, фітофаги заплавних екосистем формують комплекс, якому притаманна сукупність певних екоморфічних особливостей, а саме це є гемікарбонатофобність, аерофільність, здатність активно прокладати ходи без зміни форми тіла або за допомогою стратегії переміщення С-подібних личинок. Цей комплекс надає перевагу піщаним пагорбам, які добре дреновані та забезпечені добрими умовами для дихання, але де існують постійно або тимчасово умови дефіциту вологості. Протилежна фітофагам група сапрофагів є активними прокладачами ходів за допомогою зміни форми тіла, які є гіпоаерофобами або субаерофілами. Ця група надає перевагу більш багатим за умовами забезпечення поживними речовинами едафотопам. Важливим аспектом диференціації угруповання ґрунтових тварин є режим аерації едафотопу та умови дихання ґрунтових тварин.

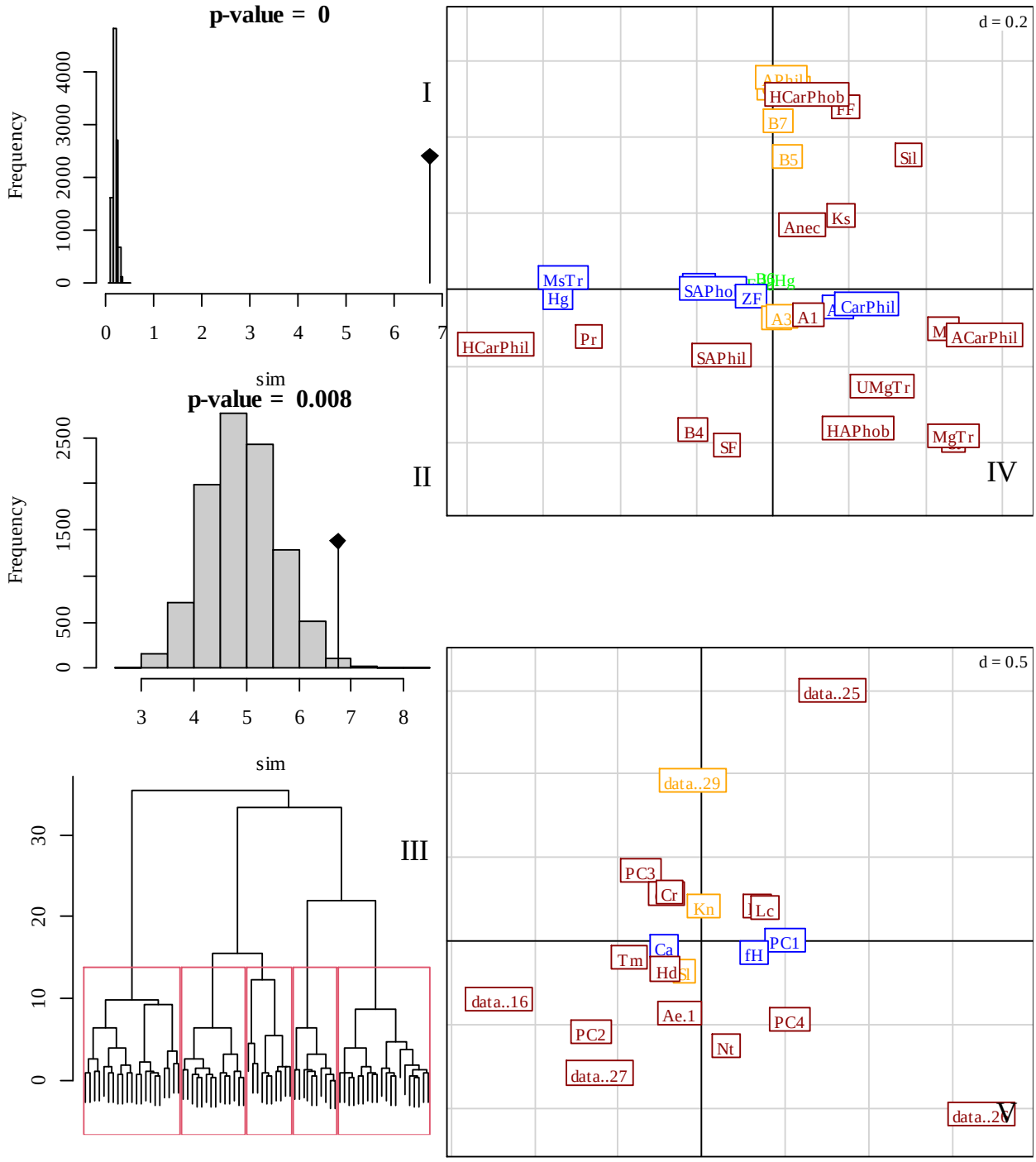


Рис. 5.1.3 Результати RLQ-аналізу угруповання ґрунтової макрофауни. I – результати пермутаційного тесту для моделі 2; II – результати пермутаційного тесту для моделі 6; III – кластерний аналіз ґрунтової макрофауни на основі значень RLQ-осей 1 та 2. IV – проекція видів та еліпсоїдів кластерів в RLQ-осі 1 та 2. IV – проекція факторів середовища в RLQ-осі 1 та 2; V – проекція властивостей ґрунтової макрофауни.

Результати кластерного аналізу видів можуть бути представлені у просторі RLQ-осей (рис. 5.1.4). Слід відзначити, що одержана диференціація угруповання є результатом урахування екологічних особливостей видів та оцінки впливу факторів середовища.

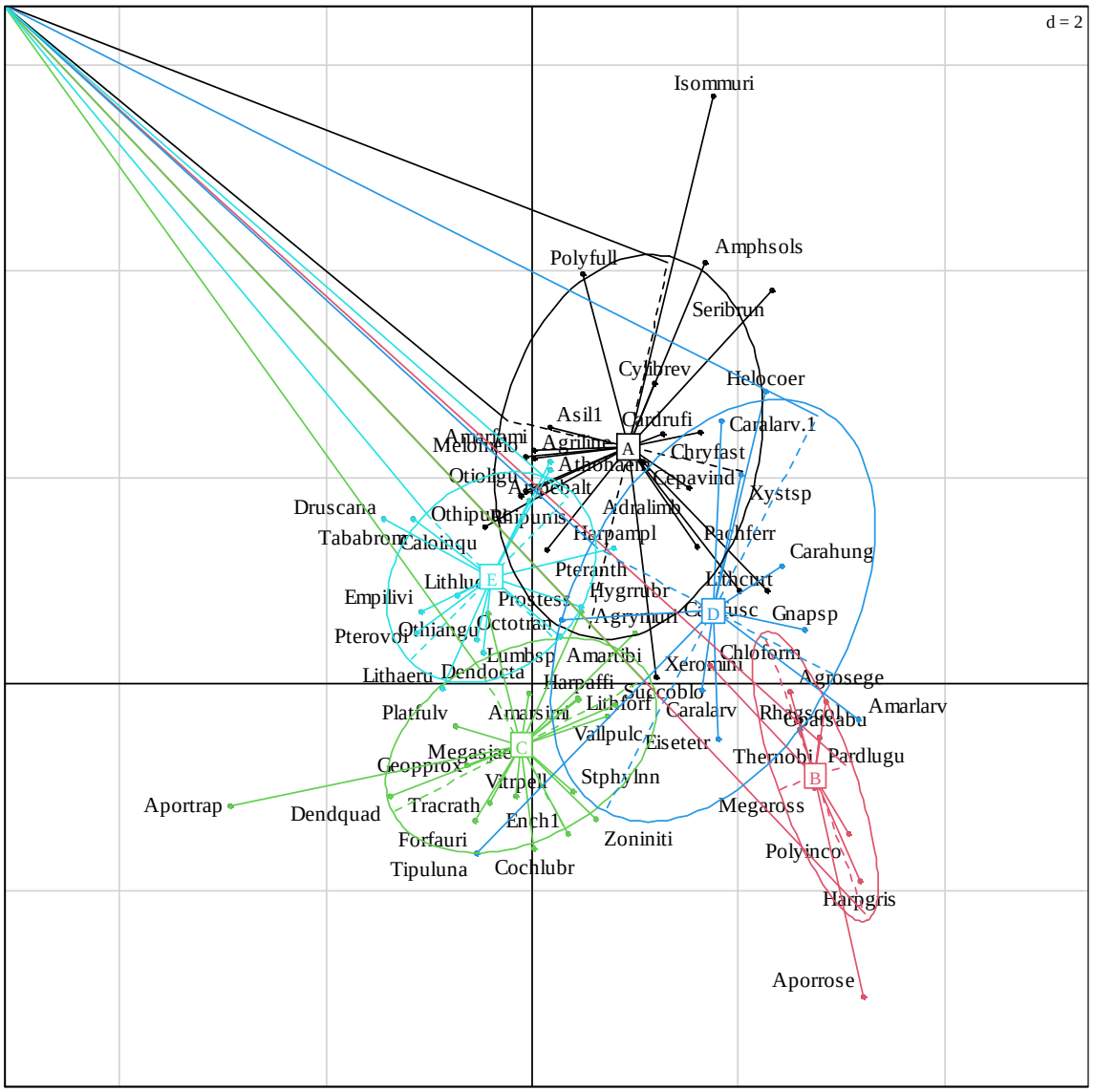


Рис. 5.1.4 Размещение видов в пространстве RLQ-оси 1 (ось абсцис) и RLQ-оси 2 (ось ординат). A, B, C, D – кластери. Agroclav – *Agrotis clavis,* Ampebalt – *Ampedus balteatus,* Amphsols – *Amphimallon solstitiale,* Aporrose – *Aporrectodea rosea* , Aportrap – *Aporrectodea trapezoides,* Athohaem – *Athous haemorrhoidalis,* Carabida – *Carabidae* , Carahung – *Carabus hungaricus,* Cardrufi – *Cardiophorus rufipes,* Chryfast – *Chrysolina fastuosa,* Cochlubr – *Cochlicopa lubrica,* Cyrtlate – *Cyrtopogon lateralis,* Eisetetr – *Eiseniella tetraedra,* Enchalbi – *Enchytraeus albidus,* Forfauri – *Forficula auricularia,* Isommuri – *Isomira murina,* Lithluci – *Lithobius lucifugus,* Melomelo – *Melolontha melolontha,* Octotran – *Octodrilus transpadanus* , Otioligu – *Otiorhynchus ligustici,* Pachferr – *Pachymerium ferrugineum,* Pardsp – *Pardosa sp,* Polyfull – *Polyphylla fullo,* Rhipunis – *Rhipidia uniseriata,* Seribrun – *Serica brunnea,* Tababrom – *Tabanus bromius,* Thernobi – *Thereva nobilitata,* Tipuluna – *Tipula lunata,* Tracrath – *Trachelipus rathkii*

Кластер А включає 21 вид ґрунтових безхребетних (*Adrastus limbatus, Agriotes lineatus, Amara familiaris, Amphimallon solstitiale, Asilidae sp.1 , Calathus fuscipes, Calosoma inquisitor, Cardiophorus rufipes, Cepaea vindobonensis, Chrysolina fastuosa, Cylindronotus brevicollis, Isomira murina, Lithobius curtipes, Melolontha melolontha, Othius punctulatus , Otiorhynchus ligustici, Pachymerium ferrugineum, Polyphylla fullo, Pterostichus anthracinus, Serica brunnea, Xerolycosa miniata*), переважна більшість з яких є личинками комах, які здатні прокладувати ґрунтові ходи без зміни форми тіла або мають *С*-подібну форму тіла. Представники цього кластеру найбільшою мірою представлені в ґрунті полігону №25. Даний кластер можна ідентифікувати як елатеридно-скарабеоїдний комплекс.

Кластер В включає 10 видів (*Agrotis segetum, Aporrectodea rosea, Chloromyia formosa, Harpalus griseus, Megaphyllum rossicum, Opatrum sabulosum, Pardosa lugubris, Polydesmus inconstans, Rhagio scolopaceus, Thereva nobilitata*). Ці види найбільш поширені в межах полігону №26. Представники кластеру В надають перевагу більш багатим за рівнем мінерального живлення едафотопам. Переважна більшість цих видів є мешканцями підстілки. Даний кластер можна ідентифікувати як диплопоїдний комплекс.

Кластер С включає 20 видів (*Agrypnus murinus, Amara similata, Aporrectodea trapezoides, Cochlicopa lubrica, Dendroxena quadrimaculata, Enchytraeus sp. 1, Forficula auricularia, Geophilus proximus, Harpalus affinis, Lithobius forficatus, Megaphyllum sjaelandicum , Othius angustus, Platydracus fulvipes, Prosternon tessellatum, Staphylininae sp., Succinella oblonga, Trachelipus rathkii, Vallonia pulchella, Vitrina pellucida, Zonitoides nitidus*). Цей кластер є значно різноманітний в таксономічному відношенні. Усі види відрізняються перевагою едафотопів з високим рівнем забезпечення азотом. Представники кластеру С найбільш поширені у межах полігону №27. Даний кластер можна ідентифікувати як люмбрикоїдний комплекс.

Кластер D включає 10 видів (*Amara sp. (*larv.*), Carabidae sp. 1 (*larv.*), Carabidae sp. 2 (*larv.*), Carabus hungaricus, Eiseniella tetraedra, Gnaphosidea* sp., *Helops coeruleus, Octodrilus transpadanus, Tipula lunata, Xysticus* sp.). Переважна більшість видів цього кластеру або є підстилковими, або тісно пов'язані з підстілкою, як норні *Octodrilus transpadanus*. Даний кластер можна ідентифікувати як типулоїдний. Найбільше поширення представники цього кластеру мають у межах полігону №16.

Кластер E включає 14 видів (*Amara tibialis, Ampedus balteatus, Athous haemorrhoidalis, Dendrobaena octaedra, Drusilla canaliculata, Empis livida, Harpalus amplicollis, Hygrolycosa rubrofasciata , Lithobius aeruginosus, Lithobius lucifugus, Lumbricidae sp., Pterostichus ovoideus, Rhipidia uniseriata, Tabanus bromius*). Умови полігону № 29 є найбільш типовими для представників цього кластеру. Маркером цих умов є підвищенні значення PC3. Високе різноманіття представників жужелиць, які входять до складу цього кластеру, дозволяє його ідентифікувати як карабоїдний деріват елатеридно-скарабеоїдного комплексу.

5.2. Типулоїдний комплекс (полігон № 16)

Угруповання полігону № 16 позначено як типулоїдний комплекс у тому сенсі, що представники відповідного кластеру видів, які мають подібні екоморфічні особливості та погоджено змінюють свою чисельність під впливом зовнішніх факторів, становлять основну частину тваринного населення даної екосистеми. Але представники типулоїдного комплексу не є винятковими мешканцями ґрунту даного полігону. Все це стосується найменування тваринного населення ґрунту інших досліджених полігонів.

Альфа-різноманіття угруповання становить 9.03 види та у 95 % випадків знаходиться в діапазоні від 8.86 до 9.21 видів (рис. 5.2.1). Гама-різноманіття становить 36 видів та у 95 % випадків знаходиться в діапазоні від 33.82 до 37.82 видів. Відповідно, бета-різноманіття становить 3.99 та у 95 % випадків

знаходиться в діапазоні 3.79–4.18. Таким чином, гетерогенність угруповання в межах полігону знаходиться на досить високому рівні та, вірогідно, може бути пояснена властивостями середовища.

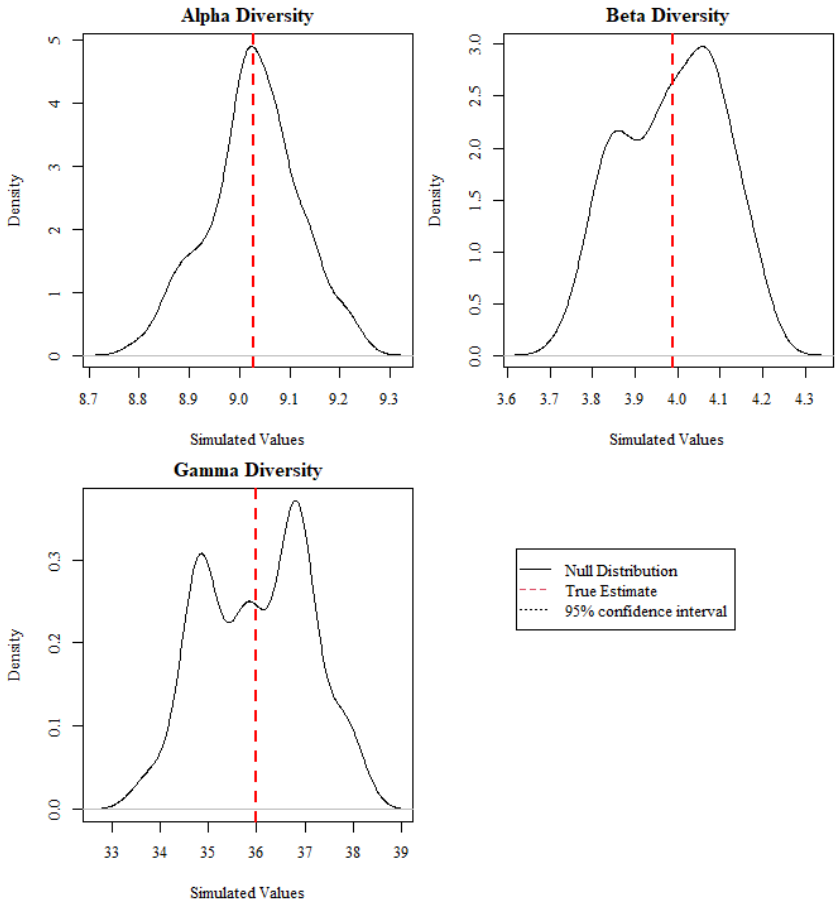


Рис. 5.2.1 Оцінки варіювання альфа-, бета- та гама різноманіття угруповання (за кількістю видів) за бутстреп-методом

Загальна чисельність угруповання становить 304.6±31.6 екз./м^2. Домінуючою групою в угруповані є дощові черв'яки, які представлені чотирма видами та становлять 49.6% від загальної чисельності. Основу угруповання формує власне ґрунтовий дощовий черв'як *Aporrectodea trapezoides*, значно менша чисельність в угрупованні підстілкових дощових черв'яків *Dendrobaena octaedra* та норних *Octodrilus transpadanus*, одинично зустрічаються *Aporrectodea rosea*. Також епізодично в угрупованні зустрічаються енхитреїди.

Багатоніжки представлені підстілковими видами *Lithobius forficatus*, *L. aeruginosus* та *L. curtipes* та меншканцями ґрунтової товщи *Geophilus*

proximus та *Pachymerium ferrugineum*. Чисельність іншої групи хижих безхребетних – Araneae, які обліковані за допомогою метода ручного розбирання проб, порівняно не значна. Павуки представлені двома видами *Hygrolycosa rubrofasciata* та *Pardosa lugubris*. Сапротрофні багатоніжки представлені двома видами: *Megaphyllum rossicum* та *M. sjaelandicum*. Також сапротрофним мешканцем підстілки є *Trachelipus rathkii*. Молюски представлені одним видом *Cochlicopa lubrica*, який зустрічається епізодично.

Важливою групою ґрунтової макрофауни за видовим різноманіттям та чисельністю є комахи. Вони складають 26.2 % від загальної чисельності угруповання та представлені 20 видами. Провідну роль в угрупованні відіграють личиники *Melolontha melolontha*, які складають 6.8 % від чисельності угруповання. Загалом, родина Melolonthidae, до якої належить вказаний вид, представлена трьома видами. Також важливу роль в угрупованні відігають личинки пилкоїдів (Tenebrionidae: Alleculinae) *Isomira murina* та *Helops coeruleus*. Серед комах порівняно різноманітною є родина Elateridae, яка представлена личинками п’ятьох видів. Це мешканці лісових ґрунтів *Athous haemorrhoidalis, Agrypnus murinus* та *Adrastus limbatus*, мешканець лучних ґрунтів *Prosternon tessellatum* та мешканець легких пісчаних ґрунтів *Cardiophorus rufipes*. Туруни представлені личинками різних видів, а також імаго *Pterostichus ovoideus*. Також слід відзначити наявність в угрупованні фітофагів з родин Chrysomelidae та Curculionidae. Регулярно в угрупованні зустрічаються личинки підгризаючих совок *Agrotis segetum*.

Значним видовим різноманіттям характеризуються личинки двокрилих, які представлені трьома видами. Серед них найбільш чисельні личинки *Tipula lunata*. Саме типуліди характеризуються найбільш типовими для угруповання екологічними особливостями, на основі чого відповідний комплекс був названий як типулоїдний.

У ценоморфічній структурі угруповання ґрунтової макрофауни за кількістю видів переважають пратанти та сильванти (рис. 5.2.2).

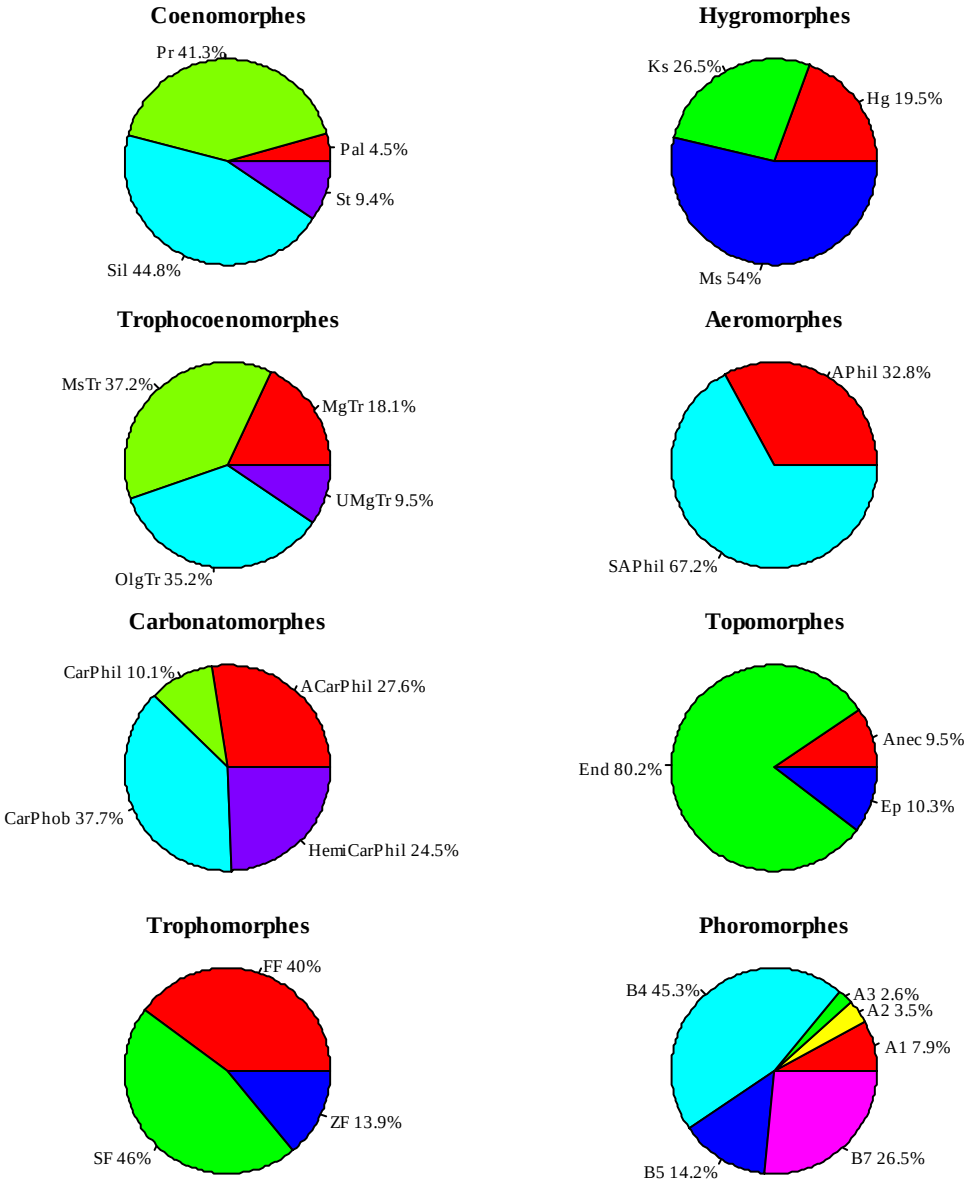


Рис. 5.2.2 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за кількістю видів): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Роль степантів та палюдантів значно менша. У гігроморфічній структурі переважають мезофіли та значну роль відіграють ксерофіли та гігрофіли. Серед трофоценоморф переважають мезотрофоценоморфи, а також велике значення мають оліготрофоценоморфи. Аероморфи представлені переважно видами, які чутливі до наявності ґрунтового повітря – це субаерофіли та аерофіли. Структура карбонатоморф різноманітна і в ній представлені досить пропорційно представники різних екоморф. Переважають карбонатофоби та акарбонатофіли. В угруповані домінують ендогейні тварини. В трофічній структурі сапрофаги та фітофаги мають практично рівну пропорцію. Серед фороморф переважають тварини, які здатні активно прокладати ходи зі зміною товщини тіла. Також важливе значення в угурпованні мають тварини з *C*-подібною формою тіла. За чисельністю в ценоморфічній структурі переважають пратанти (рис. 5.2.3). У гігроморфічній структурі переважають гігрофіли. Домінуючого значення набувають мезотрофоценоморфи. Серед аерморф провідне значення мають субаерофіли. При урахуванні чисельністі видів, пропорція сапрофагів значно збільшується.

Перші дві осі, одержані при *RLQ*-аналізі, охоплюють 65.3 % загальної інерції. Ось 1 охоплює 42.2 % інерції, ось 2 – 23.1 %. Можна порівняти результати *RLQ*-аналізу з окремими аналізами, які незалежно максимізують структуру властивості видів (аналіз Хілла-Сміта властивостей видів), структуру факторів навколишнього середовища (аналіз Хілла-Сміта фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів та ґрунтових властивостей) та кореляцію (аналіз відповідностей таблиці види-сайти). Найбільшою мірою кореляцію властивостей видів та екологічних режимів середовища пояснює ось 1. Рішення, яке одержане у результаті RLQ-аналізу слабко відрізняється від результатів аналіз Хілла-Сміта змінних факторів середовища (відношення інерцій осей 1 та 1 і 2 становить 0.75 та 0.71 відповідно), дещо відмінне від результатів аналізу Хілла-Сміта властивостей видів (0.62 для осі 1 та 0.71 для осей 1 та 2) та значно відмінне від аналізу відповідностей матриці види-сайти (0.48 та 0.53) (табл. 5.2.1).

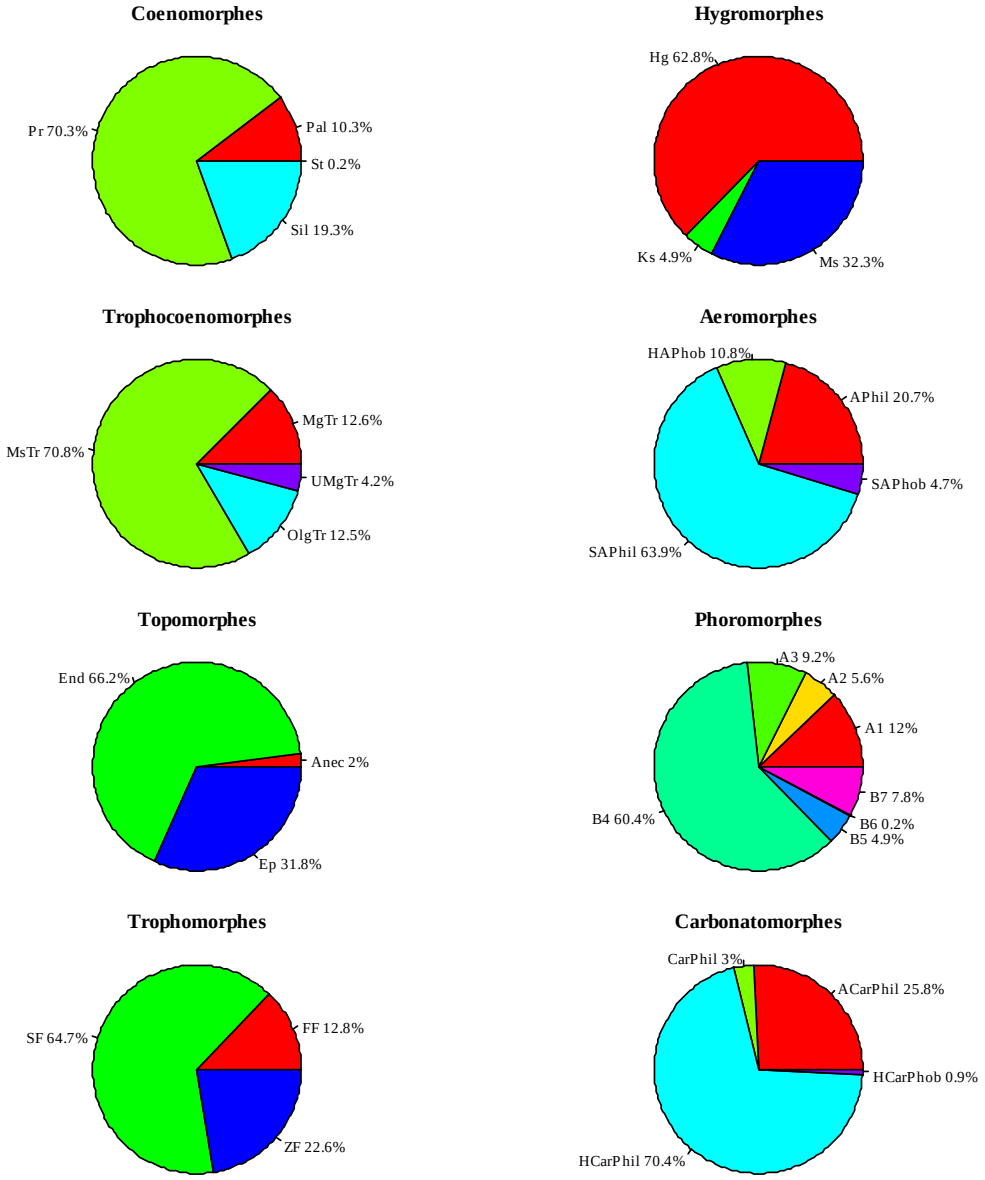


Рис. 5.2.3 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за чисельністю): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Результати RLQ-аналізу є статистично вірогідними за різними підходами до процедури пермутації (рис. 5.2.4, I та II). На основі ваг RLQ-осей проведений кластерний аналіз, який дозволив виділити чотири кластери (рис. 5.2.4, IV), які можна інтерпретувати як функціональні групи.

Таблиця 5.2.1 Підсумок RLQ-аналізу (covar = sdR·sdQ·corr, Total inertia – 0.87)

Осі	Власне число (eig)	Коваріація, яка пояснена осями (covar = eig^2)	Варіація факторів середовища (sdR)	Варіація властивостей видів (sdQ)	Кореляція властивостей видів та факторів середовища (corr)
1	0.36	0.61	1.61	1.98	0.19
2	0.20	0.45	1.21	2.00	0.18

Таблиця 5.2.2 Порівняння результатів RLQ-аналізу з ординарними багатовимірними процедурами аналізу матриць даних

Осі	Інерція та коінерція для факторів середовища (матриця R)		
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	2.59	3.45	0.75
1+2	4.06	5.73	0.71
Інерція та коінерція для властивостей видів (матриця Q)			
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	3.92	6.29	0.62
1+2	7.93	11.12	0.71
Кореляція видів серед сайтів (матриця L)			
	Кореляція	Максимальна кореляція	Відношення
1	0.19	0.39	0.48
2	0.19	0.35	0.53

RLQ-ось 1 вказує на протиставлення видів ґрунтових тварин, які з одного боку характеризуються комплексом таких екоморфічних ознак, як ендогейність, субаерофільність, фітофагія та С-подібна форма тіла.

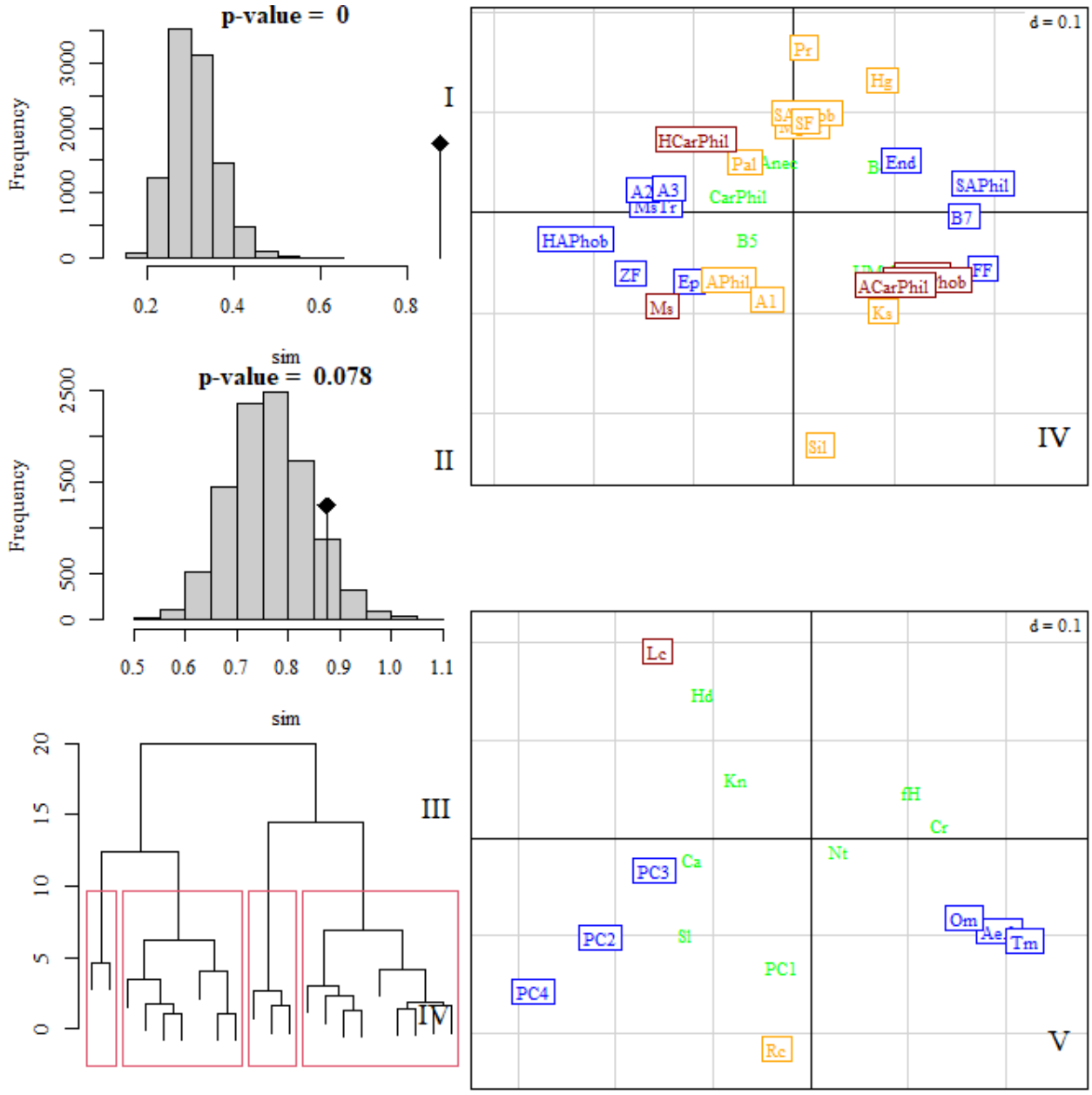


Рис. 5.2.4 Результати RLQ-аналізу угруповання ґрунтової макрофауни. I – результати пермутаційного тесту для моделі 2; II – результати пермутаційного тесту для моделі 6; III – кластерний аналіз ґрунтової макрофауни на основі значень RLQ-осей 1 та 2. IV – проекція видів та еліпсоїдів кластерів в RLQ-осі 1 та 2. IV – проекція факторів середовища в RLQ-осі 1 та 2; V – проекція властивостей ґрунтової макрофауни.

Види з вказаними особливостями надають перевагу умовам з більшою аерацією, термофільністю та більшими показниками омброклімату. З іншого боку, представлені види с комплексом таких властивостей, як

гіпоаерофобність, зоофагія, мезотрофоценоморфність, епігейність та рухливість по існуючій тріщинуватості в ґрунті. RLQ-ось 1 також визначається варіюванням ґрунтових властивостей, які описуються головними компонентами 2–4. RLQ-ось 2 вказує на протиставлення видів ґрунтової макрофауни, які з одного боку мають такі особливості, як гідрофілія, сапрофагія, субаерофобність, серед яких переважають пратанти або палюданти. Сприятливі для цих видів позначаються більшими показниками таких фітоіндикаційних шкал, як вологості та освітлення. Цій групи протиставлені мезофільні сильванти. Вони надають перевагу більш кислим ґрунтам та, відповідно, не таким вологим та з меншою інтенсивністю світлового режиму.

Результати кластерного аналізу видів можуть бути представлені у просторі RLQ-осей (рис. 5.2.5). Слід відзначити, що одержана диференціація угруповання є результатом урахування екологічних особливостей видів та оцінки впливу факторів середовища.

Основу угруповання за чисельністю та різноманіттям становить кластер B. Як відмічалось раніше, це переважно епігейні зоофаги, які переміщуються за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту без прокладання ходів. Взаємодія з трендом, який позначається віссю RLQ-2 представники даного кластеру доповнюються більш гігрофільними сапрофагами. Протилежну за властивостями групу формують *C*-подібні личинки пластинчастовусих, які поєднані в кластер D. Представники цього кластеру надають перевагу більш дренованим стаціям з кращим режимом аерації ґрунту, які краще прогріваються. В заплавних умовах цим вимогам найбільшою мірою відповідають локальні піщані пагорби. Представники кластера A формують досить потужний та різноманітний комплекс лісових видів. Їх протилежність чітко описана комплексом екологічних особливостей, саме – гігрофільність та сапротрофність. У структурному аспекті цей функціональний комплекс наповнюється фракцією видів з кластера B. Кластер C представлений підстілковими гігрфоільними видами.

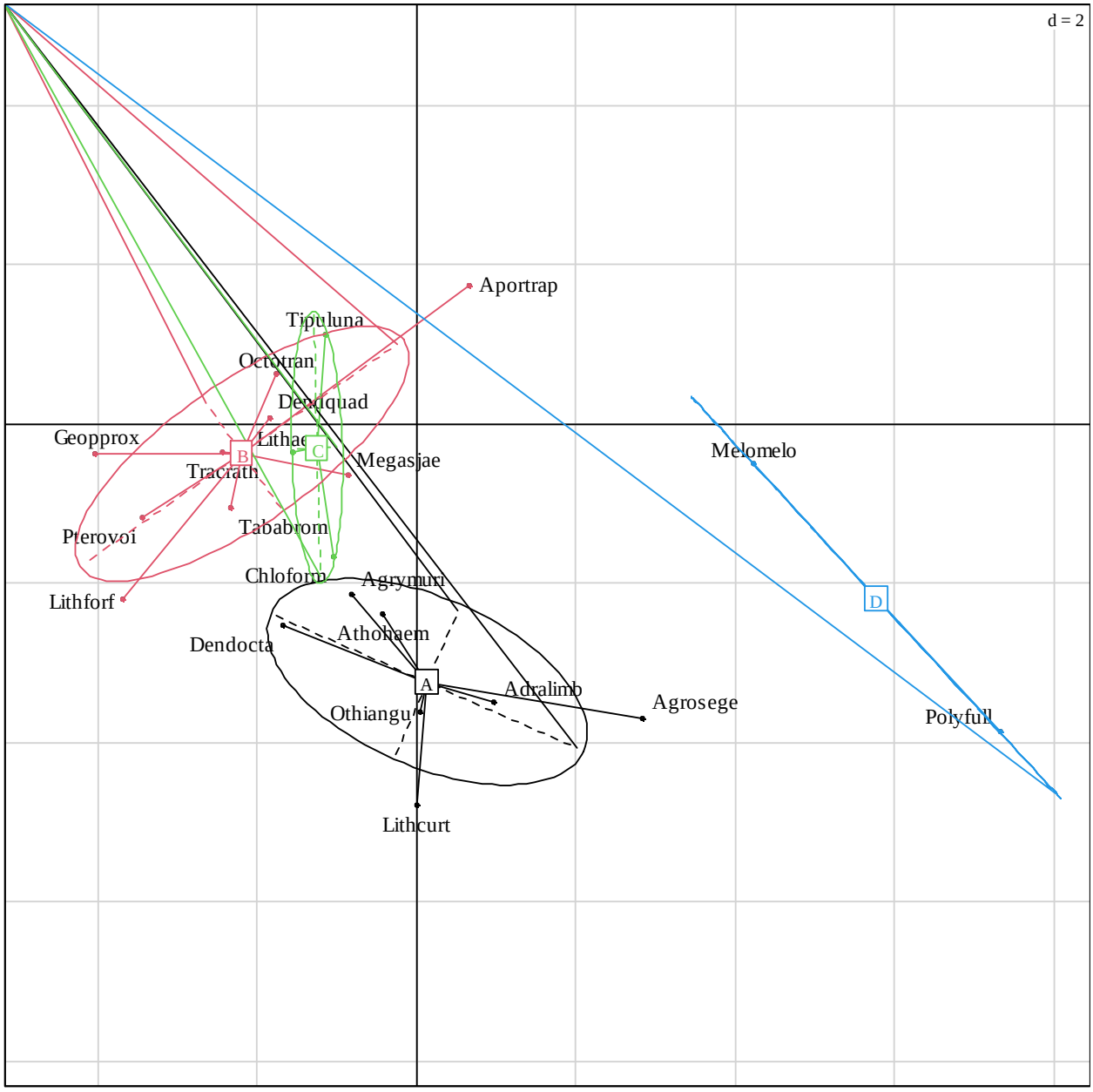


Рис. 5.2.5 Размещение видов в пространстве RLQ-оси 1 (ось абсцис) и RLQ-оси 2 (ось ординат): A, B, C, D – кластери. Agroclav – *Agrotis clavis*, Ampebalt – *Ampedus balteatus*, Amphsols – *Amphimallon solstitiale*, Aporrose – *Aporrectodea rosea* , Aportrap – *Aporrectodea trapezoides*, Athohaem – *Athous haemorrhoidalis*, Carabida – *Carabidae* , Carahung – *Carabus hungaricus*, Cardrufi – *Cardiophorus rufipes*, Chryfast – *Chrysolina fastuosa*, Cochlubr – *Cochlicopa lubrica*, Cyrtlate – *Cyrtopogon lateralis*, Eisetetr – *Eiseniella tetraedra*, Enchalbi – *Enchytraeus albidus*, Forfauri – *Forficula auricularia*, Isommuri – *Isomira murina*, Lithluci – *Lithobius lucifugus*, Melomelo – *Melolontha melolontha*, Octotran – *Octodrilus transpadanus* , Otioligu – *Otiorhynchus ligustici*, Pachferr – *Pachymerium ferrugineum*, Pardsp – *Pardosa sp*, Polyfull – *Polyphylla fullo*, Rhipunis – *Rhipidia uniseriata*, Seribrun – *Serica brunnea*, Tababrom – *Tabanus bromius*, Thernobi – *Thereva nobilitata*, Tipuluna – *Tipula lunata*, Tracrath – *Trachelipus rathkii*

RLQ-осі також можуть бути представлені в географічному просторі (рис. 5.2.6).

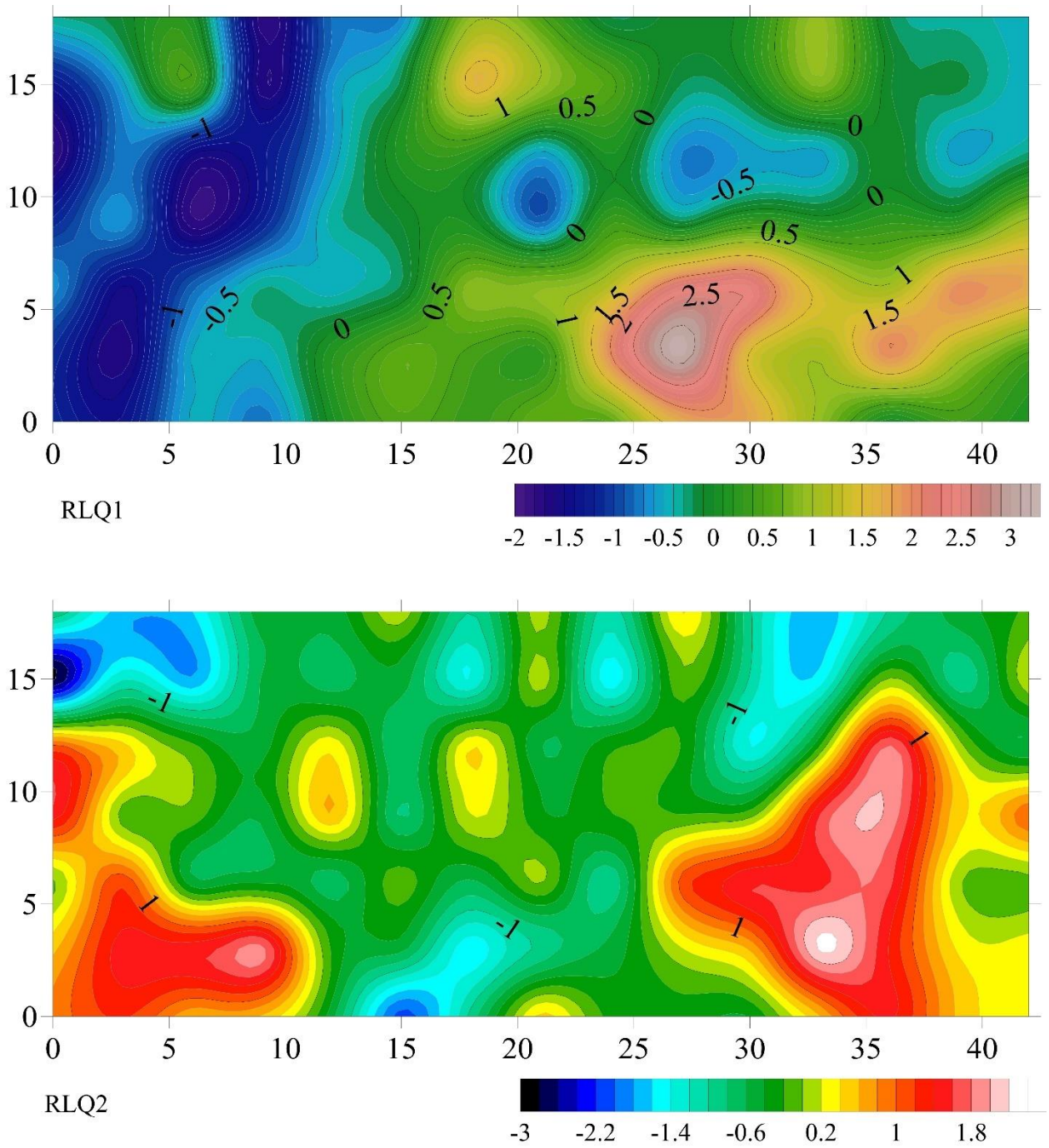


Рис. 5.2.6. Просторове варіювання RLQ-осей 1 та 2

Ось RLQ-1 є результатом градієнтної зміни структури угруповання ґрунтових тварин під при переході від болотного угруповання (з яким граничить права сторона полігону) до лісового угруповання на піщаному пагорбі. Локуси з позитивними значеннями осі RLQ-1 відповідають осередкам, які є сприятливими для С-подібних личинок комах, які є чутливими до умов аерації та вимагають швидкого дренажу ґрунту для оптимізації умов

дихання ендогейних тварин. Також ці умови позначаються більш високою змінністю зволоження. Зона, яка наближена до болотного ценозу, має потужну підстілку, що формує сприятливі умови для формування різноманітного підстілкового угруповання, яке активно використовує існуючий простір між органічними залишками для переміщення. Не дивлячись на свій епігейний характер, комплекс, який населяє дану зону полігону, є досить стійким до дефіциту повітря у ґрунті, що є адаптацією до життя за умов перезволоження. Таким чином, ось RLQ-1 віддзеркалює зміни екологічних умов життя ґрунтових тварин, які індуковані рельєфною неоднорідністю.

Візуальний аналіз просторової мінливості осі RLQ-2 вказує на фітогенну природу цього патерну. Дана ось протиставляє лісову складову угруповання з одного боку болотній або лучній компоненті – з іншого. Організація простору деревами може бути причиною мінливості екоморфічної структури угруповання ґрунтових тварин.

5.3. Елатеридно-скарабеоїдний комплекс (полігон № 25)

У межах угруповання встановлена наявність 29 видів ґрунтової макрофауни, таким чином гама-різноманіття становить 29 видів. Бутстреп-оцінювання показало, що у 95 % випадків цей показник знаходиться у діапазоні 26.4–31.4 видів (рис. 5.3.1). Альфа-різноманіття угруповання становить 3.4 види на кожну пробу (у 95 % випадків цей показник знаходиться у діапазоні 3.3–3.5 видів). Бета-різноманіття становитть 8.5 (7.6–9.1). Таким чином, оцінка бета-різноманіття вказує на високий рівень гетерогенності угруповання ґрунтових безхребетних у межах дослідженного угруповання.

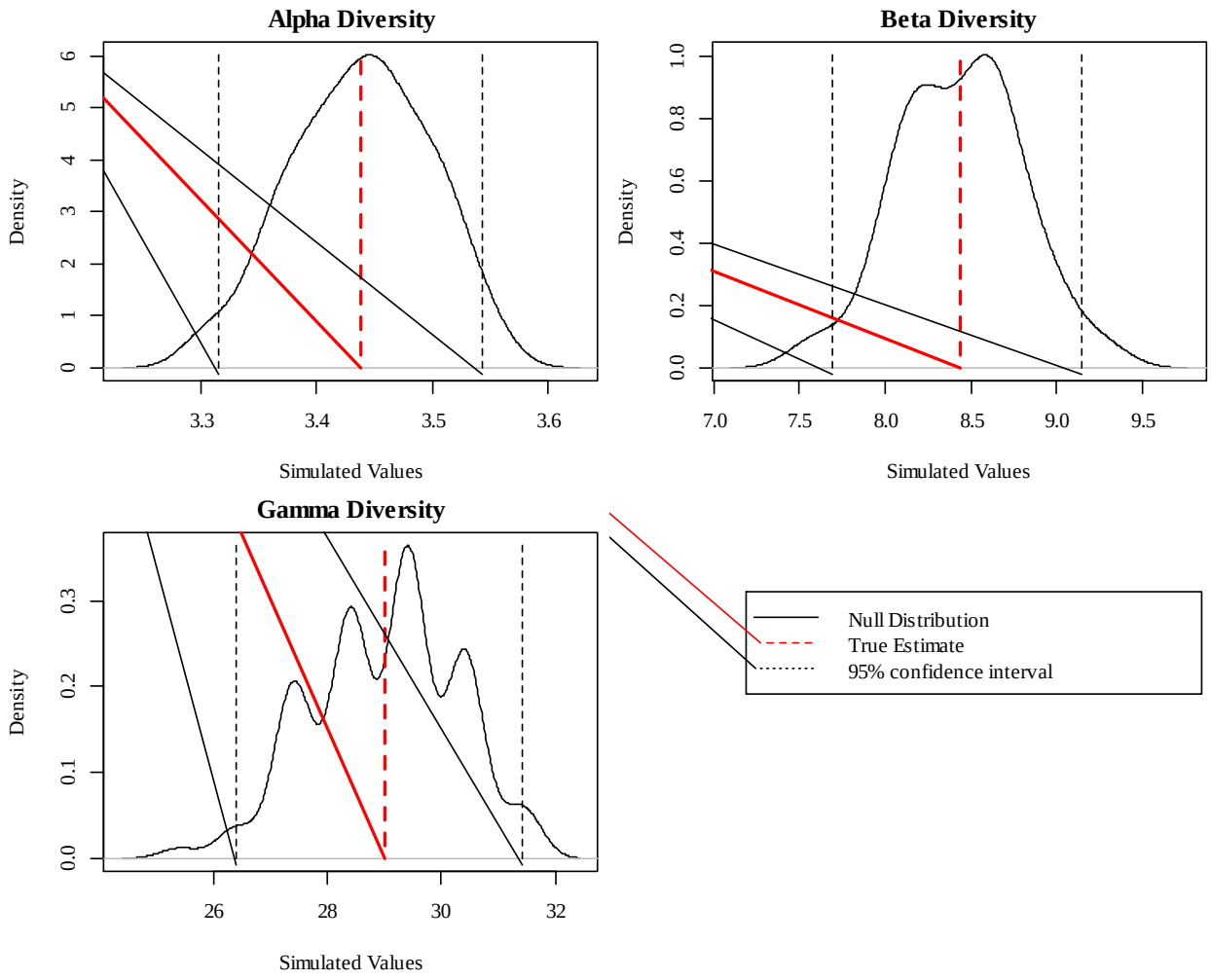


Рис. 5.3.1 Оцінки варіювання альфа-, бета- та гама різноманіття угруповання (за кількістю видів) за бутстреп-методом

Загальна чисельність угруповання становить 135.9±21.1 екз./м^2 (табл. Д1). Домінуючою за видовим різноманіттям та чисельністю групою ґрунтової макрофауни є комахи. Вони складають 63.7 % від загальної чисельності угруповання та представлені 19 видами. До їх складу належить домінант угруповання – личинки *Serica brunnea* (рис. 5.3.2), які складають 21.3 % від чисельності угруповання. Загалом, родина Melolonthidae, до якої належить *Serica brunnea*, представлена чотирма видами. Також важливу роль в угрупованні відігають личинки пилкоїдів (Tenebrionidae: Alleculinae) *Isomira murina*, які складають 11.2 % від загальної чисельності угруповання.

Серед комах порівняно різноманітною є родина Elateridae, яка представлена личинками трьох видів. Це типовий мешканець лісових ґрунтів

Athous haemorrhoidalis, мешканець лучних ґрунтів *Ampedus balteatus* та мешканець легких пісчаних ґрунтів *Cardiophorus rufipes*. Туруни представлені личинками різних видів та імаго *Carabus hungaricus*, який входить до Червоної книги України. Також слід відзначити наявність в угрупованні фітофагів з родин Chrysomelidae та Curculionidae. Значним видовим різноманіттям характеризуються личинки двокрилих, які представлені пятьома видами. Серед них найбільш чисельні личинки *Rhipidia uniseriata*. Регулярно в угрупованні зустрічаються личинки підгризаючих совок *Agrotis clavis*.

Олігохети складають 33.5 % від загальної чисельності угруповання. Найбільш чисельніми є дощові черви *Octodrilus transpadanus* та *Aporrectodea trapezoides*. Слід відзначити зустрічі амфібіонтного виду *Eiseniella tetraedra*, який надає перевагу болотним біотопам. У свою чергу типовим мешканців степів є *Aporrectodea rosea*. Широкий екологічний діапазон видів дощових червів вказує на значну контрастність умов зволоження, яке має місце в межах дослідженного біогеоценозу.

Багатоніжки представлені двома видами хижих губоногих *Pachymerium ferrugineum* та *Lithobius lucifugus*. Чисельність іншої групи хижих безхребетних – Araneae, які обліковані за допомогою метода ручного розбирання проб, порівняно не значна. Також невисока чисельність мокриць *Trachelipus rathkii* та молюсків *Cochlicopa lubrica*.

У ценоморфічній структурі угруповання ґрунтової макрофауни переважають пратанти та сильванти (рис. 5.3.2). Роль степантів та палюдантів значно менша. В гігроморфічній структурі переважають гігрофіли та значну роль відіграють ксерофіли. Мінорні позиції займають мезофіли. Серед трофоценоморф переважають мегатрофоценоморфи. Аероморфи представлені переважно видами, які чутливі до наявності ґрунтового повітря – це субаерофіли та аерофіли.

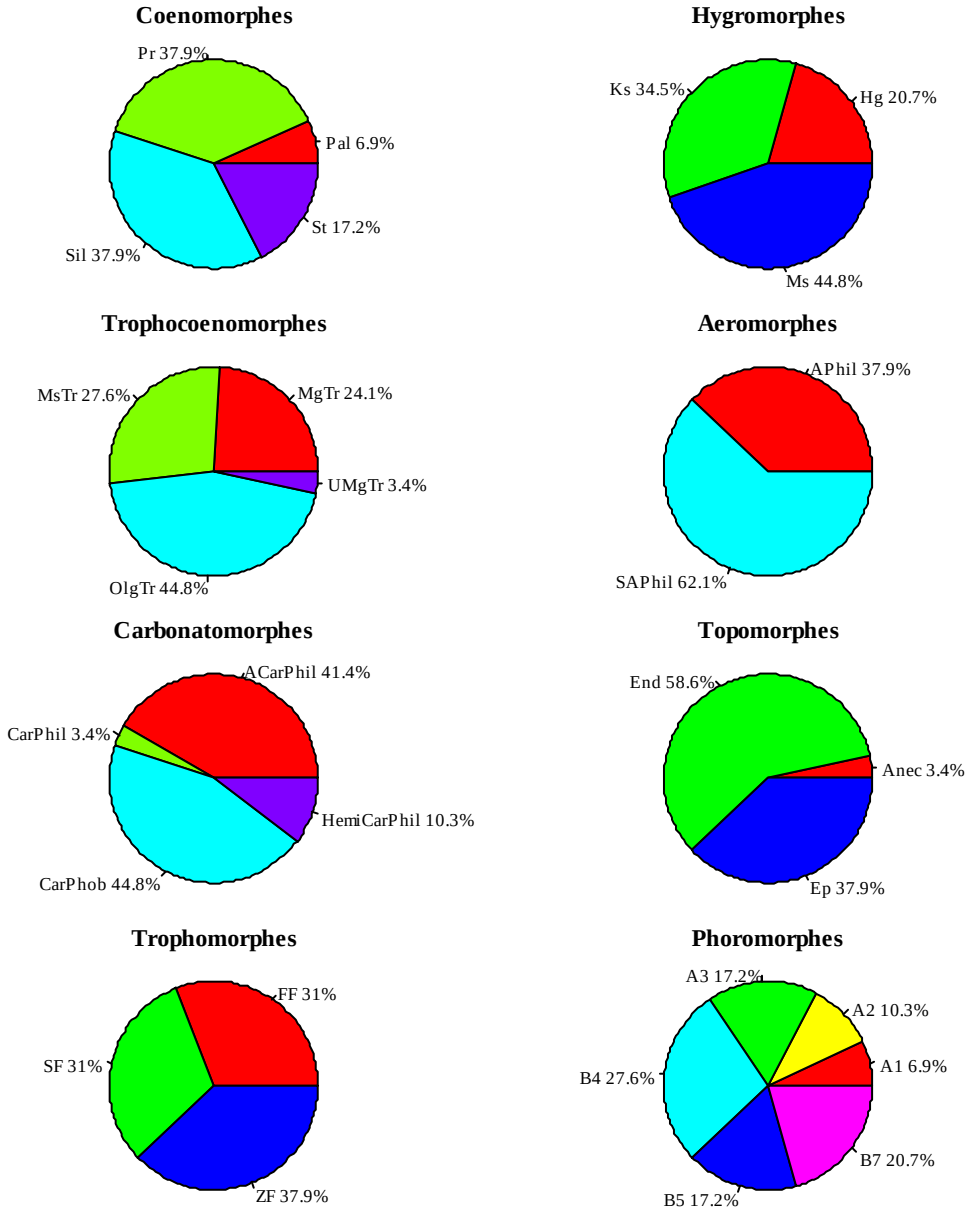


Рис. 5.3.2 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за кількістю видів): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Ценоморфічна структура угруповання з урахуванням чисельності видів вказує на паритетну представленість сильвантів та пратантів (рис. 5.3.3). Незначну частку угруповання складають степанти та палюданти. Таким чином, загальний ценотичний вигляд угруповання є лісо-лучним. Закономірно, що переважна більшість видів угруповання надає перевагу мезофільним умовам, і саме такі види мають найбільші шанси до збільшення своєї чисельності за рахунок зменшення частки ксерофільних видів. Частка гігрофільних видів в угруповання як за кількістю видів, так і за їх чисельністю є практично незмінною. Таким чином, угруповання можна визнати мезофільним.

Переважна більшість видів угруповання надає перевагу оліго- або мезотрофним умовам. Вірогідність зростання чисельності є найбільшою для мезотрофоценоморф. Таким чином, за преференцією умов трофності едафотопу дане угруповання можна ідентифікувати як олігомезотрофне.

Тварини, які формують угруповання ґрунтової макрофауни, є дуже чутливими до умов дихання та аерації ґрунту. Вони переважно представлені аеро- та субаерофілами. Умови дихання у даному екотопі можна визнати як стабільні, так як аероморфічна структура угруповання як з кількістю, так і за чисельністю видів, є практично ідентичною.

Забезпечення ґрунту карбонатами є незначним, тому переважна більшість тварин представлена карбонатофобами. Дана екосистема знаходиться поряд з ареною, як складена переважно піщаними субстратами, які є бідними на карбонати.

Переважна більшість тварин є ендогейними. Епігейні та норні види представлені практично у рівній пропорції. В угрупованні переважають сапрофаги, хоч пропорція фітофагів є трошки меншою, ніж сапрофагів. Хоч угруповання є лучно-лісовим, але особливості топічної та трофічної структур вказують на значний вплив степового типу кругообігу речовин на особливості формування екологічних умов у даному біотопі.

В угрупованні переважно представлені види, які здатні до прокладання ходів зі зміною товщини тіла, або за допомогою С-подібної форми тіла.

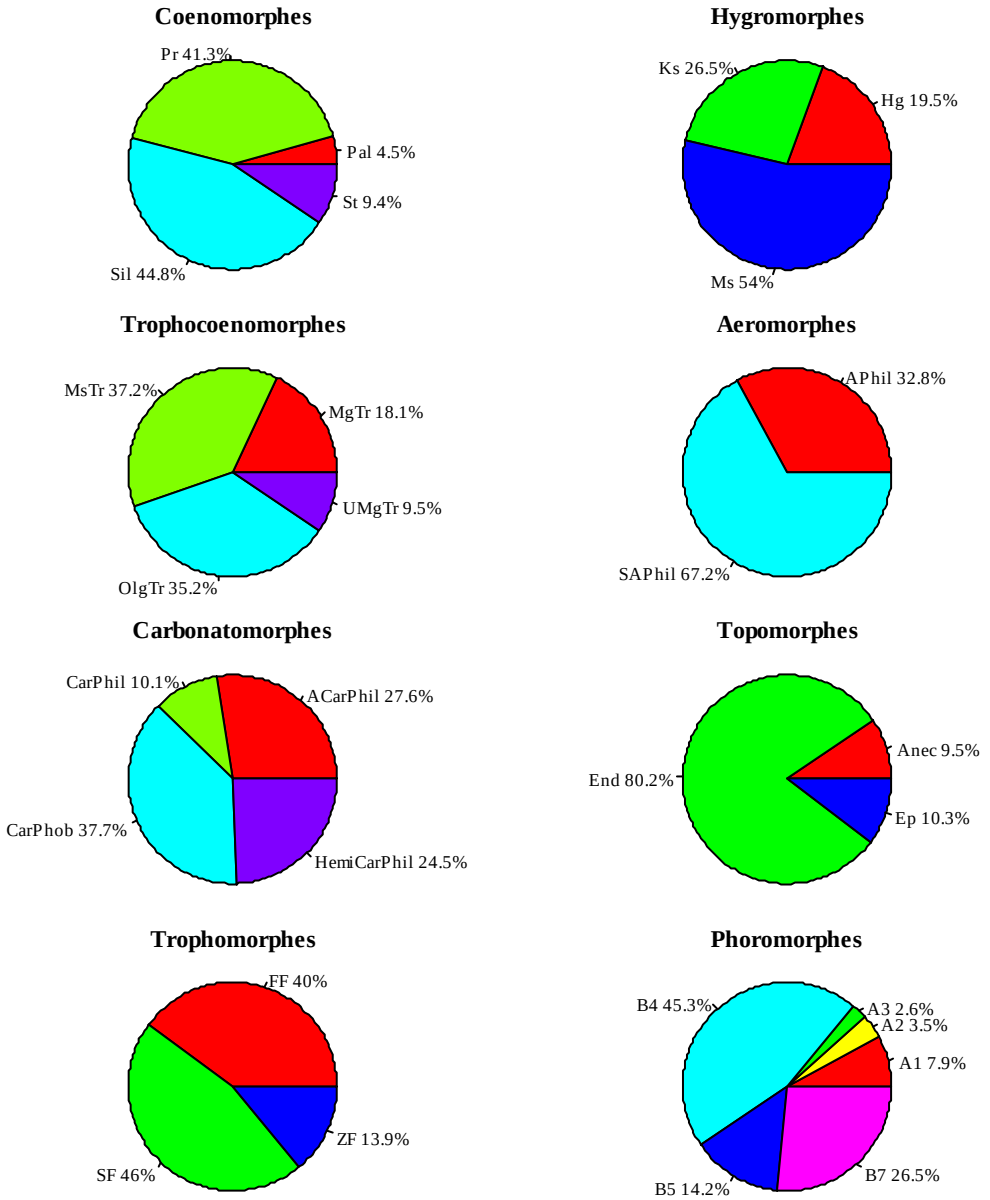


Рис. 5.3.3 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за чисельністю): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні, Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок;

7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Також важливу роль мають тварини, які прокладають ходи без зміни форми тіла. Також слід відзначити відсутність тварин, які активно прокладають ходи у ґрунті за допомогою риття кінцівками, які звичайно є типовими для лучних угруповань. Серед мешканців підстілки перевагу мають тварини, розміри тіла яких менші за розмір проміжків між складових частин підстілки.

Перші дві осі, одержані при *RLQ*-аналізі, охоплюють 90.1 % загальної інерції. Ось 1 охоплює 57.9 % інерції, ось 2 – 32.2 %. Можна порівняти результати *RLQ*-аналізу з окремими аналізами, які незалежно максимізують структуру властивості видів (аналіз Хілла-Сміта властивостей видів), структуру факторів навколишнього середовища (аналіз Хілла-Сміта фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів) та кореляцію (аналіз відповідностей таблиці види-сайти). Найбільшою мірою кореляцію властивостей видів та екологічних режимів середовища пояснює ось 1. Рішення, яке одержане у результаті RLQ-аналізу слабко відрізняється від результатів аналіз Хілла-Сміта змінних факторів середовища (відношення інерцій осей 1 та 1 і 2 становить 0.97 та 0.98 відповідно), дещо відмінне від результатів аналізу Хілла-Сміта властивостей видів (0.72 для осі 1 та 0.81 для осей 1 та 2) та значно відмінне від аналізу відповідностей матриці види-сайти (0.58 та 0.63) (табл. 5.3.2).

Таблиця 5.3.1 Підсумок RLQ-аналізу (covar = sdR·sdQ·corr, Total inertia – 22.8, *p*-value 0.008 based on 999 replicates)

Осі	Власне число (eig)	Коваріація, яка пояснена осями (covar = eig^2)	Варіація факторів середовища (sdR)	Варіація властивостей видів (sdQ)	Кореляція властивостей видів та факторів середовища (corr)

1	9.62	3.10	3.55	2.12	0.41
2	5.35	2.31	2.53	2.13	0.43

Таблиця 5.3.2 Порівняння результатів RLQ-аналізу з ординарними багатовимірними процедурами аналізу матриць даних

Осі	Інерція та коінерція для факторів середовища (матриця R)		
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	12.57	13.01	0.97
1+2	18.96	19.43	0.98
Інерція та коінерція для властивостей видів (матриця Q)			
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	4.51	6.29	0.72
1+2	9.06	11.14	0.81
Кореляція видів серед сайтів (матриця L)			
	Кореляція	Максимальна кореляція	Відношення
1	0.41	0.71	0.58
2	0.43	0.68	0.63

Головним аспектом диференціації екоморфічної структури угруповання тварин є протиставлення лучних сапрофагів лісовим фітофагам, які здатні до переміщення в ґрунті за стратегією С-подібних личинок. Слід відзначити, що С-подібні личинки також є карбонатофобами. Стації, найбільш сприятливі для лучних сапрофагів, звичайно мають більшу твердість у верхніх шарах ґрунту, що може бути пов’язано з наявністю більш щільного дернового шару. Також ці локації мають більшу електричну провідність, що наслідком більшої вологості та трофності місцеперебувань. У свою чергу, С-подібні личинки надають перевагу ґрунтам, де більш твердими є більш глибокі шари ґрунту. Слід відзначити, що С-подібна форма тіла є адаптацією до переміщення у твердих субстратах, де існують суттєві ризики втрати вологи.

Іншим аспектом диференціації угруповання є протиставлення епігейних степових зоофагів ендогейним тваринам, які переважно прокладають ґрунтові ходи за допомогою зміни форми тіла. Даний аспект диференціації угруповання є дуже чутливим до агрегатної структури ґрунту.

Епігейні тварини надають перевагу ґрунтам з переважанням порівняно великих агрегатів, а ендогейні форми навпаки, надають перевагу ґрунтам, де переважають малі агрегати.

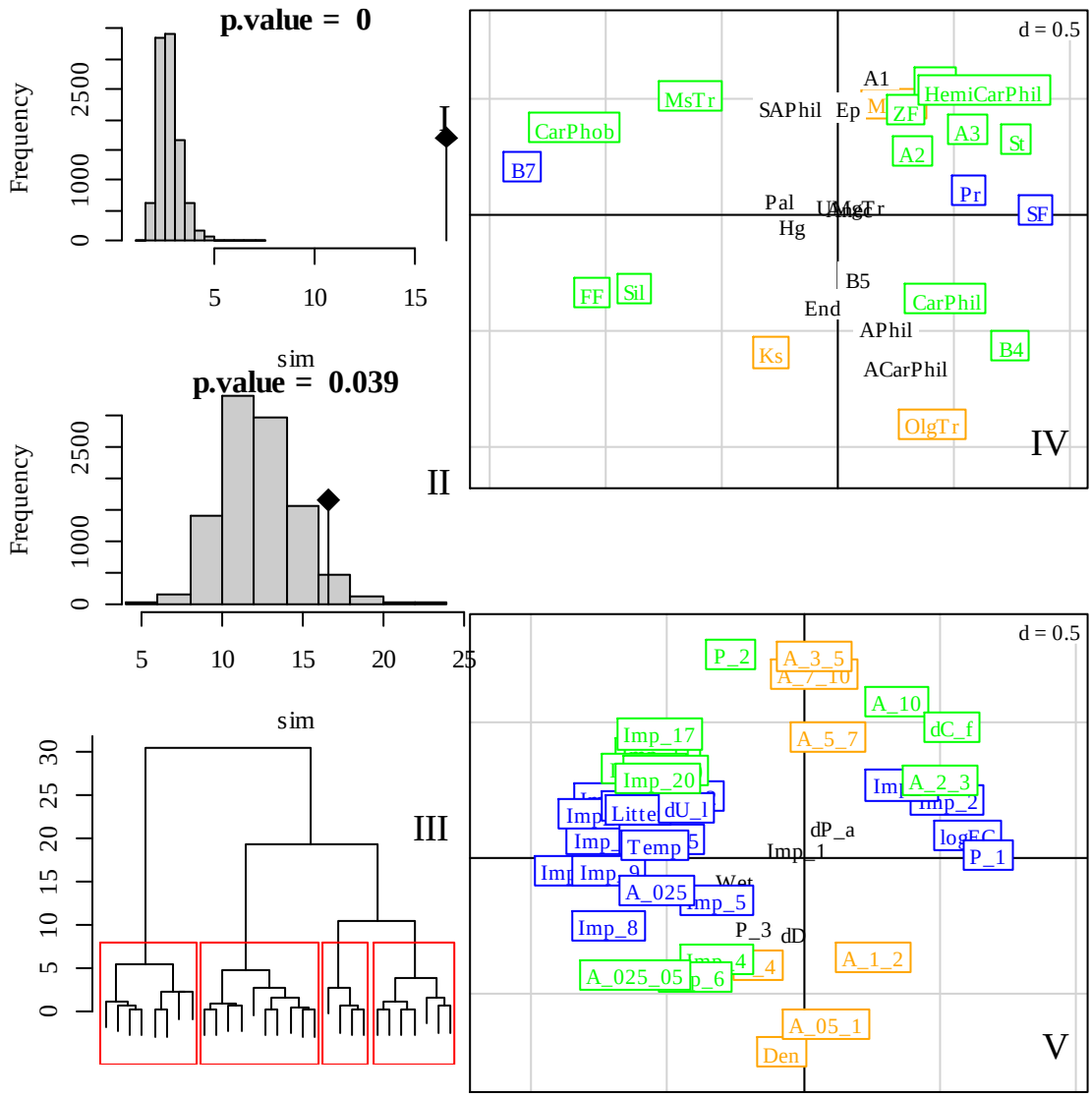


Рис. 5.3.4 Результати RLQ-аналізу угруповання ґрунтової макрофауни. I – результати пермутаційного тесту для моделі 2; II – результати пермутаційного тесту для моделі 6; III – кластерний аналіз ґрунтової макрофауни на основі значень RLQ-осей 1 та 2. IV – проекція видів та еліпсоїдів кластерів в RLQ-осі 1 та 2. IV – проекція факторів середовища в RLQ-осі 1 та 2; V – проекція властивостей ґрунтової макрофауни

Під впливом вказаних трендів відбувається диференціація угруповання на чотири кластери (рис. 5.3.5). Кластер С є номінативним, який поєднує види, які є найбільш численними та які саме формують своєрідність даного

угруповання. Це личинки С-подібних личинок. При зволожені умов існування даний кластер змінюється кластером В, до якого входить навіть амфібіотичний дощовий черв'як *E. tetraedra*, що підкреслює контрастність умов вологості в межах даного біотопу.

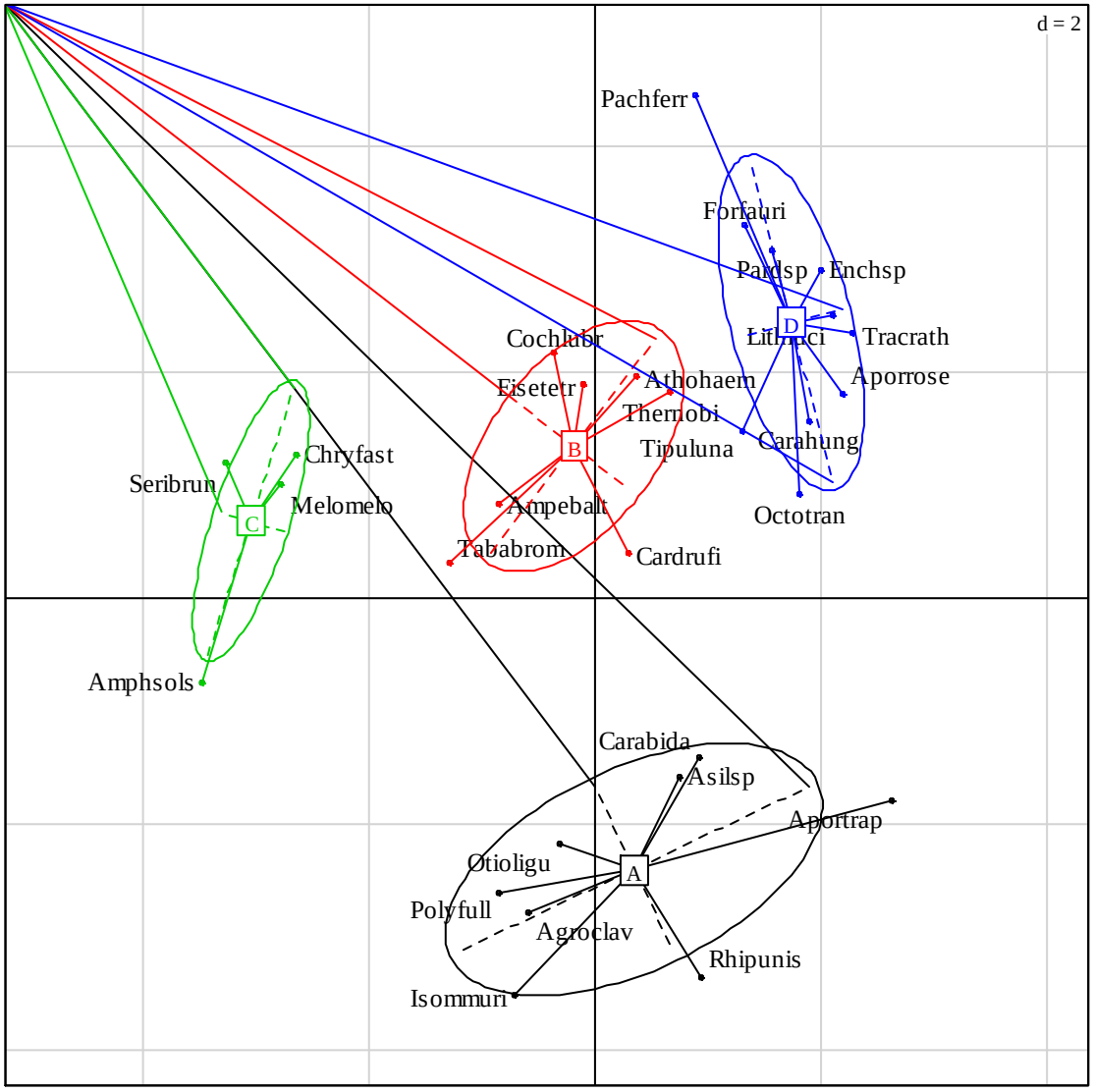


Рис. 5.3.5 Розміщення видів у просторі RLQ-осі 1 (ось абсцис) та RLQ-осі 2 (ось ординат): A, B, C, D – кластери. Agroclav – *Agrotis clavis,* Ampebalt – *Ampedus balteatus,* Amphsols – *Amphimallon solstitiale,* Aporrose – *Aporrectodea rosea* , Aportrap – *Aporrectodea trapezoides,* Athohaem – *Athous haemorrhoidalis,* Carabida – *Carabidae* , Carahung – *Carabus hungaricus,* Cardrufi – *Cardiophorus rufipes,* Chryfast – *Chrysolina fastuosa,* Cochlubr – *Cochlicopa lubrica,* Cyrtlate – *Cyrtopogon lateralis,* Eisetetr – *Eiseniella tetraedra,* Enchalbi – *Enchytraeus albidus,* Forfauri – *Forficula auricularia,* Isommuri – *Isomira murina,* Lithluci – *Lithobius lucifugus,* Melomelo – *Melolontha melolontha,* Octotran – *Octodrilus transpadanus* , Otioligu – *Otiorhynchus ligustici,* Pachferr – *Pachymerium ferrugineum,* Pardsp – *Pardosa sp,* Polyfull – *Polyphylla fullo,* Rhipunis – *Rhipidia uniseriata,* Seribrun – *Serica brunnea,* Tababrom – *Tabanus bromius,* Thernobi – *Thereva nobilitata,* Tipuluna – *Tipula lunata,* Tracrath – *Trachelipus rathkii*

Розвиток підстілкового блоку може стимулювати формування кластеру D, який має переважно епігейний характер. Антиподом даного кластеру є кластер A, основу якого формують ендогейні види.

Просторове відображення RLQ-осей дозволяє уточнити уявлення про природу встановлених трендів (рис. 5.3.6).

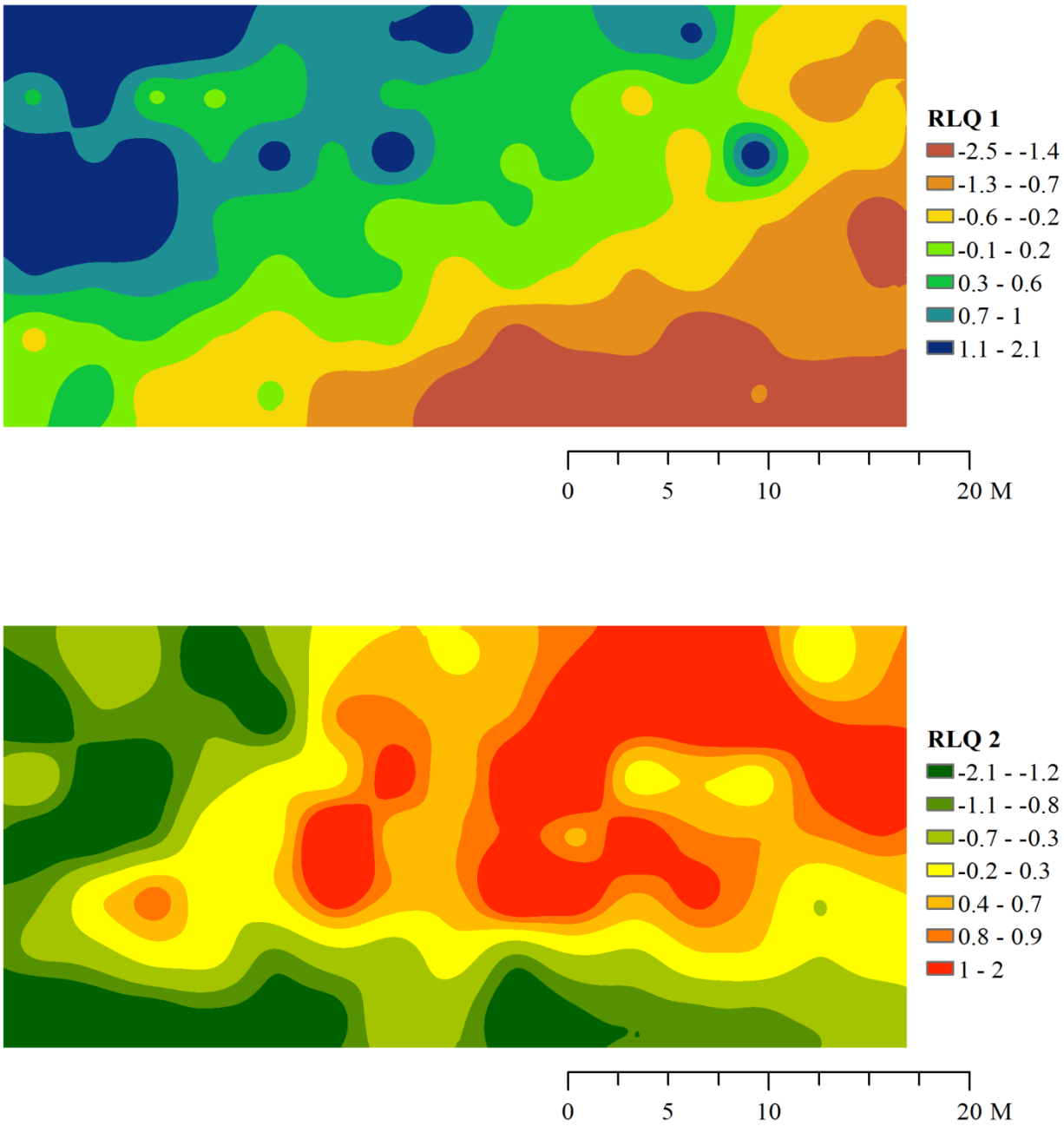


Рис. 5.3.6 Просторове варіювання RLQ-осей 1 та 2

На рисунку лівий верхній кут відповідає точці, найбільш наближеній до русла річки, а правий нижній кут є фактично основою дюнного пагорба. Таким чином, ось RLQ-1 фактично демонструє перебудови в екоморфічній організації угруповання при переході від заплави малої річки до арени. Наближені до водойми ділянки є сприятливі для вологолюбних видів, у тому числі – амфібіотичних. Наближені умови до аренних пагорбів є сприятливими для власно ґрунтових мешканців, які мають С-подібну форму тіла. Закономірно, що легкі піщані ґрунти характеризуються задовільними умовами ґрунтового дихання. Варіювання осі RLQ-2 можна пояснити просторовим розподілом дерев та неоднорідністю мікрорельєфу, який визначає перерозподіл щільності лісової підстілки.

5.4. Диплопоїдний комплекс (полігон № 26)

Важливою проблемою є питання про природу екологічних градієнтів у ґрунті як середовищу перебування живих організмів. Поряд з рельєфом як фактором перерозподілу кліматичних ресурсів, фактори фітогенної й зоогенної природи виступають як джерела неоднорідності властивостей ґрунту [34]. Вплив мезорельефу проявляється на великомасштабному рівні, а фітогенні й зоогенні ефекти проявляються на великомасштабному, так і на детальномасштабном і середньомасштабному рівнях [173]. У свою чергу просторові патерни рослинності або педотурбаційної активності тварин можуть мати нейтральну природу. Таким чином, не можна виключати того, що фактори гетерогенності екологічних властивостей ґрунту у своїй основі генеровані нейтральними причинами. Тому актуальною є проблема оцінку співвідношення просторових факторів, а також факторів едафічної та рослинної природи в організації угруповання ґрунтової макрофауни.

У межах угруповання встановлена наявність 38 видів ґрунтової макрофауни, таким чином гама-різноманіття становить 38 видів. Бутстреп-оцінювання показало, що у 95 % випадків цей показник знаходиться у

діапазоні 34.9–39.9 видів (рис. 5.4.1). Альфа-різноманіття угруповання становить 8.7 види на кожну пробу (у 95 % випадків цей показник знаходиться у діапазоні 8.6–8.9 видів). Бета-різноманіття становитть 4.4 (4.0–4.7).

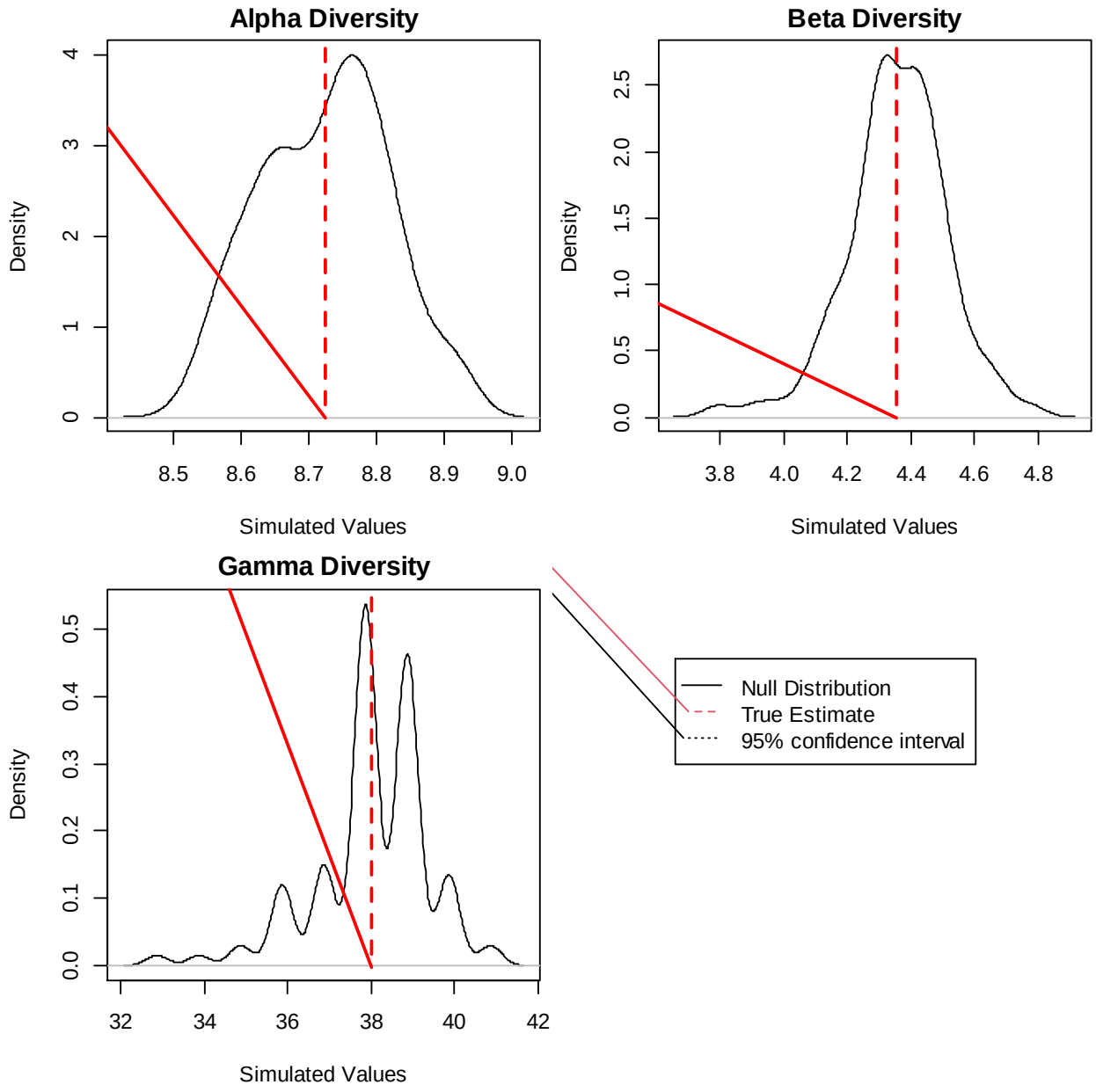


Рис. 5.4.1 Оцінки варіювання альфа-, бета- та гама різноманіття угруповання (за кількістю видів) за бутстреп-методом

Таким чином, оцінка бета-різноманіття вказує на високий рівень гетерогенності угруповання ґрунтових безхребетних у межах дослідженного угруповання.

При ручному розбиранні проб у ґрунті досліджуваного полігону було виявлено 34 видів ґрунтових тварин. Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 244.4±28.6 екз./м^2. Домінуючою групою за чисельністю є дощові черв'яки (Lumbricidae), які в середньому склали 31,8 % від сумарної чисельності угруповання. Дощові черв'яки представлені чотирма видами – підстилковим *Dendrobaena octaedra*, двома властиво ґрунтовими видами *Aporrectodea trapezoides* і *Aporrectodea rosea* і норним видом *Octodrilus transpadanus*. Таксономічно близькими до дощових черв'яків є Enchytraeidae, чисельність яких становить 15,7±2,1 екз./м^2.

Чисельність павуків становить 1,5 % від сумарної чисельності комплексу ґрунтової макрофауни. Більш різноманітна й чисельна інша група хижих безхребетних – Chilopoda. Вони становлять 6,1 % від сумарної чисельності угруповання. Ця група представлена чотирма видами, з яких два види є підстилковими (*Lithobius curtipes*, *Lithobius aeruginosus*), один вид є властиво ґрунтовими (*Geophilus proximus*) і один вид – норником (*Pachymerium ferrugineum*).

Сапротрофні багатоніжки Diplopoda становлять 19,3 % від сумарної чисельності угруповання й представлені трьома видами. Два з них є первинними руйнівниками підстилки (*Megaphyllum rossicum* і *Megaphyllum sjaelandicum*), а один – вторинним руйнівником (*Polydesmus inconstans*). Первинним руйнівником підстилки є також мокриці *Trachelipus rathkii* і молюски *Zonitoides nitidus* і *Succinella oblonga*. Їхня чисельність в угрупованні вкрай незначна.

Різноманітний комплекс комах, що представлений 18 видами. Чисельність комах становить 30,3 % від сумарної чисельності угруповання ґрунтової макрофауни. Представники рядів Coleoptera, Diptera і Lepidoptera у ґрунті досліджуваного полігона перебувають на личинковій стадії. Серед усього угруповання ґрунтових тварин личинкові стадії становлять 29,9 %. Личинки (ювенільні форми) були встановлені тільки для комах, серед яких ця вікова стадія становить 98,6 %.

У ценоморфічній структурі угруповання ґрунтової макрофауни переважають пратанти та сильванти (рис. 5.4.2). Роль степантів та палюдантів значно менша. В гігроморфічній структурі переважають мезофіли та значну роль відіграють гігрофіли. Мінорні позиції займають ксерофіли. Серед трофоценоморф переважають мезотрофоценоморфи.

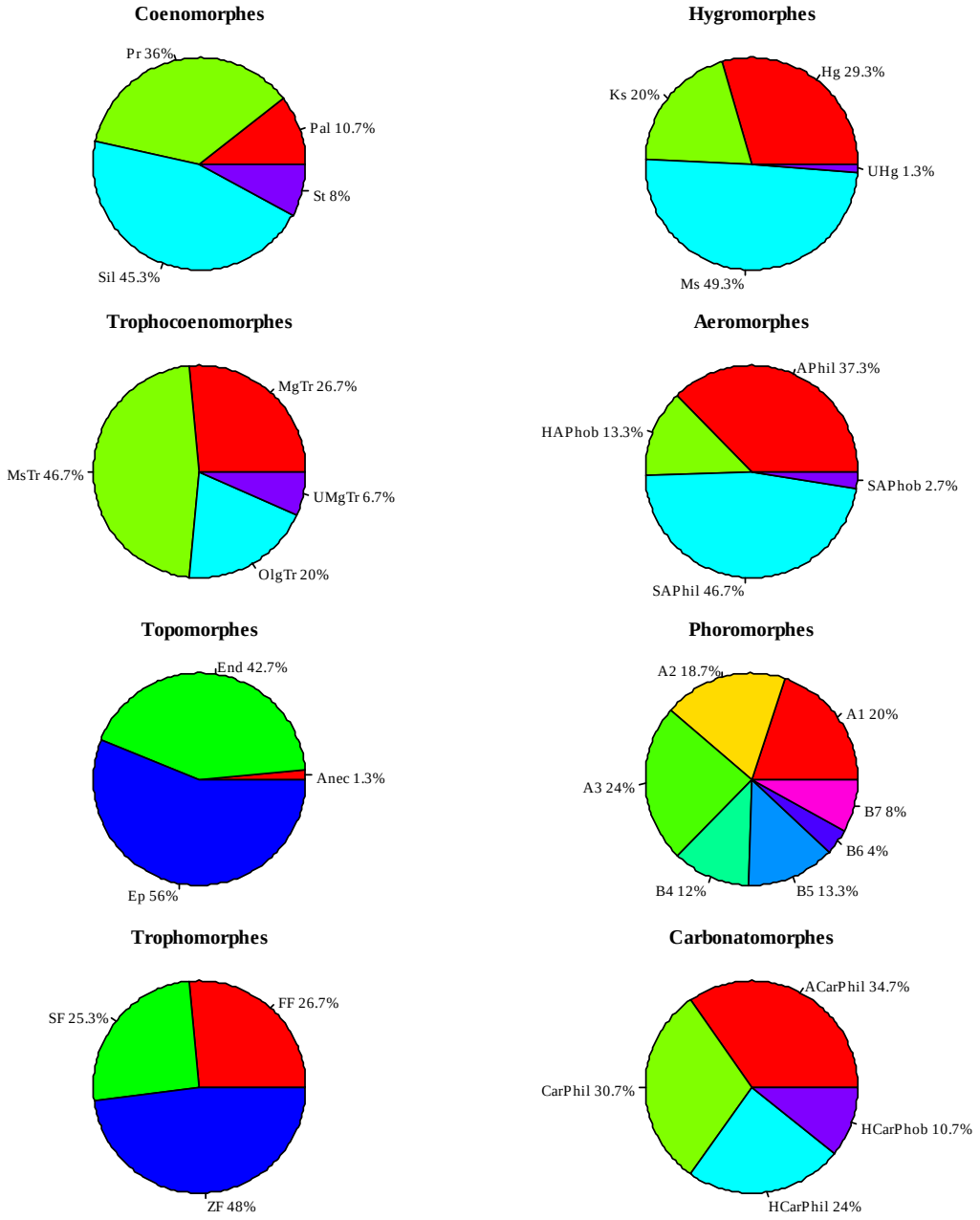


Рис. 5.4.2 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за кількістю видів): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil –

гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – C-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Аероморфи представлені переважно видами, які чутливі до наявності ґрунтового повітря – це субаерофіли та аерофіли. У топоморфічній структурі переважають епігейні види. Дещо менша пропорція ендогейних та епізодично зустрічаються норники. Відповідно, преважають види, яки використовують існуючу шпаруватість для свого переміщення. Серед них переважне значення мають порівняно великі види, розміри яких преважають розміри порожнин у підстілці. Тим не менш, різноманітним є блок тварин, які самостійно прокладають ходи у ґрунті, серед них найбільш численними є ті, що рухаються зі зміною форми тіла. В трофічній структурі переважають зоофаги та важливе значення мають фітофаги. Серед карбонатоморф переважають акарбонатофіли.

За умов урахування чисельності видів, значно збільшується частка степових видів у ценоморфічній структурі. Пропорції лісових, лучних та степових видів стають практично співрозмірними. Тенденцією до збільшення чисельності володіють саме мезофільні види. Слід відзначити, що за числельністю видів мегатрофи стають домінуючою трофоценоморфою. Переважаючими в аероморфній структурі є субаероморфи та геміаерофоби. Така структура підкреслює контрастний характер режиму зволоження, коли умови можуть значно змінюватися від задовільного забезпеченням повітрям для дихання у ґрунті, до дефіциту кисню для дихання внаслідок перезволоження заплавних ґрунтів. За чисельністю пропорція ендогейних видів стає значно більшою, ніж епігейних. Очевидно, що епігейний блок є більш різноманітним, а ендогейний блок є більш чисельним. Зростання ендогейного блоку відбувається за рахунок активних прокладачів ґрунтових ходів зі зміною форми тіла.

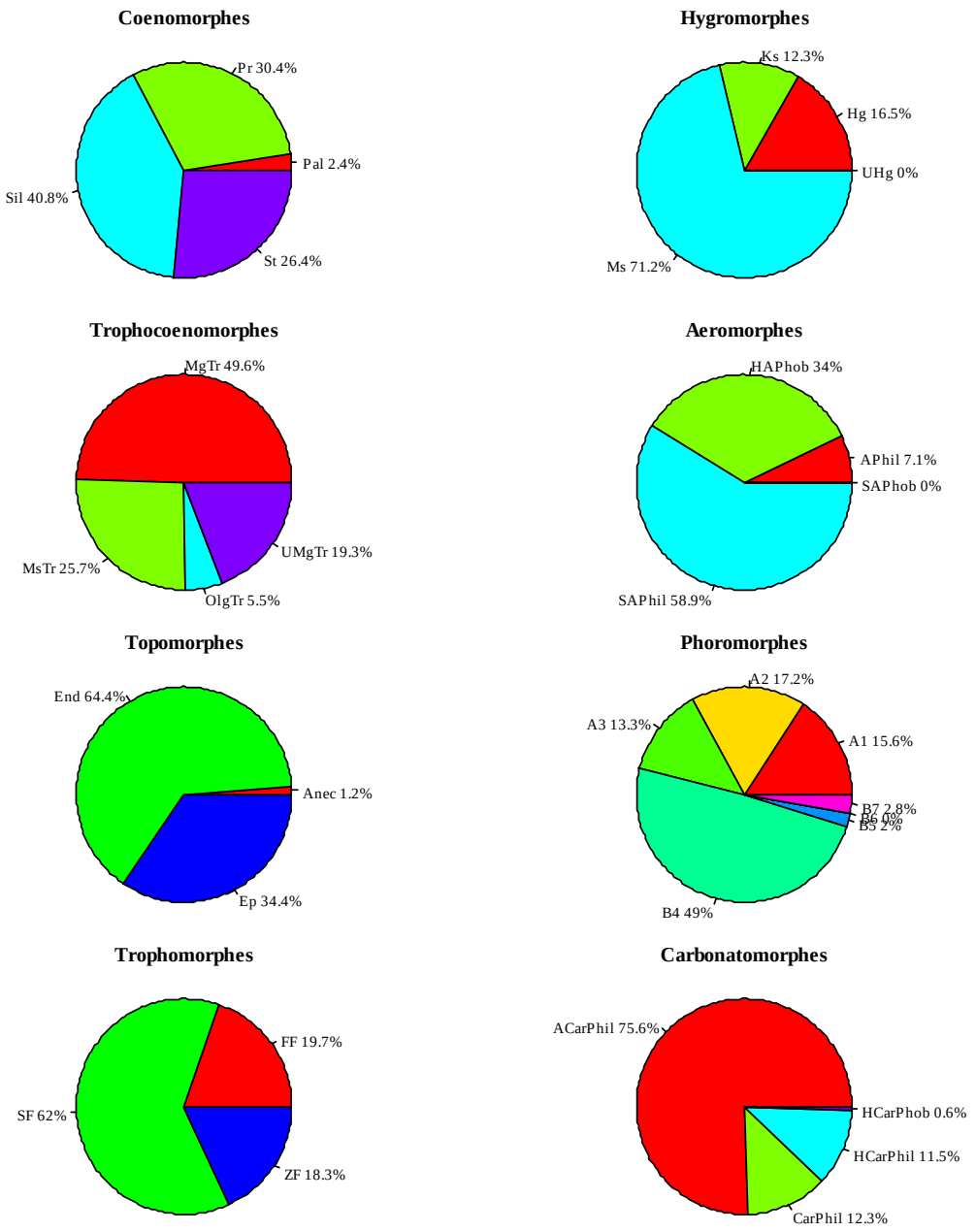


Рис. 5.4.3 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за чисельністю): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

При цьому форична структура епігейного блоку практично не змінюється. За чисельністю домінуючою трофоморфою є сапрофаги, а серед карбонатофілів переважають акарбонатофіли.

Таким чином, загальний ценотичний вигляд угруповання є лучно-лісовим зі значно розвиненою степовою компонентою. Угруповання є мезофільним, мегатрофним, субаерофільним, акарбонатофільним.

Перші дві осі, одержані при *RLQ*-аналізі, охоплюють 90.1 % загальної інерції. Ось 1 охоплює 57.9 % інерції, ось 2 – 32.2 %. Можна порівняти результати *RLQ*-аналізу з окремими аналізами, які незалежно максимізують структуру властивості видів (аналіз Хілла-Сміта властивостей видів), структуру факторів навколишнього середовища (аналіз Хілла-Сміта фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів) та кореляцію (аналіз відповідностей таблиці види-сайти). Найбільшою мірою кореляцію властивостей видів та екологічних режимів середовища пояснює ось 1.

Таблиця 5.4.1 Підсумок RLQ-аналізу (covar = sdR·sdQ·corr, Total inertia – 1.81)

Осі	Власне число (eig)	Коваріація, яка пояснена осями (covar = eig^2)	Варіація факторів середовища (sdR)	Варіація властивостей видів (sdQ)	Кореляція властивостей видів та факторів середовища (corr)
1	0.69	0.83	1.84	1.96	0.23
2	0.20	0.44	1.32	1.96	0.17

Рішення, яке одержане у результаті RLQ-аналізу слабко відрізняється від результатів аналіз Хілла-Сміта змінних факторів середовища (відношення інерцій осей 1 та 1 і 2 становить 0.96 та 0.90 відповідно), дещо відмінне від результатів аналізу Хілла-Сміта властивостей видів (0.55 для осі 1 та 0.65 для осей 1 та 2) та значно відмінне від аналізу відповідностей матриці види-сайти (0.54 та 0.46) (табл. 5.4.2).

Головним градієнтом диференціації угруповання є протиставлення епігейних та ендогейних видів. Епігейні види переміщуються без зміни товщини тіла або їх розміри перевищують порожнини у підстілці, вони є переважно мезотрофоценоморфами та карбонатофілами. На противагу цій групі видів, ендогейні види є більш гігрофільними, акарбонатофілами та мегатрофами.

Таблиця 5.4.2 Порівняння результатів RLQ-аналізу з ординарними багатовимірними процедурами аналізу матриць даних

Осі	Інерція та коінерція для факторів середовища (матриця R)		
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	3.38	3.51	0.96
1+2	5.12	5.72	0.90
Інерція та коінерція для властивостей видів (матриця Q)			
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	3.85	7.03	0.55
1+2	7.67	11.75	0.65
Кореляція видів серед сайтів (матриця L)			
	Кореляція	Максимальна кореляція	Відношення
1	0.23	0.42	0.54
2	0.17	0.38	0.46

Закономірно, що стації, де набувають переваги епігейні види є більш забезпечені кальцієм, про що вказують фітоіндикаційні оцінки. Також такі стації є більш кріофільними та термофільними, а також для них характерні більший рівень показників, які описуються PC3.

Гігрофільний та мегатрофний характер ендогейного угруповання підтверджується фітоіндикаційними оцінками, так як від’ємні значення RLQ-осі 1 маркуються шкалами трофності едафтопу та його вологості. Іншим аспектом диференціації угруповання є протиставлення лісових зоофагів та фітофагів та степових сапрофагів. Лісові види також є переважно

оліготрофоценоморфами, субаерофілами. У свою чергу степові види є перевжно геміаерофобами. Найбільш інформативним зовнішнім фактором цього градієнту може бути градієнт умов змінності зволоження.

Кластерний аналіз дозволив виокремити 4 кластери (рис. 5.4.4).

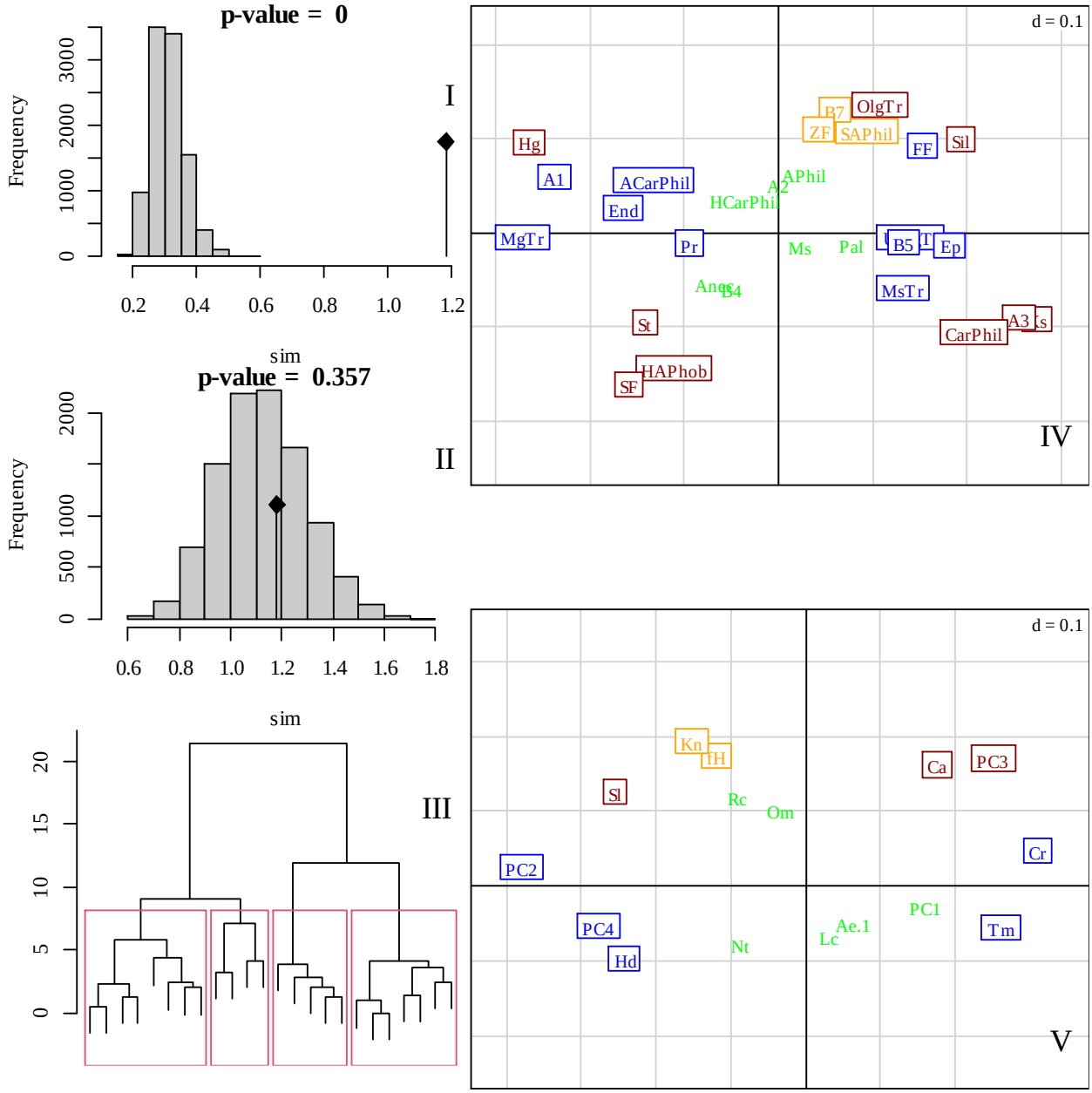


Рис. 5.4.4 Результати RLQ-аналізу угруповання ґрунтової макрофауни. I – результати пермутаційного тесту для моделі 2; II – результати пермутаційного тесту для моделі 6; III – кластерний аналіз ґрунтової макрофауни на основі значень RLQ-осей 1 та 2. IV – проекція видів та еліпсоїдів кластерів в RLQ-осі 1 та 2. IV – проекція факторів середовища в RLQ-осі 1 та 2; V – проекція властивостей ґрунтової макрофауни

Рис. 5.4.5 Розміщення видів у просторі RLQ-осі 1 (ось абсцис) та RLQ-осі 2 (ось ординат): A, B, C, D – кластери. Agroclav – *Agrotis clavis*, Ampebalt – *Ampedus balteatus*, Amphsols – *Amphimallon solstitiale*, Aporrose – *Aporrectodea rosea* , Aportrap – *Aporrectodea trapezoides*, Athohaem – *Athous haemorrhoidalis*, Carabida – *Carabidae* , Carahung – *Carabus hungaricus*, Cardrufi – *Cardiophorus rufipes*, Chryfast – *Chrysolina fastuosa*, Cochlubr – *Cochlicopa lubrica*, Cyrtlate – *Cyrtopogon lateralis*, Eisetetr – *Eiseniella tetraedra*, Enchalbi – *Enchytraeus albidus*, Forfauri – *Forficula auricularia*, Isommuri – *Isomira murina*, Lithluci – *Lithobius lucifugus*, Melomelo – *Melolontha melolontha*, Octotran – *Octodrilus transpadanus* , Otioligu – *Otiorhynchus ligustici*, Pachferr – *Pachymerium ferrugineum*, Pardsp – *Pardosa sp*, Polyfull – *Polyphylla fullo*, Rhipunis – *Rhipidia uniseriata*, Seribrun – *Serica brunnea*, Tababrom – *Tabanus bromius*, Thernobi – *Thereva nobilitata*, Tipuluna – *Tipula lunata*, Tracrath – *Trachelipus rathkii*

Рельєфна неоднорідність полігону може бути поясненням просторової мінливості осі RLQ-1 (рис. 5.4.6). Прирусловий вал, де розміщений полігон, має хвилястий рельєф. Верхні частини прируслових пагорбів формують порівняно дреновані стації з меншим рівнем зволоження, а пониззя характеризуються кращим забезпеченням вологою та більш важким механічним складом, який забезпечує кращий поживний режим едафотопу.

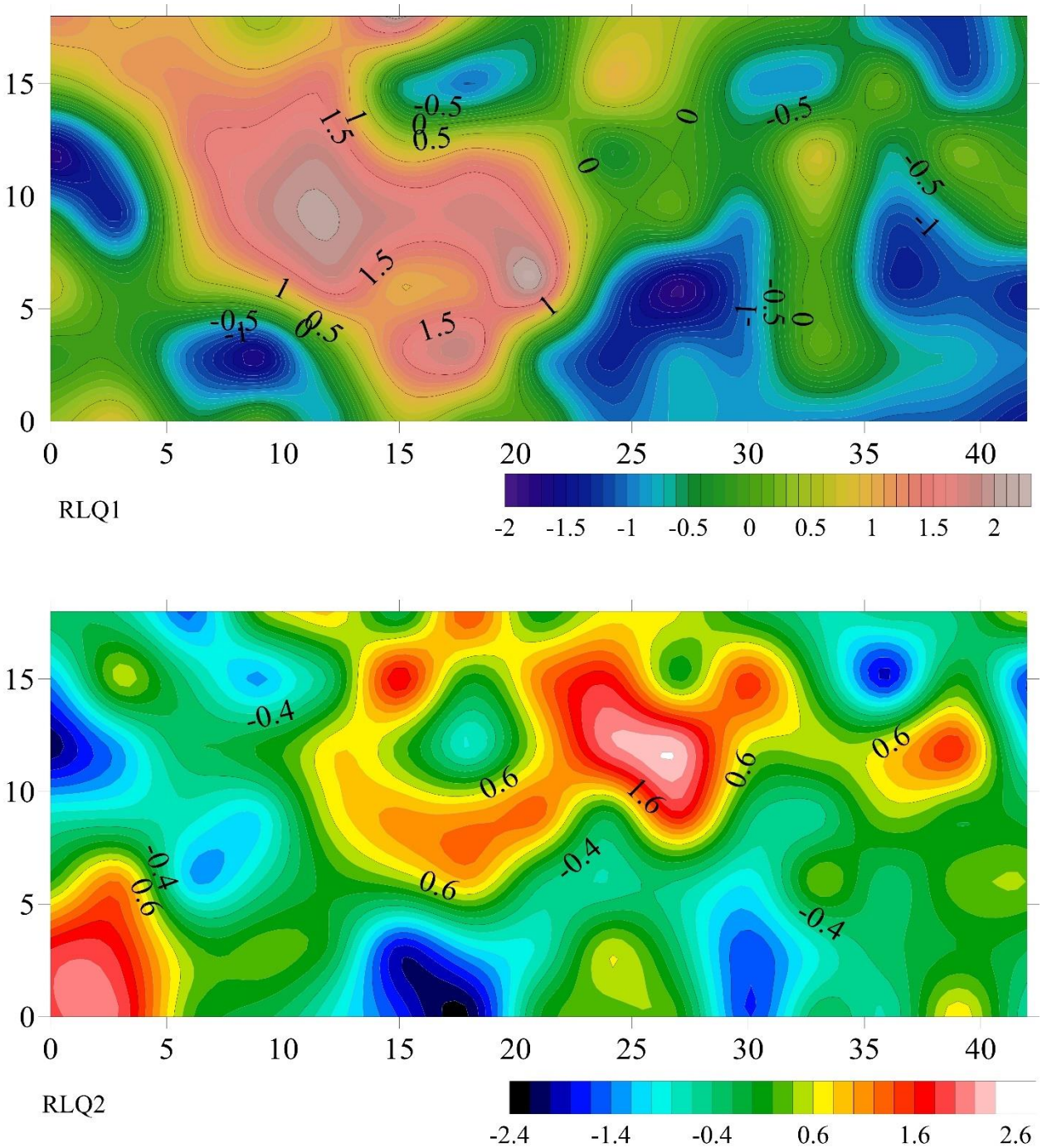


Рис. 5.4.6 Просторове варіювання RLQ-осей 1 та 2

Генерація патерну, який позначається віссю RLQ-2, може бути обумовлена просторовою неоднорідністю розподілу лісової підстілки, яка значною мірою обумовлена просторовим розміщенням дерев у межах полігону. Також просторові патерни деревостану можуть бути причиною фітогенної неоднорідності рельєфу. Також у межах полігону було встановлені сліди педотурбаційної активності кабана, який також здатний значно переміщувати як ґрунт, так і листову підстілку та формувати нові композиції екологічних умов, до яких адаптуються угруповання ґрунтової макрофауни завдяки трансформації екоморфічної структури.

5.5. Люмбрикоїдний комплекс (полігон №27)

У межах угруповання встановлена наявність 38 видів ґрунтової макрофауни. Бутстреп-оцінювання показало, що у 95 % випадків гама-різноманіття знаходиться у діапазоні 34.55–41.08 видів (рис. 5.5.1). Альфа-різноманіття угруповання становить 6.98 види на кожну пробу (у 95 % випадків цей показник знаходиться у діапазоні 6.81–7.13 видів). Бета-різноманіття становитть 5.46 (4.99–5.86). Таким чином, оцінка бета-різноманіття вказує на високий рівень гетерогенності угруповання ґрунтових безхребетних у межах дослідженного угруповання.

Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 208.3±27.2 екз./м^2. Домінуючою групою за чисельності є дощові черв’яки (Lumbricidae), які в середньому склали 47,3 % від сумарної чисельності угруповання. Дощові черв’яки представлені чотирма видами – підстилковим *Dendrobaena octaedra*, двома властиво ґрунтовими видами *Aporrectodea trapezoides* і *Aporrectodea rosea*. Таксономічно близькими до дощових черв’яків Enchytraeidae, чисельність яких становить 0,45±0,26 екз. /м^2.

Чисельність павуків становить 1,6 % від сумарної чисельності комплексу ґрунтової макрофауни. Більш різноманітна й чисельна інша група хижих безхребетних – Chilopoda. Вони становлять 12,7 % від сумарної

чисельності угруповання. Ця група представлена трьома видами, з яких два види є підстилковими (*Lithobius curtipes*, *Lithobius aeruginosus*), один вид є властиво ґрунтовими (*Geophilus proximus*).

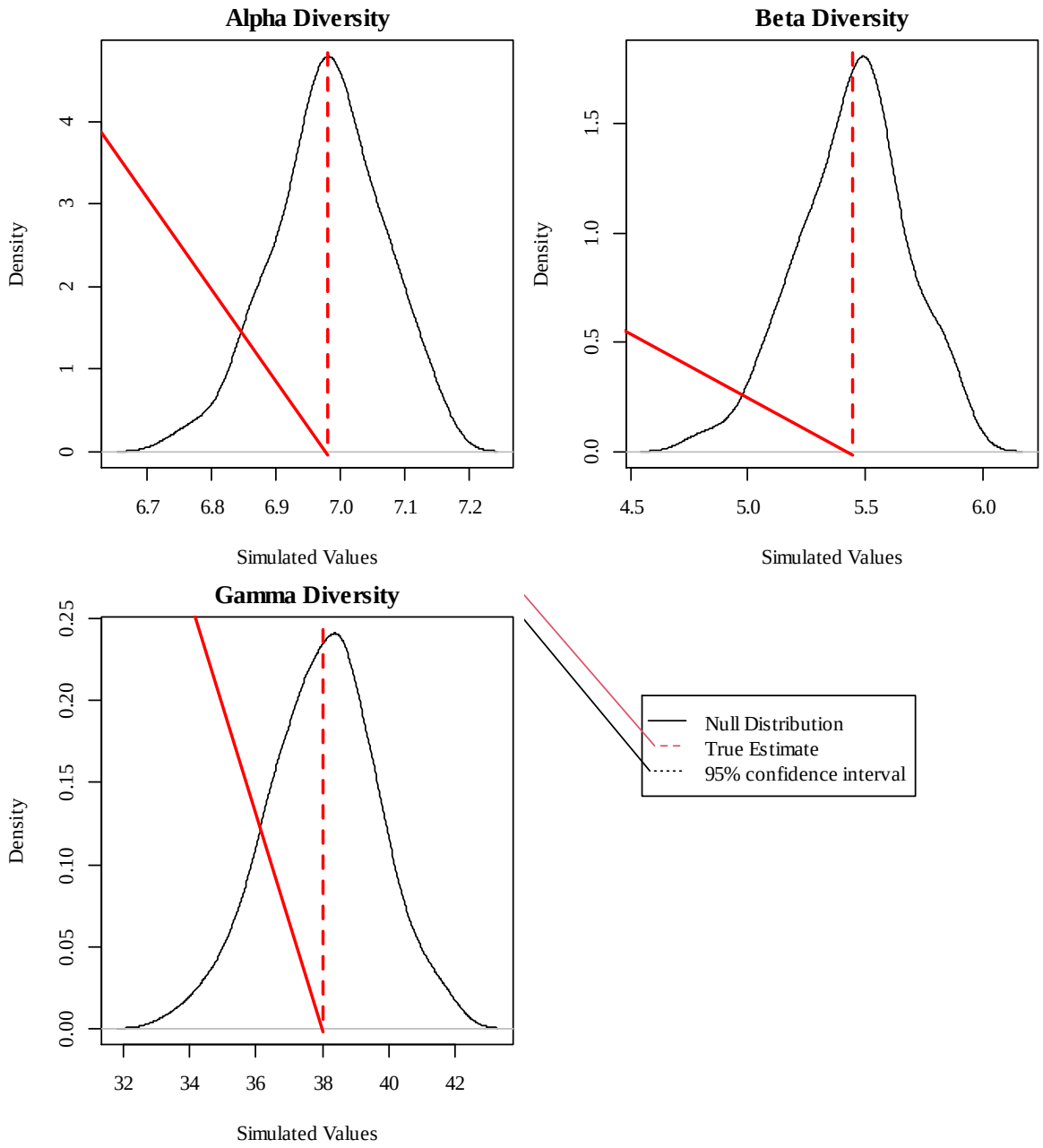


Рис. 5.5.1 Оцінки варіювання альфа-, бета- та гама різноманіття угруповання (за кількістю видів) за бутстреп-методом

Сапротрофні багатоніжки Diplopoda становлять 5,3 % від сумарної чисельності угруповання й представлені трьома видами. Два з них є первинними руйнівниками підстилки (*Megaphyllum rossicum* і *Megaphyllum sjaelandicum*), а один – вторинним руйнівником (*Polydesmus inconstans*).

Первинними руйнівниками підстилки є також мокриці *Trachelipus rathkii* з чисельністю 9.91±0.76 екз./м^2 і молюски *Cochlicopa lubrica* з чисельністю 0.06±0.02 екз./м^2. Різноманітний комплекс комах, що представлений 22 видами. Представники рядів Coleoptera, Diptera і Lepidoptera у ґрунті досліджуваного полігона перебувають на личинковій стадії.

У ценоморфічній структурі угруповання ґрунтової макрофауни переважають пратанти та сильванти (рис. 5.5.2). Роль степантів та палюдантів значно менша. У гігроморфічній структурі переважають мезофіли та значну роль відіграють гігрофіли. Мінорні позиції займають ксерофіли. Серед трофоценоморф переважають мезотрофоценоморфи. Також важливим компонентом угруповання є мега- та оліготрофоценоморфи. Аероморфи представлені переважно видами, які чутливі до наявності ґрунтового повітря – це субаерофіли та аерофіли. Серед топоморф незначною мірою переважають епігейні форми. Пропорційно представлені в угурпованні фороморфи. Серед трофоморф за кількістю видів переважають зоофаги, дещо менше в угрупованні сапрофагів. Переважають акарбонатофіли та порівняно високий відсоток в угрупованні гемкарбонатофілів. За кількістю видів в угрупованні переважаючою ценоморфою є пратанти, а серед гігроморф – гігрофіли. Домінуючою ценотрофоморфою є мезотрофоценоморфи, а серед аеромоф – субаерофіли. За чисельністю в угрупованні переважають ендогейні форми та активні прокладачі ходів зі зміною форми тіла. Закономірно, що за чисельністю сапрофаги стають домінуючою трофоморфою. Також в угрупованні домініють гемікарбонатофіли.

Перші дві осі, одержані при *RLQ*-аналізі, охоплюють 90.1 % загальної інерції. Ось 1 охоплює 57.9 % інерції, ось 2 – 32.2 %. Можна порівняти результати *RLQ*-аналізу з окремими аналізами, які незалежно максимізують структуру властивості видів (аналіз Хілла-Сміта властивостей видів), структуру факторів навколишнього середовища (аналіз Хілла-Сміта фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів) та кореляцію (аналіз відповідностей таблиці види-сайти).

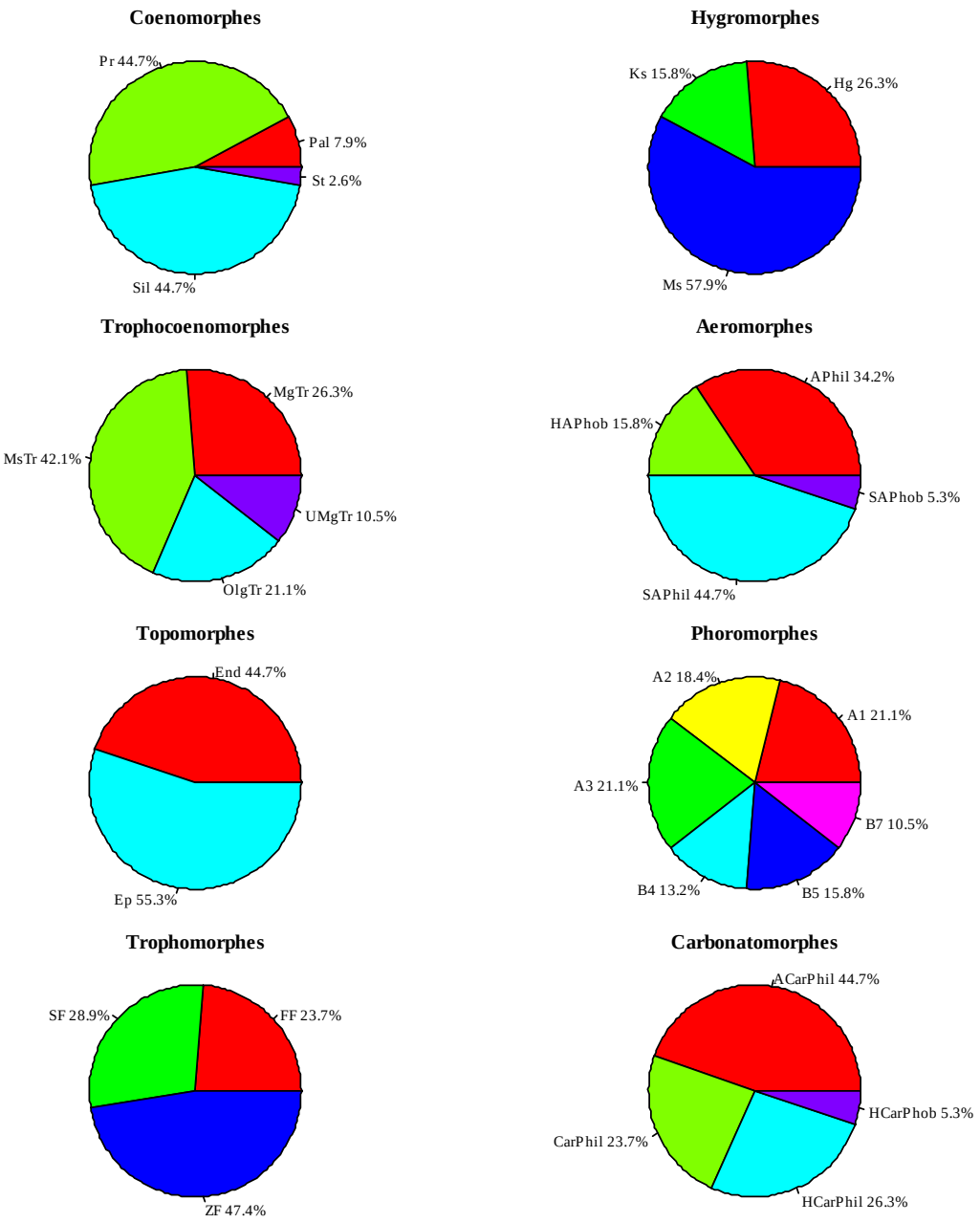


Рис. 5.5.2 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за кількістю видів): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

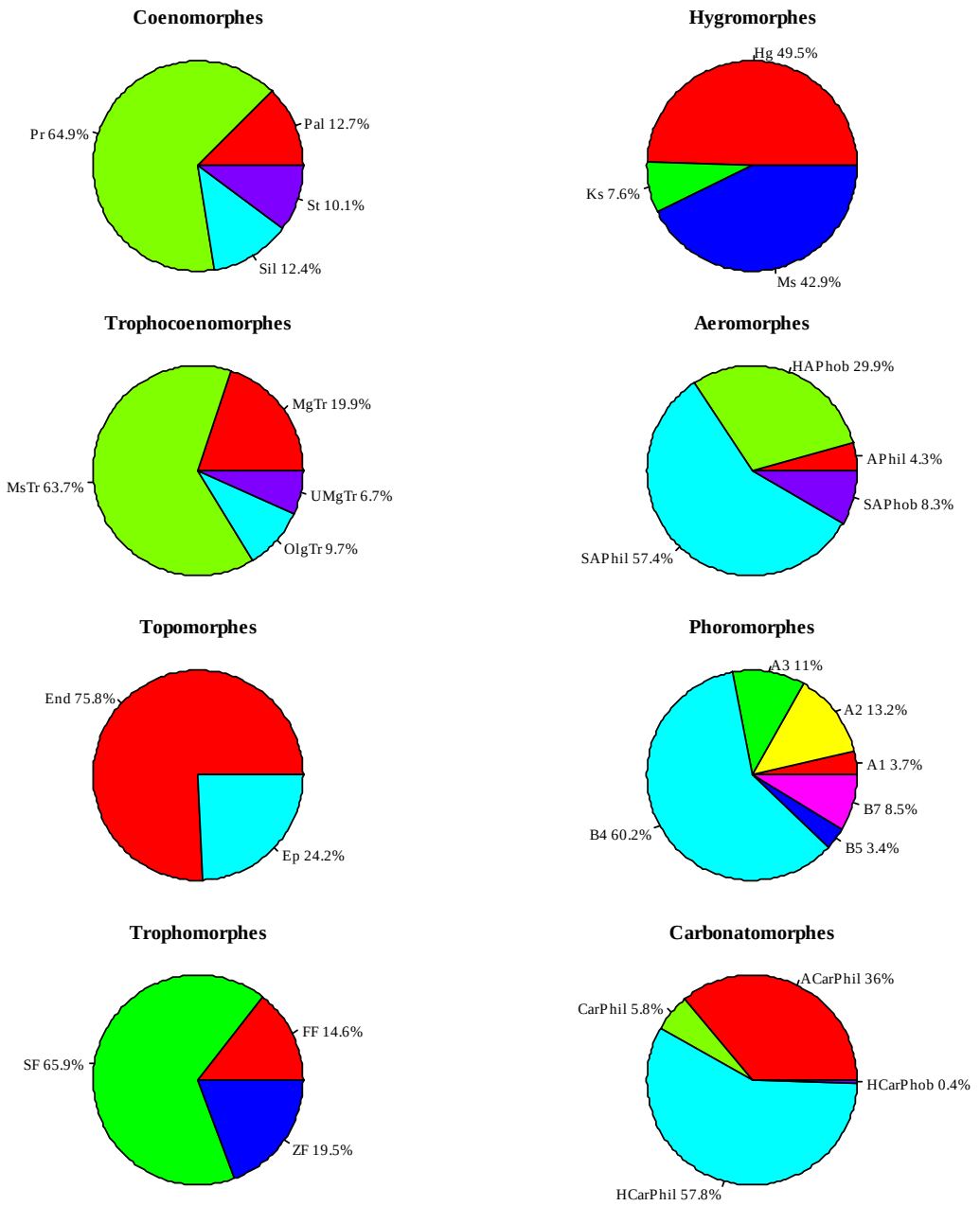


Рис. 5.5.3 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за чисельністю): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщинок у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Найбільшою мірою кореляцію властивостей видів та екологічних режимів середовища пояснює ось 1.

Таблиця 5.5.1 Підсумок RLQ-аналізу (covar = sdR·sdQ·corr, Total inertia – 1.79)

Осі	Власне число (eig)	Коваріація, яка пояснена осями (covar = eig^2)	Варіація факторів середовища (sdR)	Варіація властивостей видів (sdQ)	Кореляція властивостей видів та факторів середовища (corr)
1	1.08	1.04	1.54	2.18	0.31
2	0.33	0.57	1.33	1.62	0.27

Рішення, яке одержане у результаті RLQ-аналізу слабко відрізняється від результатів аналіз Хілла-Сміта змінних факторів середовища (відношення інерцій осей 1 та 1 і 2 становить 0.86 та 0.81 відповідно), дещо відмінне від результатів аналізу Хілла-Сміта властивостей видів (0.80 для осі 1 та 0.69 для осей 1 та 2) та значно відмінне від аналізу відповідностей матриці види-сайти (0.58 та 0.58) (табл. 5.5.2).

Таблиця 5.5.2 Порівняння результатів RLQ-аналізу з ординарними багатовимірними процедурами аналізу матриць даних

Осі	Інерція та коінерція для факторів середовища (матриця R)		
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	2.38	2.78	0.86
1+2	4.15	5.11	0.81
Інерція та коінерція для властивостей видів (матриця Q)			
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	4.75	5.93	0.80
1+2	7.37	10.62	0.69
Кореляція видів серед сайтів (матриця L)			
	Кореляція	Максимальна кореляція	Відношення
1	0.31	0.53	0.58
2	0.27	0.45	0.58

Головним аспектом диференціації екоморфічної структури угруповання ґрунтової макрофауни на рівні екосистеми є протиставлення мінливості чисельності сильвантів та пратантів (рис. 5.5.3). Сильванти характеризуються наявністю комплексу таких особливостей, як ультрамегатрофність, акарбонатофільність, пересування між тріщинками у підстілці. У свою чергу, пратантами у цій екосистемі є гігрофільні сапрофаги, мезотрофи, гіперкарбонатофіли, які здатні самостійно прокладати ходи за допомогою зміни форми тіла. Фактично, це те є те саме поєднання екоморф, яке створює своєрідність любрикоїдного комплексу. Цей комплекс набуває найбільшого розвитку за умов ґрунтових властивостей, які позначаються позитивними вагами головних компонент PC2–4. Змістовна інтерпретація цих ґрунтових головних компонент була зроблена раніше, зараз слід додати, що поєднання впливу ортогональних головних компонент свідчить про високий рівень структурованності ґрунтового покриву за умов розвитку люмбрикоїдного комплексу. Даний результат підкреслює високе значення дощових черв'яків як фактору формування структури ґрунтового покриву загалом та в заплавних екосистемах у тому числі.

Іншим аспектом диференціації екоморфічної структури угруповання є протиставлення степантів та палюдантів. Степанти є ендогейними тваринами, а палюданти є епігейними субаерофобами. Палюданти крім умов збільшенного зволоження надають також перевагу мікростаціям зі збільшенням рівнем мінералізації ґрунтового покриву. Степова фракція угруповання надає перевагу більш освітленим умовам, з більшим рівнем сонячної енергії, яка потрапляє на поверхню ґрунту та з більшим рівнем азотного живлення.

Таким чином, функціональна стійкість люмбрикоїдного комплексу на екосистемному рівні забезпечується перебудові в екоморфічній структурі в аспекті протилежної динаміки сильвантів та пратантів, а також степантів та палюдантів. Головними драйверами таких перетворень є фактор заплавності та фактор освітлення.

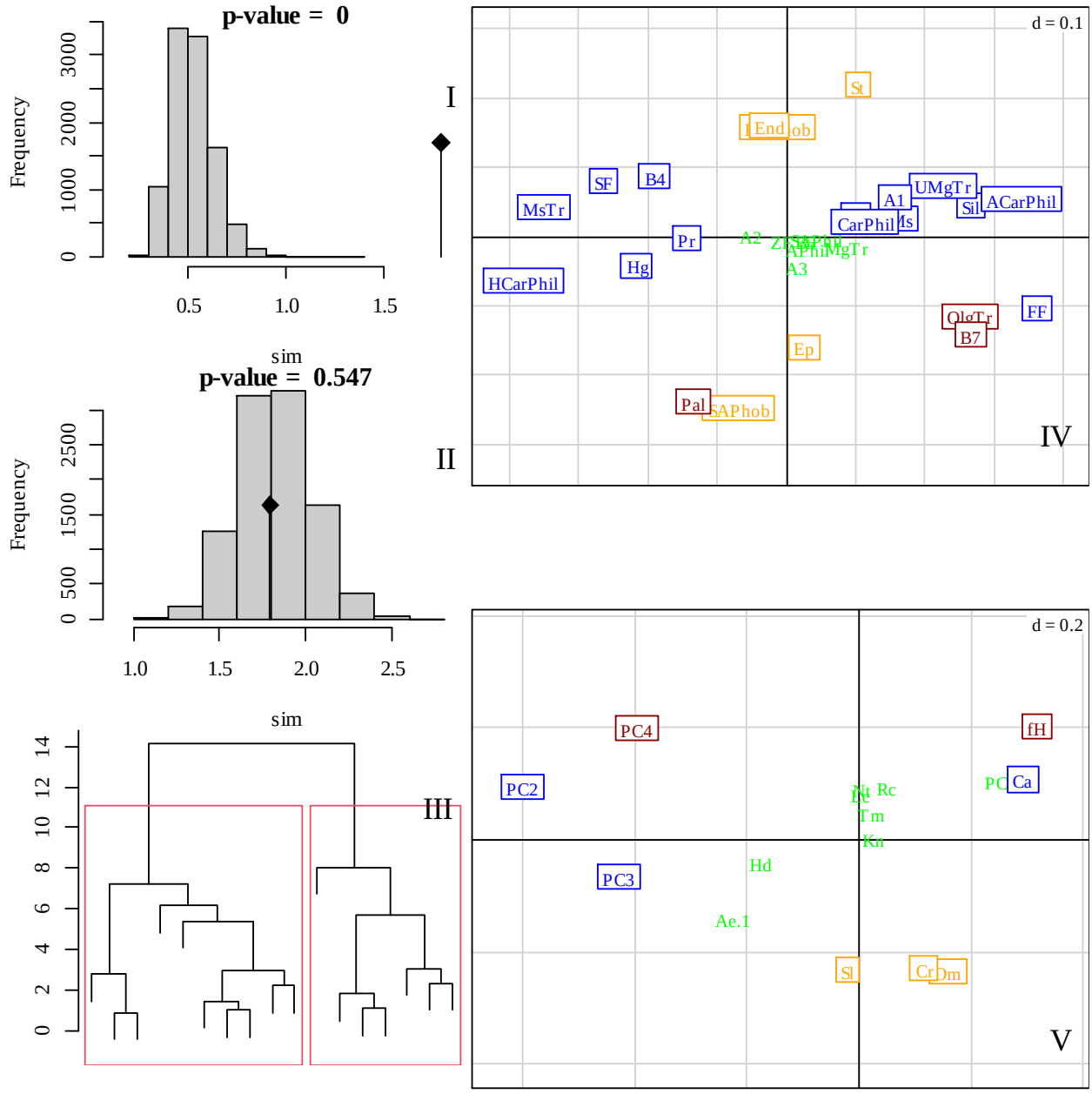


Рис. 5.5.4 Результати RLQ-аналізу угруповання ґрунтової макрофауни. I – результати пермутаційного тесту для моделі 2; II – результати пермутаційного тесту для моделі 6; III – кластерний аналіз ґрунтової макрофауни на основі значень RLQ-осей 1 та 2. IV – проекція видів та еліпсоїдів кластерів в RLQ-осі 1 та 2. IV – проекція факторів середовища в RLQ-осі 1 та 2; V – проекція властивостей ґрунтової макрофауни

На таксономічному рівні фактор заплавності приводить до виділення двох кластерів (рис. 5.5.5). У свою чергу, фактор варіювання освітлення приводить до паралельних рядів варіювання у межах кожного з кластерів без виокремлення значних структурних одиниць меншого рівня.

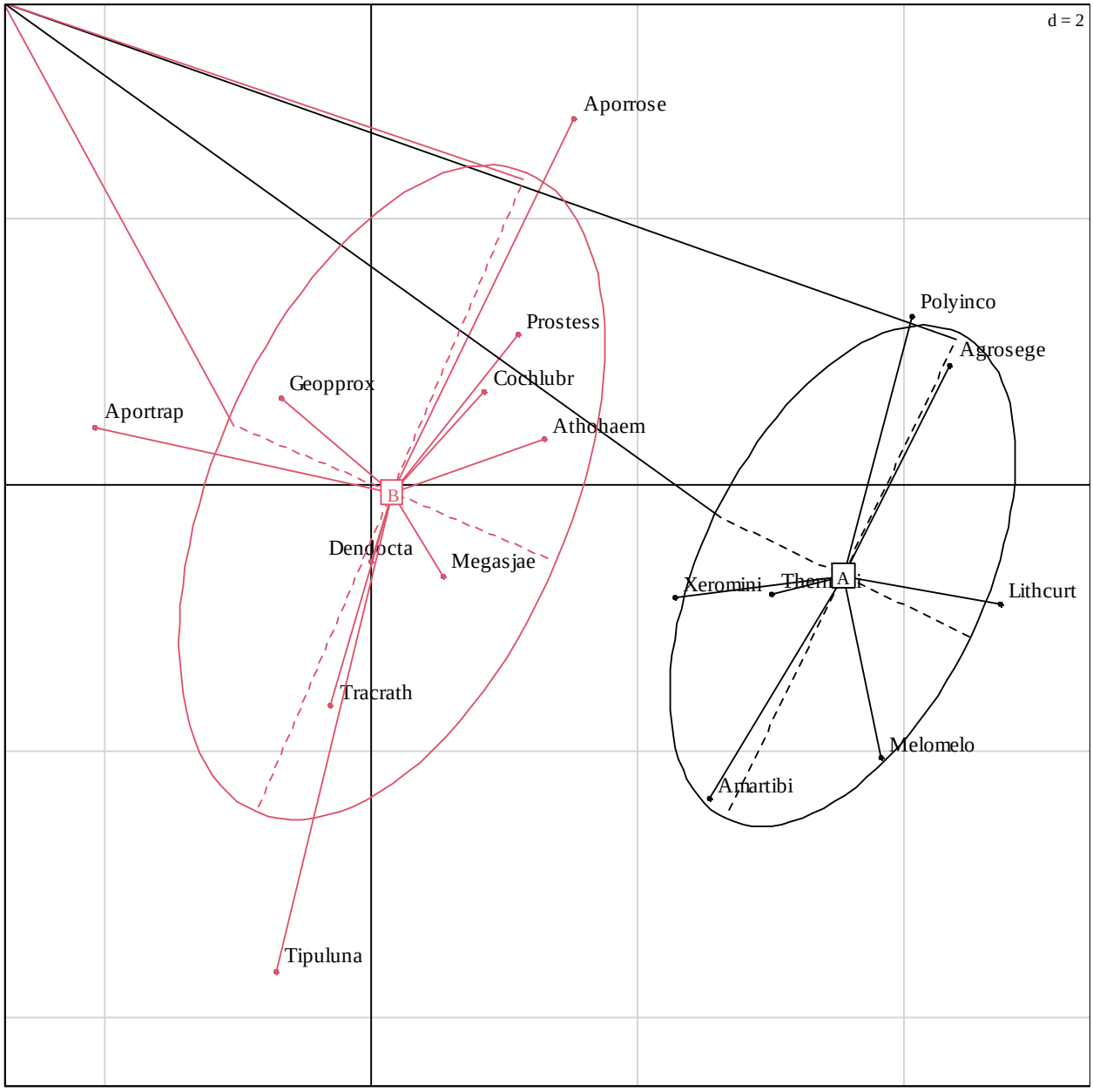


Рис. 5.5.5 Размещение видов в пространстве RLQ-оси 1 (ось абсцис) и RLQ-оси 2 (ось ординат). A, B – кластери. Agroclav – *Agrotis clavis,* Ampebalt – *Ampedus balteatus,* Amphsols – *Amphimallon solstitiale,* Aporrose – *Aporrectodea rosea* , Aportrap – *Aporrectodea trapezoides,* Athohaem – *Athous haemorrhoidalis,* Carabida – *Carabidae* , Carahung – *Carabus hungaricus,* Cardrufi – *Cardiophorus rufipes,* Chryfast – *Chrysolina fastuosa,* Cochlubr – *Cochlicopa lubrica,* Cyrtlate – *Cyrtopogon lateralis,* Eisetetr – *Eiseniella tetraedra,* Enchalbi – *Enchytraeus albidus,* Forfauri – *Forficula auricularia,* Isommuri – *Isomira murina,* Lithluci – *Lithobius lucifugus,* Melomelo – *Melolontha melolontha,* Octotran – *Octodrilus transpadanus* , Otioligu – *Otiorhynchus ligustici,* Pachferr – *Pachymerium ferrugineum,* Pardsp – *Pardosa sp,* Polyfull – *Polyphylla fullo,* Rhipunis – *Rhipidia uniseriata,* Seribrun – *Serica brunnea,* Tababrom – *Tabanus bromius,* Thernobi – *Thereva nobilitata,* Tipuluna – *Tipula lunata,* Tracrath – *Trachelipus rathkii*

Режим заплавності на рівні екосистеми змінюється залежно від особливостей мікрорельєфу: на ділянках з підвищеним рівнем змінність

зволоження є меншою, ніж у ділянках у пониззях. Одержана картина просторової мінливості осі RLQ-1 підтверджує це припущення (рис. 5.5.6).

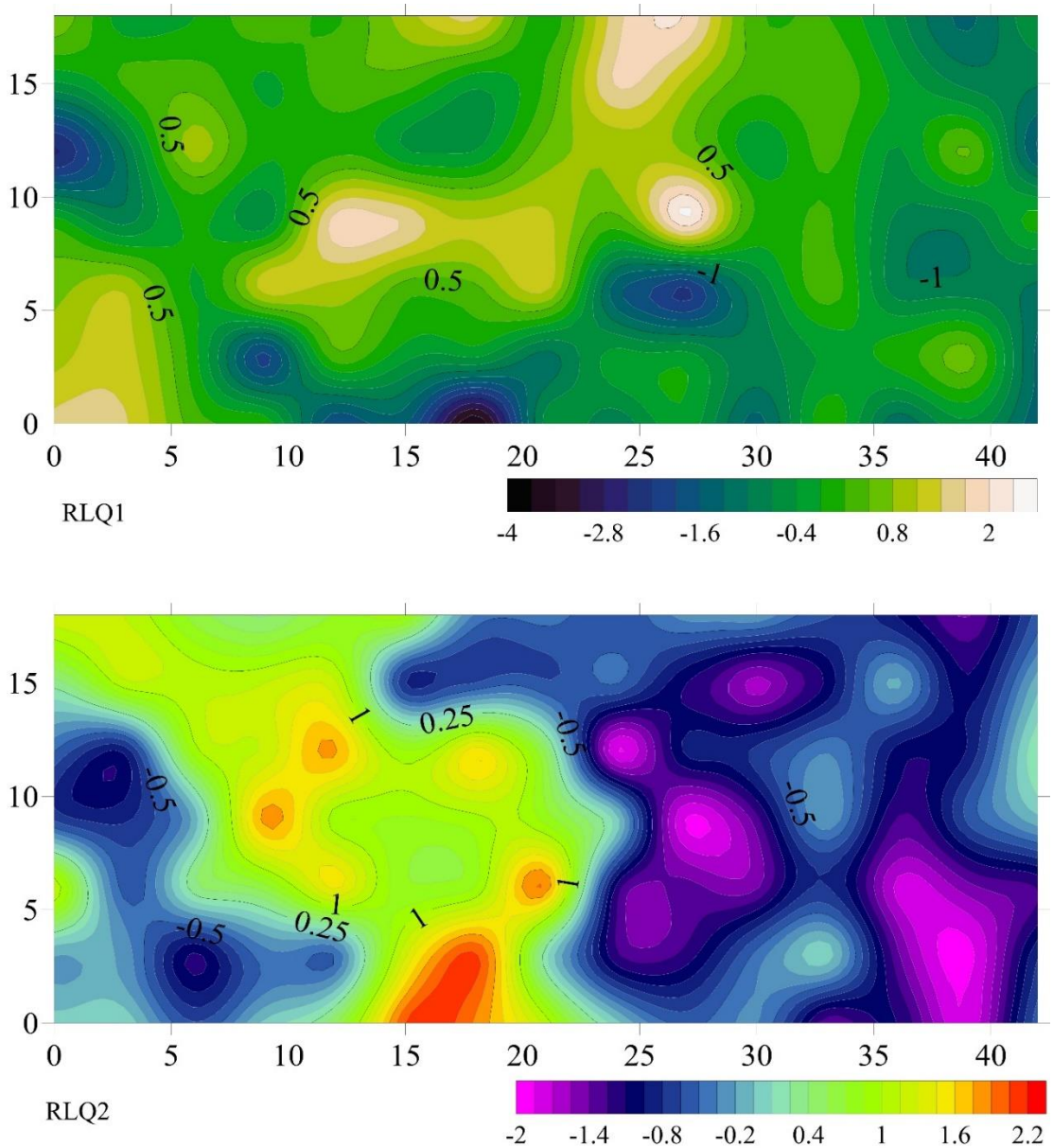


Рис. 5.5.6 Просторове варіювання RLQ-осей 1 та 2

Режим освітлення на рівні екосистеми безпосередньо залежить від зімкненості крон деревинного ярусу. Одержана просторова картина варіювання осі RLQ-2 повторює просторові патерни щільності деревинного ярусу екосистеми.

5.6. Карабоїдний деріват елатеридно-скарабеоїдного комплексу (полігон №29)

У межах угруповання встановлена наявність 47 видів ґрунтової макрофауни. Бутстреп-оцінювання показало, що у 95 % випадків гама-різноманіття знаходиться у діапазоні 43.96–49.48 видів (рис. 5.6.1). Альфа-різноманіття угруповання становить 13.31 види на кожну пробу (у 95 % випадків цей показник знаходиться у діапазоні 13.06–13.54 видів). Бета-різноманіття становитть 3.54 (3.30–3.70). Таким чином, оцінка бета-різноманіття вказує на високий рівень гетерогенності угруповання ґрунтових безхребетних у межах дослідженного угруповання.

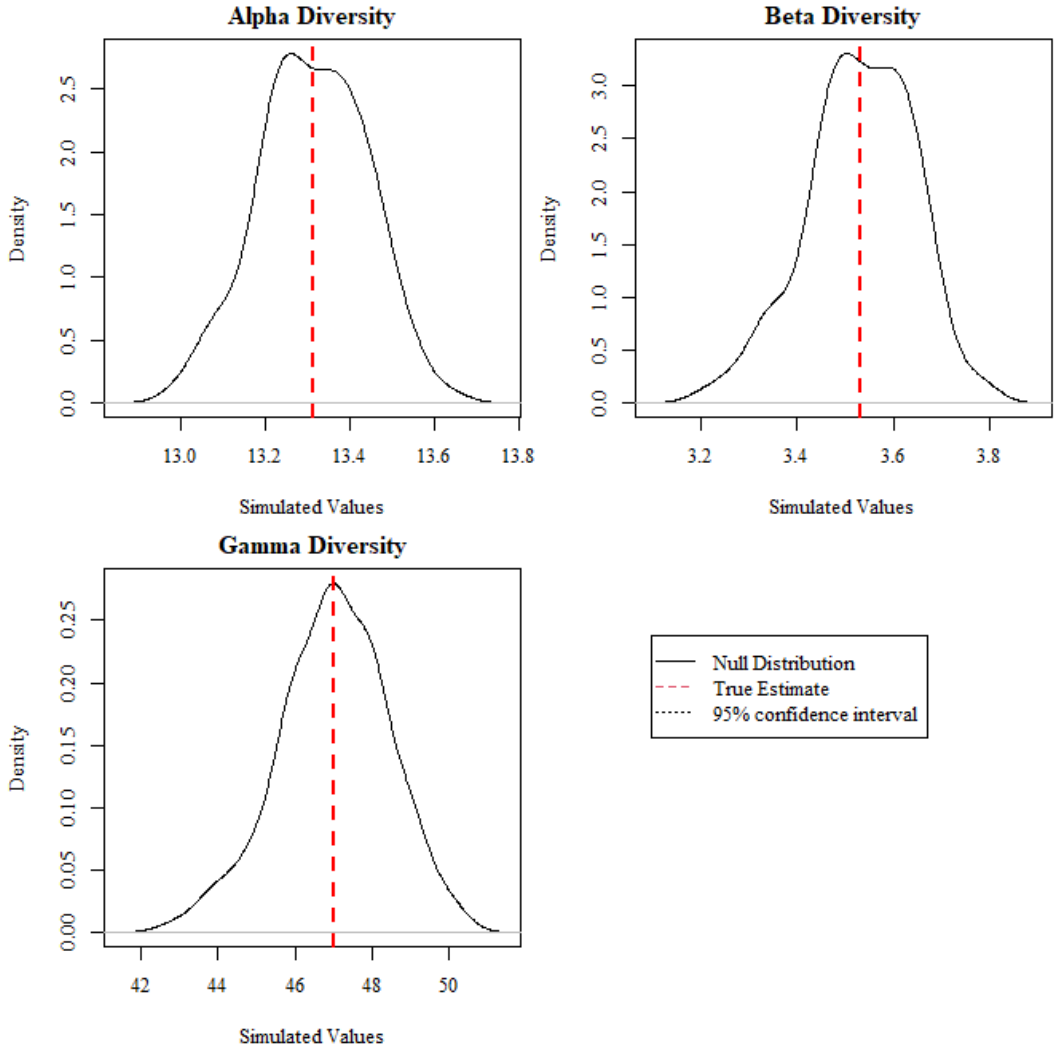


Рис. 5.6.1 Оцінки варіювання альфа-, бета- та гама різноманіття угруповання (за кількістю видів) за бутстреп-методом

Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 332.0±34.9 екз./м^2. Домінуючою групою за чисельності є комахи, які разом становлять 50.9% від загальної чисельності. Родина жужелиць представлена п’ятьома видами, які разом становлять 10.4% від загальної чисельності. Слід відзначити, що у порівнянні з усіма іншими дослідженими типами екосистем, чисельність жужелиць у цьому полігоні є найбільшою. С-подібні личинки комах представлені Curculionidae, Chrysomelidae та Melolonthidae. Остання родина представлена чотирма видами з чисельністю, яка становить 18.4% від загальної чисельності угруповання. Родина Elateridae представлена 5 видами. Личинки цієї родини (дротянки) обіймають 6.8 % від загальної чисельності угруповання. Найбільш чисельними є *Athous haemorrhoidalis* та *Cardiophorus rufipes*. Личинки Tenebrionidae (псевдодротянки) представлені 4 видами, серед яких найбільш чисельним є вид *Isomira murina*. Дощові черв’яки (Lumbricidae), які в середньому склали 26,4 % від сумарної чисельності угруповання. Дощові черв’яки представлені трьома видами – підстилковим *Dendrobaena octaedra* та двома властиво ґрунтовими видами *Aporrectodea trapezoides* і *Aporrectodea rosea*. Чисельність павуків становить 2,7 % від сумарної чисельності комплексу ґрунтової макрофауни. Більш різноманітна й чисельна інша група хижих безхребетних – Chilopoda. Вони становлять 7,8 % від сумарної чисельності угруповання. Ця група представлена чотирма видами, з яких два види є підстилковими (*Lithobius forficatus*, *Lithobius lucifugus*), один вид є властиво ґрунтовими (*Geophilus proximus*) і один вид – норником (*Pachymerium ferrugineum*). Сапротрофні багатоніжки Diplopoda становлять 6,3 % від сумарної чисельності угруповання й представлені двома видами– *Megaphyllum rossicum* і *Megaphyllum sjaelandicum*. Первинним руйнівником підстилки є також мокриці *Trachelipus rathkii* і молюски *Cochlicopa lubrica*, *Cepaea vindobonensis* і *Vallonia pulchella*. Їхня чисельність у угрупованні становить 0.73%.

У ценоморфічній структурі угруповання ґрунтової макрофауни переважають пратанти та сильванти (рис. 5.6.2).

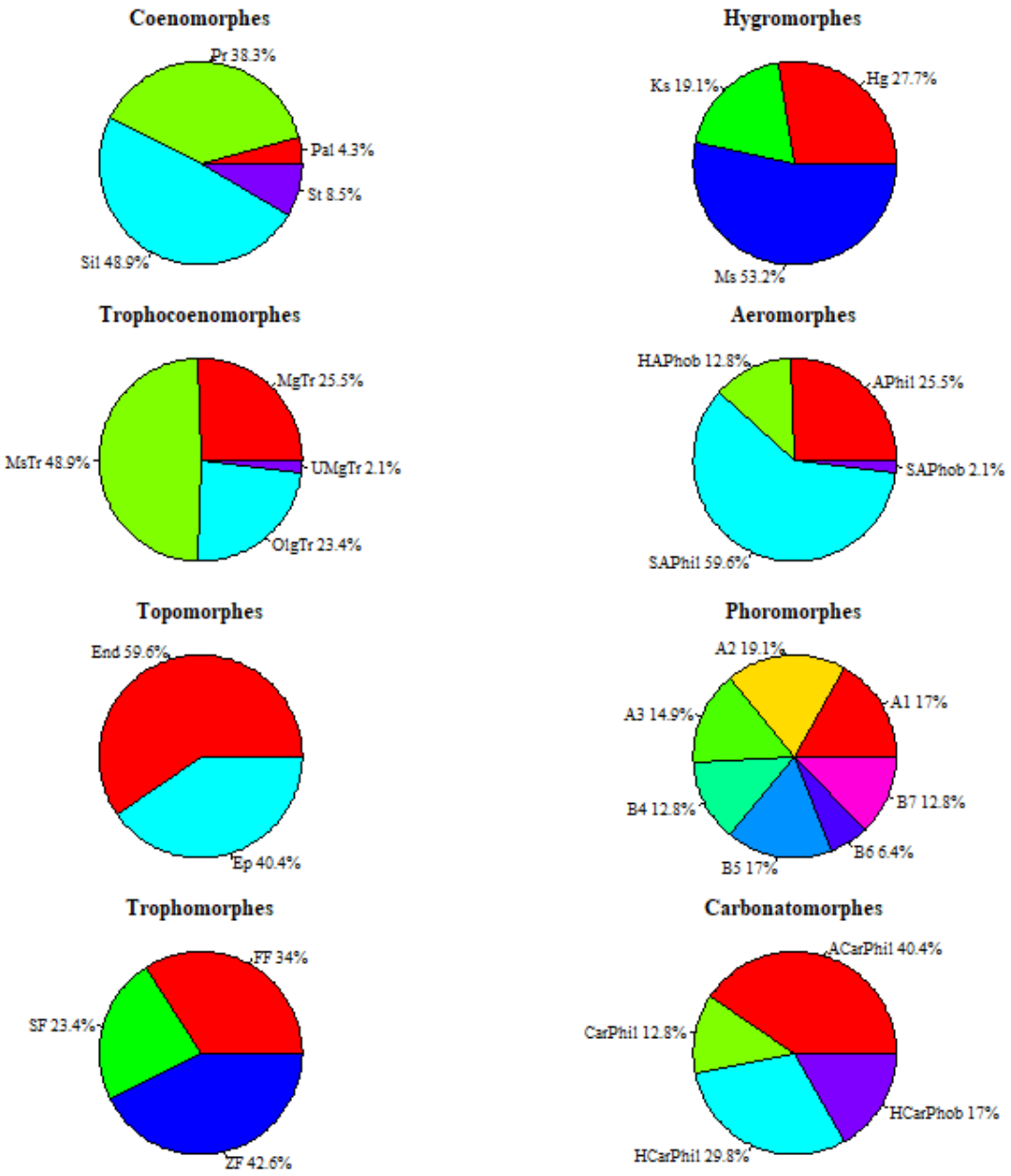


Рис. 5.6.2 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за кількістю видів): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Роль степантів та палюдантів значно менша. В гігроморфічній структурі переважають мезофіли та значну роль відіграють гігрофіли. Мінорні позиції займають ксерофіли. Серед трофоценоморф переважають мезотрофоценоморфи. Аероморфи представлені переважно видами, які чутливі до наявності ґрунтового повітря – це субаерофіли та аерофіли. Серед топоморф переважають епігейні види. Фороморфи представлені пропорційно. Слід відзначити присутність усіх можливих топоморф, що вказує на широке різноманіття використання простору, який формується у ґрунті, а також на різноманітні аспекти педотурбаційної активності ґрунтової макрофауни.

Серед трофоморф переважають зоофаги та фітофаги, що є типовим більшою мірою для умов з дефіцитом вологи в ґрунті. Це є досить дивним з урахуванням у цілому гігро-мезофільних умов цієї екосистеми. Найбільш вірогідним поясненням такої особливості є те, що угруповання є адаптованим до значних коливань умов вологості. Серед карбонатоморф переважають акарбонатофіли.

За чисельністю угруповання також показує свій лучно-лісовий характер. За гігроморфічною структурою угруповання можна визначити як мезогігрофільне. За трофоценоморфічною структурою угруповання можна ідентифікувати як олігомезотрофоценоморфічне. За чисельністю також в угрупованні преважають субаерофіли. Епігейні структри за кількістю видів та за чисельністю видів практично однакові. У форморфічній структурі за чисельінстю зростає роль активних прокладачів ґрунтових ходів без зміни форми тіла та з С-подібною формою тіла. У трофічній структрі за чисельністю зростає роль сапрофагів.

Таким чином, загальний вигляд угруповання є лучно-лісовим, мезо-гігрофільним, олігомезотрофним, субаерофільним, ендогейним, гемікарбонатофільним/акарбонатофільним.

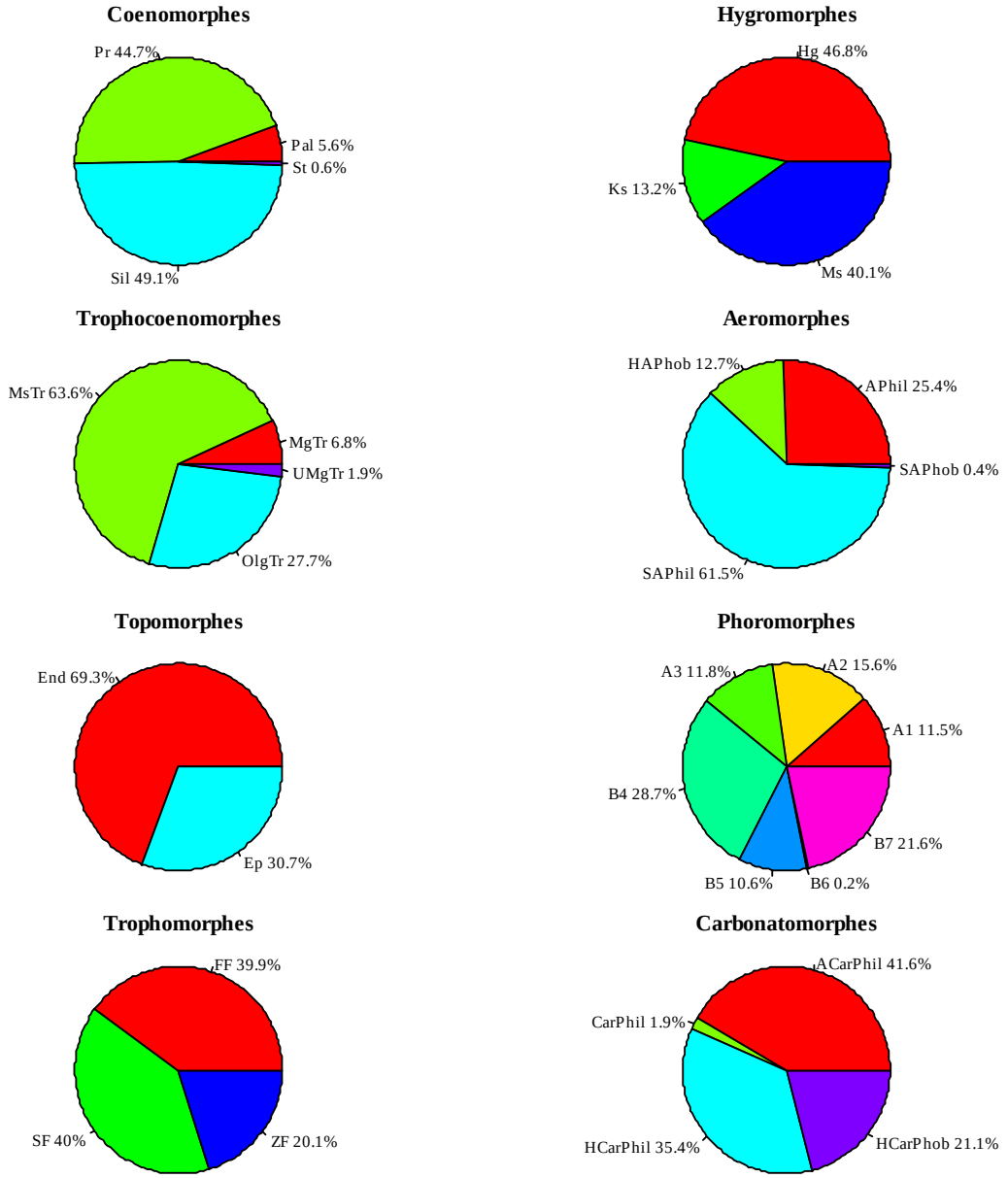


Рис. 5.6.3 Екоморфічна структура ґрунтової мезофауни (за чисельністю): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщін у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщінами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщінами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Перші дві осі, одержані при *RLQ*-аналізі, охоплюють 90.1 % загальної інерції. Ось 1 охоплює 57.9 % інерції, ось 2 – 32.2 %. Можна порівняти результати *RLQ*-аналізу з окремими аналізами, які незалежно максимізують структуру властивості видів (аналіз Хілла-Сміта властивостей видів), структуру факторів навколишнього середовища (аналіз Хілла-Сміта фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів) та кореляцію (аналіз відповідностей таблиці види-сайти). Найбільшою мірою кореляцію властивостей видів та екологічних режимів середовища пояснює ось 1.

Таблиця 5.6.1 Підсумок RLQ-аналізу (covar = sdR·sdQ·corr, Total inertia – 0.79)

Осі	Власне число (eig)	Коваріація, яка пояснена осями (covar = eig^2)	Варіація факторів середовища (sdR)	Варіація властивостей видів (sdQ)	Кореляція властивостей видів та факторів середовища (corr)
1	0.51	0.72	1.84	1.95	0.20
2	0.11	0.33	1.38	1.71	0.14

Рішення, яке одержане у результаті RLQ-аналізу слабко відрізняється від результатів аналіз Хілла-Сміта змінних факторів середовища (відношення інерцій осей 1 та 1 і 2 становить 0.92 та 0.87 відповідно), дещо відмінне від результатів аналізу Хілла-Сміта властивостей видів (0.72 для осі 1 та 0.70 для осей 1 та 2) та значно відмінне від аналізу відповідностей матриці види-сайти (0.52 та 0.43) (табл. 5.6.2).

Головним градієнтом диференціації екоморфічної структури угруповання ґрунтової макрофауни є протиставлення сапрофагів та фітофагів (рис. 5.6.3). Сапрофаги є активними прокладачами ґрунтових ходів зі зміною форми тіла, гіпо- або карбонатофільними, мезотрофними. Фітофаги мають С-подібну форму тіла та є акарбонатофілами. Ця диференціація індукована градієнтом умов, які позначаються режимом забезпечення ґрунту доступними

для рослин сполуками азоту та вмістом карбонатів. Закономірно, що сапрофаги надають перевагу умовам з більшим рівнем забезпечення сполуками азоту та більшим вмістом карбонатів. У фітофагів протилежні преференції.

Таблиця 5.6.2 Порівняння результатів RLQ-аналізу з ординарними багатовимірними процедурами аналізу матриць даних

Осі	Інерція та коінерція для факторів середовища (матриця R)		
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	3.38	3.69	0.92
1+2	5.29	6.05	0.87
Інерція та коінерція для властивостей видів (матриця Q)			
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	3.81	5.30	0.72
1+2	6.74	9.58	0.70
Кореляція видів серед сайтів (матриця L)			
	Кореляція	Максимальна кореляція	Відношення
1	0.20	0.38	0.52
2	0.14	0.32	0.43

Другим аспектом диференціації є протиставлення з одного боку, епігейних гемі- та суаерофобів, розміри яких є меншими за проміжки у підстілці, до ендогейних зоофагів-аерофілів. Епігейні форми надають перевагу більш зволоженим умовам, де, закономірно, спостерігаються ризики анаеробних умов. Ендогейні форми надають перевагу менш зволоженим мікростаціям, для яких є більш характерним мінливий режим зволоження.

За особливостями екоморфічної структури та спільним характером відгуку на вплив факторів середовища, види угруповання можуть бути розподілені на чотири кластери (рис. 5.6.4). Кластер А формує основу угруповання та об’єднує широке різноманіття видів, перевагу серед яких мають личинки елатерид, тенебріонід та скарабеїд. Екоморфічними маркерами цього кластеру, як було показано вище, є фітофагія та здатність до

переміщення за допомогою стратегії C-подібного форми тіла. Цей результат підкреслює правильність ідентифікації комплексу у цілому як елатеридно-скарабеоїдного.

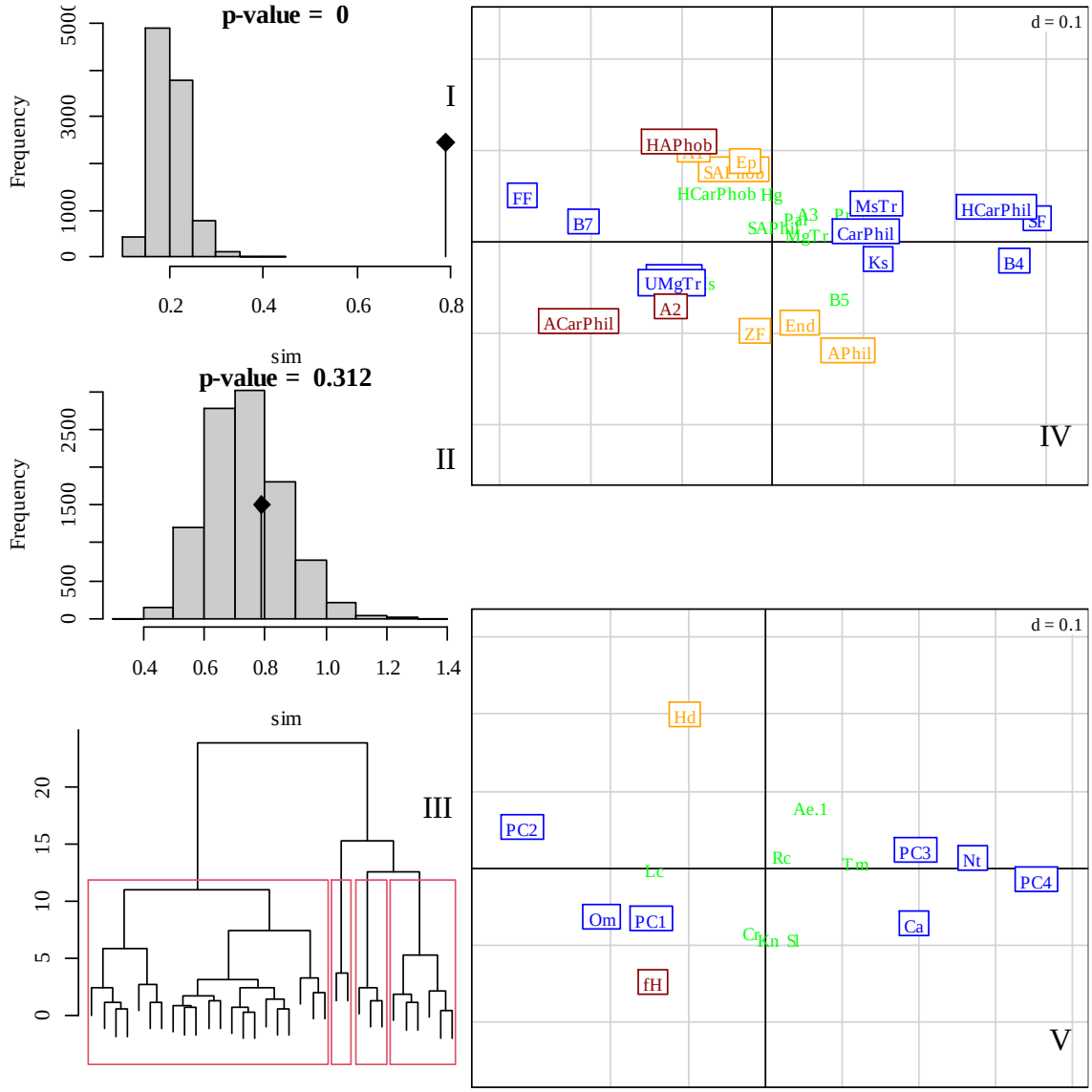


Рис. 5.6.4 Результати RLQ-аналізу угруповання ґрунтової макрофауни. I – результати пермутаційного тесту для моделі 2; II – результати пермутаційного тесту для моделі 6; III – кластерний аналіз ґрунтової макрофауни на основі значень RLQ-осей 1 та 2. IV – проекція видів та еліпсоїдів кластерів в RLQ-осі 1 та 2. IV – проекція факторів середовища в RLQ-осі 1 та 2; V – проекція властивостей ґрунтової макрофауни

За умов зменшення кількості сонячної енергії, яка попадає на поверхню ґрунту та зростання у ґрунті вмісту карбонатів та азоту, в угрупованні перевагу мають представники кластеру C, який охоплює дощових черв’яків.

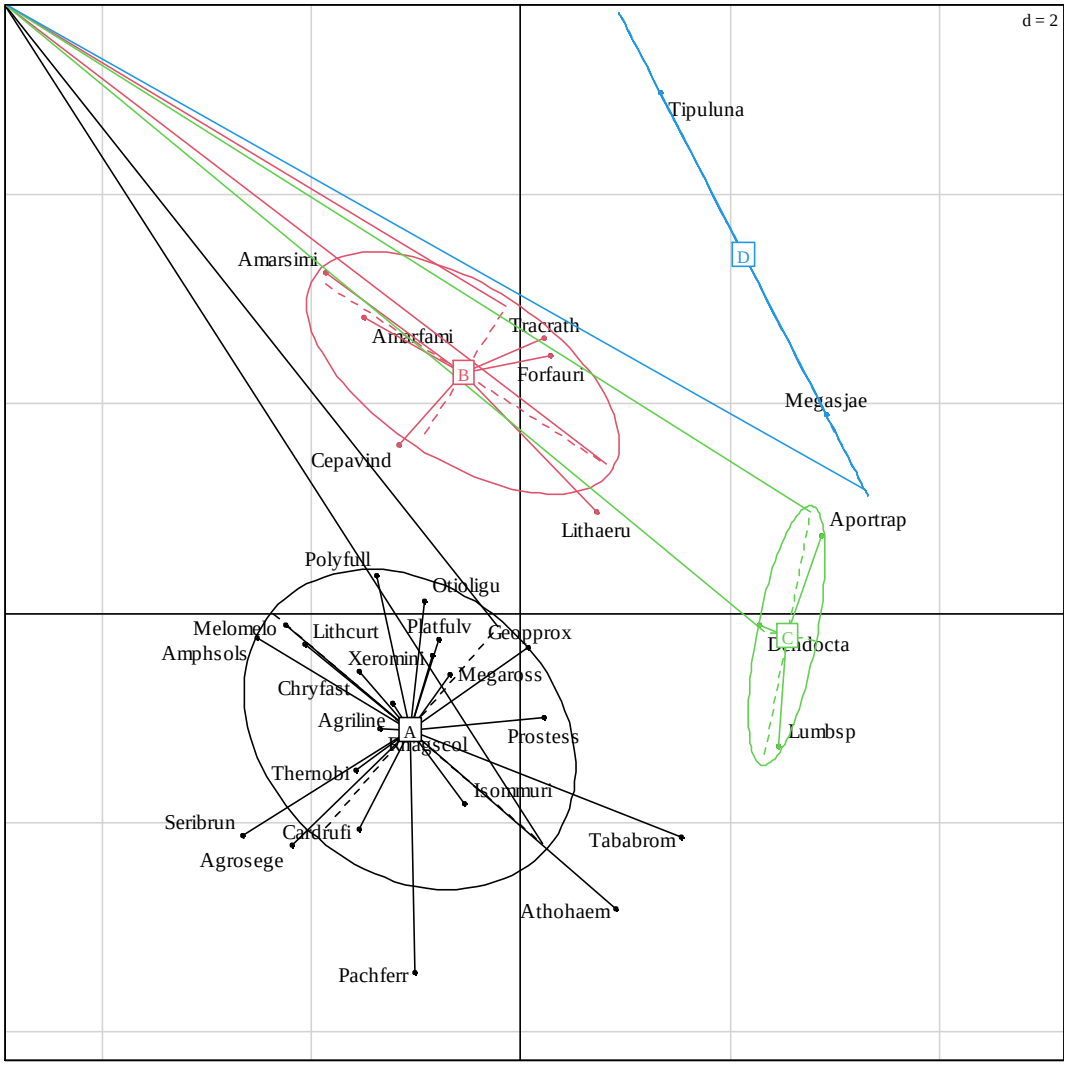


Рис. 5.6.5 Розміщення видів у просторі RLQ-осі 1 (ось абсцис) та RLQ-осі 2 (ось ординат). A, B, C, D – кластери. Agroclav – *Agrotis clavis,* Ampebalt – *Ampedus balteatus,* Amphsols – *Amphimallon solstitiale,* Aporrose – *Aporrectodea rosea* , Aportrap – *Aporrectodea trapezoides,* Athohaem – *Athous haemorrhoidalis,* Carabida – *Carabidae* , Carahung – *Carabus hungaricus,* Cardrufi – *Cardiophorus rufipes,* Chryfast – *Chrysolina fastuosa,* Cochlubr – *Cochlicopa lubrica,* Cyrtlate – *Cyrtopogon lateralis,* Eisetetr – *Eiseniella tetraedra,* Enchalbi – *Enchytraeus albidus,* Forfauri – *Forficula auricularia,* Isommuri – *Isomira murina,* Lithluci – *Lithobius lucifugus,* Melomelo – *Melolontha melolontha,* Octotran – *Octodrilus transpadanus* , Otioligu – *Otiorhynchus ligustici,* Pachferr – *Pachymerium ferrugineum,* Pardsp – *Pardosa sp,* Polyfull – *Polyphylla fullo,* Rhipunis – *Rhipidia uniseriata,* Seribrun – *Serica brunnea,* Tababrom – *Tabanus bromius,* Thernobi – *Thereva nobilitata,* Tipuluna – *Tipula lunata,* Tracrath – *Trachelipus rathkii*

Очевидно, що кластер C позначає присутність в угрупованні люмбрикоїдного комплексу. За умов зростання зволоження кластер A трансформується у кластер B, а кластер C трансформується у кластер D. Кластер B об’єднує підстілкових мешканців, серед яких дуже важливе значення мають карабіди, тому конкретний комплекс ми позначили як

карабоїдний деріват елатеридно-скарабеоїдного комплексу. Кластер D також представлений підстілковими видами, які є більш вологолюбиними, ніж представники кластеру B.

Аналіз просторової мінливості осі RLQ-1 дозволяє припустити, що рельєф є його найбільш вірогідним драйвером (рис. 5.6.6).

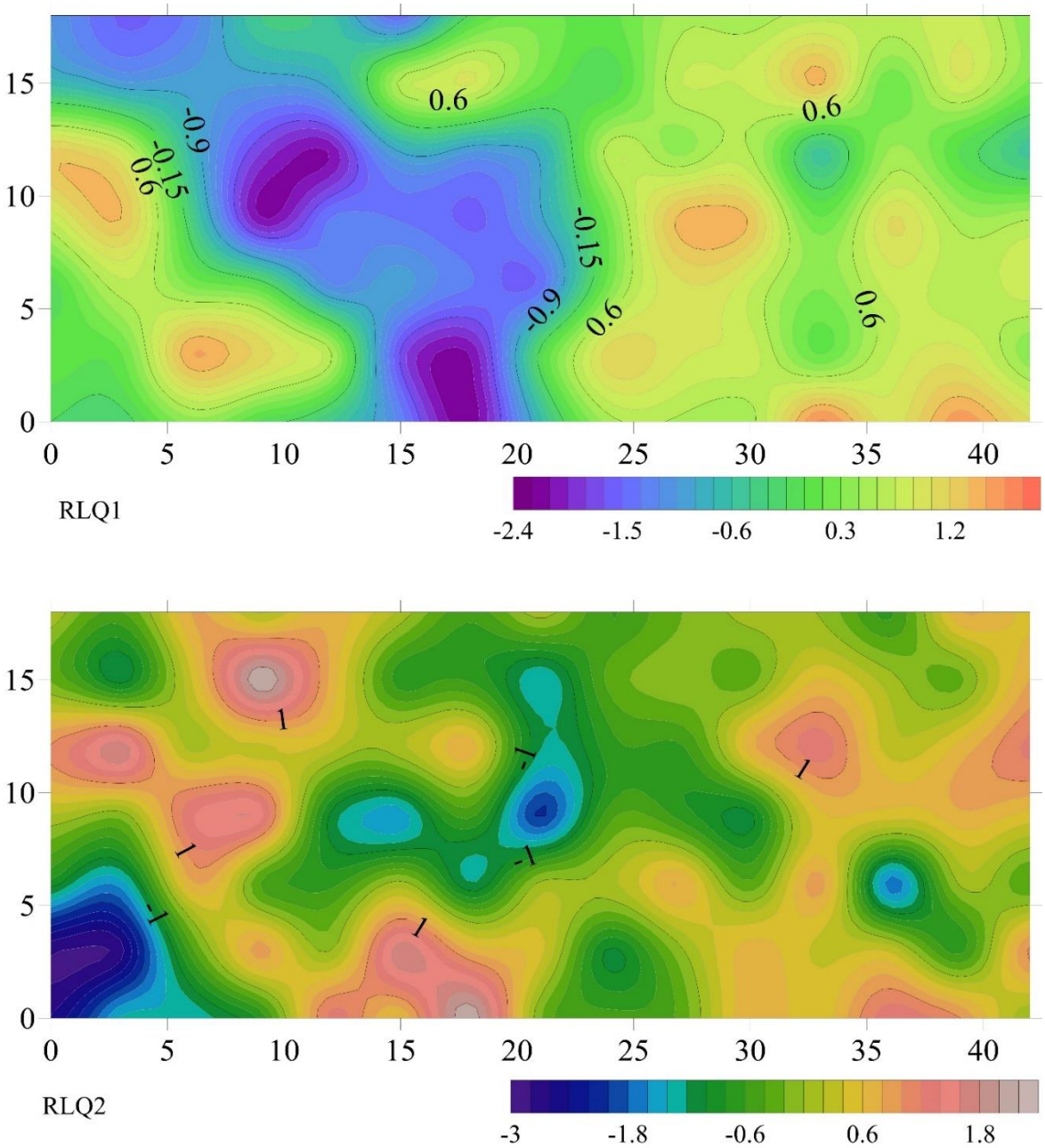


Рис. 5.6.6 Просторове варіювання RLQ-осей 1 та 2

Фактично просторовий патерн осі RLQ-1 повторює форму заплавних пагорбів. Більш високі позиції рельєфу характеризуються умовами, сприятливими для представників кластеру та від’ємним значенням осі, а

пониззя є сприятливими для представників кластеру С позитивним значенням осі. У свою чергу, просторова мінливість щільності деревостану впливає на просторовий розподіл лісової підстілки, яка є накопичувачем вологи. Просторовий патерн осі RLQ-2 визначається просторовою неоднорідністю щільності деревостану.

5.7. Порівняльний аналіз екоморфічної структури ґрунтової макрофауни заплавних ґрунтів

Ґрунтова макрофауна заплавних ґрунтів характеризується спільними особливостями. Рослинний покрив досліджених екосистем є лісовим моноценозом, тоді як тваринне населення є лучно-лісовим амфіценозом. Амфіценотичність з різним співвідношенням лісової та лучної складових є особливістю тваринного населення заплавних ґрунтів. У гігроморфічній структурі переважають мезофіли, але залежно від конкретних умов гігроморфічна структура може перебудовуватися з перевагою або ксерофільних, або гігрофільних (іноді – ультрагігрофільни) гігроморф. Трофоценоморфічна структура угруповань у цілому є мезотрофною зі значною представленністю як оліго- та і мегатрофоценоморф, що свідчить про значну варіабельність умов мінерального живлення заплавних екосистем. Мешканці заплавних екосистем є вимогливими до умов ґрунтового дихання і аероморфи представлені аеро- та субаерофілами. У топоморфічній структурі переважають епігейні форми, що є типовим для лісових екосистем. Ґрунтові тварини активно використовують екологічний простір заплавних ґрунтів, про свідчить різноманітна фороморфічна структура угруповань. За чисельністю домінують зоофаги, хоч пропорція сапрофагів та фітофагів є також дуже значною. В угрупованні переважають акарбонатофіли, що вказує на вилугованність переважної більшості заплавних ґрунтів. Також значну частку в угрупованні мають гемікарбонатофіли та карбонатофіли. Вказані загальні

особливості можуть змінюватися залежно від конкретних умов. Відповідно до загальних трендів погодженої мінливості екоморфічної структури угруповань ґрунтової макрофауни були виділені екоморфічні комплекси видів, які мають перевагу за певних умов, а саме: типулоїдний, елатеридно-скарабеоїдний (та його карабоїдний деріват), диплопоїдний та люмбрикоїдний. Кожен з комплексів характеризується специфічною комбінацією екоморф, тому для іменування зручно були використовувати терміни, які є похідними від таксономічних категорій.

Видове багатство угруповань варіює у межах від 29 до 47 видів (табл. 5.6.3). Найбільше та найменше видове багатство було встановлене для елатеридно-скарабеоїдного комплексу. В інших типах комплексів видове богатсво варіює в вузьких межах 36–38 видів. Альфа різноманіття варіює у межах 3.4–13 видів і також найменшим є для елатеридно-скарабеоїдного комплексу, а найбільшим є для його карабоїдного комплексу. Альфа різноманаття дуже залежить від представленності епігейної складової в угрупованні. Епігейна складова зазвичай є більш різноманітною та збільшення її пропорції сприяє збільшенню альфа-різноманіття. У свою чергу, зростання ендогейної фракції сприяє збільшенню бета-різноманіття, тому що мешканці саме ґрунтової товщі володіють меншою здатністю до швидких міграцій, тому відмінності між точками у просторі за структурою ендогейних форм є більшими.

Загальна чисельність варіює у межах від 135 до 305 екз./м^2. Рівень зволоження ґрунту є сильним драйвером загальної чисельності угруповання ґрунтової макрофауни, тому більш гідрофільні комплекси типулоїдний та люмбрикоїдний мають велику загальну чисельність угруповання. Також фактором збільшення чисельності угруповання є сприятливі умови для епігейної складової.

Загальний вигляд тваринного населення заплавних ґрунтів є лучно-лісовим, але за конкретних умов від може варіювати від лучного до амфібіотичного з наявністю степової, лучної та лісової компонент.

Таблиця 5.6.3 Порівняльна характеристика угруповань ґрунтової макрофауни заплавних екосистем

№	16	25	26	27	29
Режим заплавності	Короткозаплавний	Короткозаплавний	Тривалозаплавний	Тривалозаплавний	Тривалозаплавний
Трофотоп	MgMs	Ms	MgMs	Ms	MgMs
Гігротоп	Ms	KsMs	KsMs	Ms	Ms
Ценоз	Sil	Sil	PrSil	PrSil	PrSil
Ґрунт	Fluvic Calcic Mollic Gleysol	Gleyic Pantofluvic Fluvisol	Gleyic Pantofluvic Fluvisol	Gleyic Pantofluvic Fluvisol	Gleyic Pantofluvic Fluvisol/Fluvic Mollic Gleysol
Комплекс	Типулоїдний	Елатеридно-скарабеоїдний	Диплопоїдний	Люмбрикоїдний	Карабоїдний деріват ЕС
α, β, γ-різноманіття	9/4/36	3.4/9/29	8.7/4.4/38	7/5.5/38	13/3.5/47
Чисельність угруповання, екз./м^2	305	135	244	208	332
Ценоморфи	SilPr	PrSil	StPrSil	Pr	PrSil
Гігроморфи	MsHg	KsMs	Ms	MsHg	MsHg
Трофоценоморфи	MsTr	OlgMsTr	MgTr	MsTr	MsTr
Аероморфи	SAPhil	SAPhil	SAPhil	SAPhil	SAPhil
Карбонатоморфи	HCarPhil	HCarPhil/CarPhob	ACarPhil	HCarPhil	ACarPhil
Градієнт 1	FF/ZF	Pr/Sil (SF/FF)	Ep/End (MsTr/MgTr)	FF/SF (APhil/HCarPhil, Sil/Pr)	SF/FF (HCarPhil/ACarPhil)
Градієнт 2	Pr/Sil	MsTr/OlgTr	SF/SF	St/Pal (End/Ep)	Ep/End

Лучна складова угруповання тісно корелює з фракцією гігрофільних видів, лісова корелює з фракцією мезофільних, а степова корелює з фракцією ксерофільних. Також у більш вологих умовах набувають значної чисельності епігейні форми, а за умов дефіциту вологи більш резистентними є ендогейні тварини.

Загальний вигляд угруповань у заплавних ґрунтах є субаерофільним. Це пов'язане з тим, що заплавні ґрунти сформовані на алювіальних відкладах піщаного або супіщаного складу. Такі ґрунти звичайно мають слабку або помірну водоутримуючу здатність, внаслідок чого вакантний від вологи поровий простір ґрунтів заміщується повітрям, що створює сприятливі умови для існування тварин, які вимогливі до умов дихання. Також заплавні ґрунти є порівняно добре структурованними, що також позитивно відбивається на режимі аерації. Наявність в угрупованні аерофобних видів вказує на здьаність угруповання переносити тимчасові періоди дефіциту аерації, що є типовим для заплавних ґрунтів.

Досліджені ґрунти формують діапазон умов, які є сприятливими для існування ґрунтових тварин від карбонатофобів до гемікарбонатофілів. Даний показник є віддзеркаленням різного рівня забезпеченості заплавних ґрунтів карбонатами, що залежить від мінералогічного складу ґрунтотворних порід, режим зволоження хімізму рослинних залишків та активності ґрунтової біоти. Вміст карбонатів у свою чергу впливає на потенціал структуроутворення ґрунтів, на водний та повітряний режим ґрунтів. Вологолюбні комплекси люмбрикоїдний та типолоїдний характеризуються переважанням гемікарбонатофілів, тобто є найбільш вимогливими до вмісту в ґрунті карбонатів.

Внутришньоекосистемна диференціація угруповання ґрунтової макрофауни обумовлена неоднорідністю екологічних режимів, яка є наслідком строкатості ґрунтових умов, рослинного покриву та рельєфу. На рівні окремої екосистеми можна виокремити від 2 до чотирьох функціональних груп, які є результатом погодженої мінливості екоморфічної

структури. Провідна функціональна група відповідає номінативному комплексу, існування якого встановлено на основі міжекосистемної диференціації. Інші функціональні групи є дериватами інших комплексів, присутність яких у даній екосистемі є мінорною. Основними аспектами екоморфічної диференціації на екосистемному рівні є протилежна динаміка у відповідь на вплив факторів середовища трофоморф, ценоморф, ценотрофоморф, топоморф, карбонатоморф. Екоморфічна деференціація є механізмов функціональної стійкості угруповань ґрунтової макрофауни у мінливих умовах заплавних ґрунтів.

Висновки по розділу

1. Гама-різноманіття метаугруповання макрофауни заплавних ґрунтів становить 75 видів. Альфа-різноманіття угруповання становить 8.76 видів та у 95 % випадків знаходиться в діапазоні від 8.66 до 8.85 видів. Бета-різноманіття становить 8.58 та у 95 % випадків знаходиться в діапазоні 8.10–8.92.

2. Амфіценотичність з різним співвідношенням лісової та лучної складових є особливістю тваринного населення заплавних ґрунтів. У гігроморфічній структурі переважають мезофіли, але залежно від конкретних умов гігроморфічна структура може перебудовуватися з перевагою або ксерофільних, або гігрофільних (іноді – ультрагігрофільни) гігроморф.

3. Трофоценоморфічна структура угруповань у цілому є мезотрофною зі значною представленністю як оліго- та і мегатрофоценоморф, що свідчить про значну варіабельність умов мінерального живлення заплавних екосистем. Мешканці заплавних екосистем є вимогливими до умов ґрунтового дихання і аероморфи представлені аеро- та субаерофілами. У топоморфічній структурі переважають епігейні форми, що є типовим для лісових екосистем.

4. Особливості екоморфічної структури угруповань ґрунтової макрофауни на екосистемному рівні є основою для встановлення типулоїдного, елатеридно-скарабеоїдного (та його карабоїдний деріват), диплопоїдного та люмбрикоїдного комплексів видів.

5. Загальна чисельність заплавних угруповань варіює у межах від 135 до 305 екз./м^2. Рівень зволоження ґрунту є провідним драйвером загальної чисельності угруповання ґрунтової макрофауни, тому більш гідрофільні комплекси типулоїдний та люмбрикоїдний мають велику загальну чисельність угруповання.

6. Внутришньоекосистемна диференціація угруповання ґрунтової макрофауни обумовлена неоднорідністю екологічних режимів, яка є наслідком строкатості ґрунтових умов, рослинного покриву та рельєфу. Угруповання ґрунтової макрофауни окремої екосистеми складається з двох–чотирьох функціональних груп. Провідна функціональна група відповідає номінативному комплексу, існування якого встановлено на основі міжекосистемної диференціації. Мінорні функціональні групи є дериватами інших комплексів, присутність яких у даній екосистемі є другорядною. Екоморфічна диференціація є механізмом функціональної стійкості угруповань ґрунтової макрофауни у мінливих умовах заплавних ґрунтів.

ВИСНОВКИ

1. Досліджені заплавні ґрунти представлені глейсолями та флювісолями, які характеризуються різноманітною комбінацією ґрунтових властивостей, що створює основу для об’ємного охоплення можливих екологічних режимів існування ґрунтових тварин в заплавних екосистемах.

2. У досліджених заплавних екосистемах встановлена наявність 109 видів судинних рослин. Рослинні угруповання характеризуються спільними рисами екологічних режимів, які можна оцінити на основі фітоіндикаційних процедур. Режим змінності зволоження є сприятливим для гідроконтрастофобів, режим кислотності – для субацидофілів, сольовий режим – для семіоліготрофів, карбонатний режим – для акарбонатофілів, світловий режим є типовим для світлих лісів.

3. Короткозаплавні екосистеми відрізняються меншими показниками режиму мінливості зволоження, меншим рівнем зволоження, більшим вмістом карбонатів у ґрунті та меншим рівнем аерації. Екосистеми за умов тривалозплавного режиму також відрізняються змінністю режиму зволоження, рівнем вмісту карбонатів, режимом зволоження та вмістом сполук азоту.

4. Гама-різноманіття метаугруповання макрофауни заплавних ґрунтів становить 75 видів, альфа-різноманіття угруповання становить 8.76 видів, бета-різноманіття становить 8.58. Амфіценотичність з різним співвідношенням лісової та лучної складових є особливістю тваринного населення заплавних ґрунтів. У гігроморфічній структурі переважають мезофіли, але залежно від конкретних умов гігроморфічна структура може перебудовуватися з перевагою або ксерофільних, або гігрофільних гігроморф.

5. Трофоценоморфічна структура угруповань є мезотрофною зі значною представленністю як оліго- та і мегатрофоценоморф, що свідчить про значну варіабельність умов мінерального живлення заплавних екосистем. Мешканці заплавних екосистем є вимогливими до умов ґрунтового дихання і аероморфи

представлені аеро- та субаерофілами. У топоморфічній структурі переважають епігейні форми.

6. Особливості екоморфічної структури угруповань ґрунтової макрофауни на екосистемному рівні є основою для встановлення типулоїдного, елатеридно-скарабеоїдного (та його карабоїдний деріват), диплопоїдного та люмбрикоїдного комплексів видів. Внутришньоекосистемна диференціація угруповання ґрунтової макрофауни обумовлена неоднорідністю екологічних режимів, яка є наслідком строкатості ґрунтових умов, рослинного покриву та рельєфу.

7. Екоморфічна організація ґрунтової макрофауни конкретної екосистеми представлена двома–чотирма функціональними групами, встановленими на основі погодженої динаміки екоморфічної структури. Провідна функціональна група відповідає номінативному комплексу, існування якого встановлено на основі міжекосистемної диференціації. Мінорні функціональні групи є дериватами інших комплексів, присутність яких у даній екосистемі є другорядною. Екоморфічна диференціація є механізмом функціональної стійкості угруповань ґрунтової макрофауни у мінливих умовах заплавних ґрунтів.

ЛІТЕРАТУРА

[1] Capon SJ, Dowe JL. Diversity and dynamics of riparian vegetation. In: Lovett S, Price P, editors. Princ. Riparian Lands Manag., Canberra, Australia: Land and Water Australia; 2007, p. 174.

[2] Talbot CJ, Bennett EM, Cassell K, Hanes DM, Minor EC, Paerl H, et al. The impact of flooding on aquatic ecosystem services. Biogeochemistry 2018;141:439–61. https://doi.org/10.1007/s10533-018-0449-7.

[3] Glaeser J, Wulf M. Effects of water regime and habitat continuity on the plant species composition of floodplain forests. J Veg Sci 2009;20:37–48. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05282.x.

[4] Bouska KL, Houser JN, De Jager NR, Drake DC, Collins SF, Gibson-Reinemer DK, et al. Conceptualizing alternate regimes in a large floodplain-river ecosystem: Water clarity, invasive fish, and floodplain vegetation. J Environ Manage 2020;264:110516. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110516.

[5] Didukh YP, Chusova OO, Olshevska IA, Polishchuk YV. River valleys as the object of ecological and geobotanical research. Ukr Bot J 2015;72:415–30. https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.05.415.

[6] Dubyna D V., Dziuba TP, Iemelianova SM, Tymoshenko PA. Syntaxonomy and ecological differentiation of the pioneer vegetation of Ukraine. 2. Helichryso-Crucianelletea maritimae, Festucetea vaginatae, Koelerio-Corynephoretea canescentis classes. Biosyst Divers 2020;28:298–319. https://doi.org/10.15421/012039.

[7] Kolesnikova A, Lapteva E, Degteva S, Taskaeva A, Kudrin A, Vinogradova Y, et al. Biodiversity of Floodplain Soils in the European North-East of Russia. River Basin Manag., InTech; 2016, p. 271–94. https://doi.org/10.5772/63713.

[8] Arnaud-Fassetta G, Astrade L, Bardou É, Corbonnois J, Delahaye D, Fort M, et al. Fluvial geomorphology and flood-risk management. Géomorphologie Reli Process Environ 2009;15:109–28.

https://doi.org/10.4000/geomorphologie.7554.

[9] Hohensinner S, Grupe S, Klasz G, Payer T. Long-term deposition of fine sediments in Vienna's Danube floodplain before and after channelization. Geomorphology 2022;398:108038. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2021.108038.

[10] Thoms MC. Floodplain–river ecosystems: lateral connections and the implications of human interference. Geomorphology 2003;56:335–49. https://doi.org/10.1016/S0169-555X(03)00160-0.

[11] Naiman RJ, Décamps H, McClain ME. Riparia: Ecology, Conservation and Management of Streamside Communities. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Academic Press; 2005.

[12] Gritsan YI, Kunakh OM, Dubinina JJ, Kotsun VI, Tkalich YI. The catena aspect of the landscape diversity of the «Dnipro-Orilsky» natural reserve. J Geol Geogr Geoecology 2019;28:417–31. https://doi.org/10.15421/111939.

[13] Tockner K, Bunn SE, Gordon C, Naiman RJ, Quinn GP, Stanford JA. Flood plains: critically threatened ecosystems. In: Polunin NVC, editor. Aquat. Ecosyst., Cambridge: Cambridge University Press; 2010, p. 45–62. https://doi.org/10.1017/CBO9780511751790.006.

[14] Stanford JA, Lorang MS, Hauer FR. The shifting habitat mosaic of river ecosystems. SIL Proceedings, 1922-2010 2005;29:123–36. https://doi.org/10.1080/03680770.2005.11901979.

[15] Simioni JP, Guasselli LA, Silva TS da. Shifting habitat mosaic: identification and mapping. Ambient e Agua - An Interdiscip J Appl Sci 2019;14:1. https://doi.org/10.4136/ambi-agua.2242.

[16] Schindler S, O'Neill FH, Biró M, Damm C, Gasso V, Kanka R, et al. Multifunctional floodplain management and biodiversity effects: a knowledge synthesis for six European countries. Biodivers Conserv 2016;25:1349–82. https://doi.org/10.1007/s10531-016-1129-3.

[17] Kiedrzyńska E, Kiedrzyński M, Zalewski M. Sustainable floodplain management for flood prevention and water quality improvement. Nat Hazards

2015;76:955–77. https://doi.org/10.1007/s11069-014-1529-1.

[18] Serra-Llobet A, Jähnig SC, Geist J, Kondolf GM, Damm C, Scholz M, et al. Restoring Rivers and Floodplains for Habitat and Flood Risk Reduction: Experiences in Multi-Benefit Floodplain Management From California and Germany. Front Environ Sci 2022;9. https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.778568.

[19] Zhukov A V., Shatalin DB. Hygrotop and trophotope of steppe Dnieper biogeocenoses as determinants of β-diversity of earthworm (Lumbricidae) communities. Biol Bull Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagog Univ 2016;6:188–222. https://doi.org/10.15421/201651.

[20] Nazarenko NN. Coenomorphs as phytometers of biotopes. Biosyst Divers 2016;24:8–14. https://doi.org/10.15421/011602.

[21] Kunah ON, Prokopenko E V., Zhukov A V. Ecomorphic organisation of the Ukraine steppe zone spider community. Fundam Appl Soil Sci 2014;15:101–19. https://doi.org/10.15421/041410.

[22] Belgard AL. Steppe Forestry. Moscow (in Russian): Forest Industry; 1971.

[23] Belgard AL. Forest vegetation of South–Eeast part of the Ukraine [Lesnaya rastitel`nost` Yugo-Vostoka USSR]. Kiev (in Russian): Shevchenko Kiev State University Publishing House; 1950.

[24] Chernyshenko VS, Lysenko YY. A. L. Belgard’s ecomorphic analysis as a theoretical basis for mathematical prediction of population dynamics. Ecol Noospherology 2008;19:19–30.

[25] Viciani D, Dell’Olmo L, Ferretti G, Lazzaro L, Lastrucci L, Foggi B. Detailed Natura 2000 and CORINE Biotopes habitat maps of the island of Elba (Tuscan Archipelago, Italy). J Maps 2016;12:492–502. https://doi.org/10.1080/17445647.2015.1044040.

[26] Belgard AL. Forest vegetation of South–Eeast part of the UkrSSR [Lesnaja rastitel’nost’ jugo-vostoka UkrSSR]. Kiev: Kiev State University (in Russian); 1950.

[27] Didukh YP. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their

use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocenter; 2011.

[28] Didukh YP. Osnovy bioindykatsii [Fundamentals of bioindication]. Kyiv (in Ukranian): Naukova Dumka; 2012.

[29] Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefisspflanzen Mitteleuropas. 2nd ed. Göttingen: Scripta Geobotanica; 1979.

[30] Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Scr. Geobot. 9, Gottingen: 1974, p. 1–197.

[31] Tarasov VV. Flora of Dnipropetrovsk and Zaporizhia regions. Dnipropetrovsk: Lira (in Ukranian); 2012.

[32] Rozanov BG. Soil morphology. Moscow (in Russian): Academic project. Moscow University Press; 2004.

[33] WRB. World Reference Base for soil resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps (World Soil Resources Reports No. 106). Rome: World Soil Resources Reports No. 106. FAO; 2015.

[34] Karpachevsky LO. Ecological soil science [Jekologicheskie pochvovoedenie]. Moscow (in Russian): GEOS; 2005.

[35] Rodrigo-Comino J, Keshavarzi A, Senciales-González JM. Evaluating soil quality status of fluvisols at the regional scale: A multidisciplinary approach crossing multiple variables. River Res Appl 2021. https://doi.org/10.1002/rra.3865.

[36] Kercheva M, Sokołowska Z, Hajnos M, Skic K, Shishkov T. Physical parameters of Fluvisols on flooded and non-flooded terraces. Int Agrophysics 2017;31:73–82. https://doi.org/10.1515/intag-2016-0026.

[37] Iqbal J, Thomasson JA, Jenkins JN, Owens PR, Whisler FD. Spatial variability analysis of soil physical properties of alluvial soils. Soil Sci Soc Am J 2005;69:1338–50. https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0154.

[38] Veneman PLM, Bodine SM. Chemical and Morphological Soil Characteristics in a New England Drainage-toposequence. Soil Sci Soc Am J 1982;46:359–63. https://doi.org/10.2136/sssaj1982.03615995004600020029x.

[39] Mansyur NI, Hanudin E, Purwanto BH, Utami SNH. Morphological characteristics and classification of soils formed from acidic sedimentary rocks in North Kalimantan. IOP Conf Ser Earth Environ Sci 2019;393:012083. https://doi.org/10.1088/1755-1315/393/1/012083.

[40] Mordkovich VG. Zoological diagnostics of soils: Imperatives, purposes, and place within soil zoology and pedology. Biol Bull Rev 2014;4:404–11. https://doi.org/10.1134/S2079086414050053.

[41] Gerasimov IP. Elementary soil processes as the basis for genetic soil analysis. Pochvovedenie 1973;5:102–113.

[42] Greene RSB, Hairsine PB. Elementary processes of soil–water interaction and thresholds in soil surface dynamics: a review. Earth Surf Process Landforms 2004;29:1077–91. https://doi.org/10.1002/esp.1103.

[43] Yamelynets T, Pankiv Z, Malyk S. Soil-forming processes in profile textural-differentiated forest soils of the Cis-Carpathian region, Ukraine. Balt For 2020;26. https://doi.org/10.46490/BF472.

[44] Mordkovich VG, Lyubechanskii II. Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) and Zoodiagnostics of Ecological Succession on Technogenic Catenas of Brown Coal Dumps in the KAFEC Area (Krasnoyarsk Krai). Biol Bull 2019;46:500–9. https://doi.org/10.1134/S106235901905008X.

[45] Mordkovich VG, Lyubechanskii II. Zoological Aspects of Ecological Succession on the Graded-Flat Dump of the Nazarovo Lignite Open-Cast Mine in Krasnoyarsk Krai. Contemp Probl Ecol 2019;12:346–59. https://doi.org/10.1134/S1995425519040073.

[46] Valentin T, Irina L. Genetic soil classification system-what is its objective ? Eur. Soil Bur. Res. Rep. No. 7, 2002, p. 9–13.

[47] Bilanchyn YM, Leonidova I V., Bulysheva D V. Specificity of genetic nature and classification characteristics of Zmiiny Island chernozem soils. J Geol Geogr Geoecology 2020;29:30–9. https://doi.org/10.15421/112003.

[48] Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Classification and Diagnostics of Soils of Russia. Smolensk: Oykumena; 2004.

https://doi.org/10.1016/B0-12-348530-4/00004-7.

[49] Sokolov IA, Targul'yan VO. Interaction between soil and environmentL memory and soil moment. Environ. Stud., Moscow: Moscow State University Press; 1976, p. 150–170.

[50] Mordkovich VG. Invertebrates and diagnostics of elementary soil processes. Pochvovedenie 1991;10:92–99.

[51] Goncharenko I, Kozyr M, Senchylo O. Classification of the floodplain meadows of the Seym and the Dnieper river valleys in the north-eastern part of Ukraine. Biologia (Bratisl) 2020;75:53–70. https://doi.org/10.2478/s11756-019-00361-5.

[52] Globevnik L, Januschke K, Kail J, Snoj L, Manfrin A, Azlak M, et al. Preliminary assessment of river floodplain condition in Europe. ETC/ICM Technical Report 5/2020. Magdeburg: 2020.

[53] Doering M, Freimann R, Antenen N, Roschi A, Robinson CT, Rezzonico F, et al. Microbial communities in floodplain ecosystems in relation to altered flow regimes and experimental flooding. Sci Total Environ 2021;788:147497. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147497.

[54] Gritsan YI, Kunakh OM, Dubinina JJ, Kotsun VI, Tkalich YI. The catena aspect of the landscape diversity of the «Dnipro-Orilsky» natural reserve. J Geol Geogr Geoecology 2019;28:417–31. https://doi.org/10.15421/111939.

[55] Vári Á, Kozma Z, Pataki B, Jolánkai Z, Kardos M, Decsi B, et al. Disentangling the ecosystem service 'flood regulation': Mechanisms and relevant ecosystem condition characteristics. Ambio 2022. https://doi.org/10.1007/s13280-022-01708-0.

[56] Gren I-M, Groth K-H, Sylvén M. Economic Values of Danube Floodplains. J Environ Manage 1995;45:333–45. https://doi.org/10.1006/jema.1995.0080.

[57] Schindler S, Kropik M, Euller K, Bunting SW, Schulz-Zunkel C, Hermann A, et al. Floodplain management in temperate regions: is multifunctionality enhancing biodiversity? Environ Evid 2013;2:10. https://doi.org/10.1186/2047-2382-2-10.

[58] Pindrus OM. Eisenia gordejeffi Michaelsen, 1899. In: Akimov IA, editor. Red Data B. Ukr. Anim., Kyiv: Global Consulting; 2009, p. 15.

[59] Tarashuko MV. Scutigera coleoptrata (Linnaeus, 1758). In: Akimov I. A, editor. Red Data B. Ukr. Anim., Kyiv: 2009, p. 59.

[60] Ayuke FO. Soil macrofauna functional groups and their effects on soil structure, as related to agricultural management practices across agroecological zones of Sub-Saharan Africa. Wageningen University, Wageningen, NL, 2010.

[61] Sofo A, Mininni AN, Ricciuti P. Soil Macrofauna: A key Factor for Increasing Soil Fertility and Promoting Sustainable Soil Use in Fruit Orchard Agrosystems. Agronomy 2020;10:456. https://doi.org/10.3390/agronomy10040456.

[62] Zulu SG, Motsa NM, Sithole NJ, Magwaza LS, Ncama K. Soil Macrofauna Abundance and Taxonomic Richness under Long-Term No-Till Conservation Agriculture in a Semi-Arid Environment of South Africa. Agronomy 2022;12:722. https://doi.org/10.3390/agronomy12030722.

[63] Asfaw A, Zewudie S. Soil macrofauna abundance, biomass and selected soil properties in the home garden and coffee-based agroforestry systems at Wondo Genet, Ethiopia. Environ Sustain Indic 2021;12:100153. https://doi.org/10.1016/j.indic.2021.100153.

[64] Tiunov A V., Scheu S. Microbial respiration, biomass, biovolume and nutrient status in burrow walls of Lumbricus terrestris L. (Lumbricidae). Soil Biol Biochem 1999;31:2039–48. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00127-3.

[65] Filser J, Faber JH, Tiunov A V., Brussaard L, Frouz J, De Deyn G, et al. Soil fauna: Key to new carbon models. Soil 2016;2:565–82. https://doi.org/10.5194/soil-2-565-2016.

[66] Tiunov A. Microbial biomass, biovolume and respiration in Lumbricus terrestris L. cast material of different age. Soil Biol Biochem 2000;32:265–75. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00165-0.

[67] Pokarzhevskii AD, Krivolutskii DA. Problems of estimating and maintaining

biodiversity of soil biota in natural and agroecosystems: A case study of chernozem soil. Agric Ecosyst Environ 1997;62:127–33. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(96)01139-5.

[68] Barrios E. Soil biota, ecosystem services and land productivity. Ecol Econ 2007;64:269–85. https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.03.004.

[69] Pauli N, Oberthür T, Barrios E, Conacher AJ. Fine-scale spatial and temporal variation in earthworm surface casting activity in agroforestry fields, western Honduras. Pedobiologia (Jena) 2010;53:127–39. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2009.08.001.

[70] Tanner JE, Hughes TP, Connell JH. The Role of History in Community Dynamics: A Modelling Approach. Ecology 1996;77:108–17. https://doi.org/10.2307/2265660.

[71] Mougi A, Nishimura K. Species Invasion History Influences Community Evolution in a Tri-Trophic Food Web Model. PLoS One 2009;4:e6731. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006731.

[72] Lososová Z, Šmarda P, Chytrý M, Purschke O, Pyšek P, Sádlo J, et al. Phylogenetic structure of plant species pools reflects habitat age on the geological time scale. J Veg Sci 2015;26:1080–9. https://doi.org/10.1111/jvs.12308.

[73] Pollierer MM, Klarner B, Ott D, Digel C, Ehnes RB, Eitzinger B, et al. Diversity and functional structure of soil animal communities suggest soil animal food webs to be buffered against changes in forest land use. Oecologia 2021;196:195–209. https://doi.org/10.1007/s00442-021-04910-1.

[74] Legendre P, Mi X, Ren H, Ma K, Yu M, Sun IF, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. Ecology 2009;90:663–74. https://doi.org/10.1890/07-1880.1.

[75] Illian J, Burslem D. Contributions of spatial point process modelling to biodiversity theory. J La Soc Fr Stat 2007;148:9–29.

[76] Kunakh OM, Yorkina N V., Budakova VS, Zhukova YO. An ecomorphic approach to assessing the biodiversity of soil macrofauna communities in

urban parks. Agrology 2021;4:114–130. https://doi.org/10.32819/021015.

[77] Zhukov O V., Kunah OM, Dubinina YY, Fedushko MP, Kotsun VI, Zhukova YO, et al. Tree canopy affects soil macrofauna spatial patterns on broad- And meso-scale levels in an Eastern European poplar-willow forest in the floodplain of the River Dnipro. Folia Oecologica 2019;46:101–114. https://doi.org/10.2478/foecol-2019-0013.

[78] Rosa MG da, Klauberg Filho O, Bartz MLC, Mafra ÁL, Sousa JPFA de, Baretta D. Macrofauna Edáfica e Atributos Físicos e Químicos em Sistemas de Uso do Solo no Planalto Catarinense. Rev Bras Ciência Do Solo 2015;39:1544–53. https://doi.org/10.1590/01000683rbcs20150033.

[79] Yorkina N, Maslikova K, Kunah O, Zhukov O. Analysis of the spatial organization of Vallonia pulchella (Muller, 1774) ecological niche in Technosols (Nikopol manganese ore basin, Ukraine). Ecol Montenegrina 2018;17:29–45.

[80] Umerova A, Zhukov O, Yorkina N. The soil aggregate structure as a marker of the ecological niche of the micromollusc Vallonia pulchella. J Water L Dev 2022;52:66–74. https://doi.org/10.24425/jwld.2021.139945.

[81] Zhukov O V., Kovalenko D V., Kramarenko SS, Kramarenko AS. Analysis of the spatial distribution of the ecological niche of the land snail Brephulopsis cylindrica (Stylommatophora, Enidae) in technosols. Biosyst Divers 2019;27:62–8. https://doi.org/10.15421/011910.

[82] Zhukov O V., Kunah OM, Dubinina YY, Novikova VO. The role of edaphic, vegetational and spatial factors in structuring soil animal communities in a floodplain forest of the Dnipro river. Folia Oecologica 2018;45:8–23. https://doi.org/10.2478/foecol-2018-0002.

[83] Gebauer RLE, Tenhunen JD, Reynolds JF. Soil aeration in relation to soil physical properties, nitrogen availability, and root characteristics within an arctic watershed. Plant Soil 1996;178:37–48. https://doi.org/10.1007/BF00011161.

[84] Zhukov O, Kunah O, Fedushko M, Babchenko A, Umerova A. Temporal

aspect of the terrestrial invertebrate response to moisture dynamic in technosols formed after reclamation at a post-mining site in Ukrainian steppe drylands. Ekológia (Bratislava) 2021;40:178–88. https://doi.org/10.2478/eko-2021-0020.

[85] Yu J, Li Y, Han G, Zhou D, Fu Y, Guan B, et al. The spatial distribution characteristics of soil salinity in coastal zone of the Yellow River Delta. Environ Earth Sci 2014;72:589–99. https://doi.org/10.1007/s12665-013-2980-0.

[86] Xu L, Du H, Zhang X. Spatial Distribution Characteristics of Soil Salinity and Moisture and Its Influence on Agricultural Irrigation in the Ili River Valley, China. Sustainability 2019;11:7142. https://doi.org/10.3390/su11247142.

[87] Pereira CS, Lopes I, Abrantes I, Sousa JP, Chelinho S. Salinization effects on coastal ecosystems: a terrestrial model ecosystem approach. Philos Trans R Soc B Biol Sci 2019;374:20180251. https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0251.

[88] Korobushkin DI, Gongalsky KB, Gorbunova AY, Palatov DM, Shekhovtsov S V., Tanasevitch A V., et al. Mechanisms of soil macrofauna community sustainability in temperate rice-growing systems. Sci Rep 2019;9:10197. https://doi.org/10.1038/s41598-019-46733-4.

[89] Zhukov O V., Bondarev DL, Yermak YI, Fedushko MP. Effects of temperature patterns on the spawining phenology and niche overlap of fish assemblages in the water bodies of the Dnipro River basin. Ecol Montenegrina 2019;22:177–203.

[90] Bondarev D, Fedushko M, Hubanova N, Novitskiy R, Kunakh O, Zhukov O. Temporal dynamics of the fish communities in the reservoir: the influence of eutrophication on ecological guilds structure. Ichthyol Res 2022. https://doi.org/10.1007/s10228-021-00854-x.

[91] Pokarzhevskii AD. The problem of scale in bioindication of soil contamination. In: Krivolutsky DA, van Straalen NM, editors. Bioindic. Syst. soil Pollut., Dordrecht: Kluwer Acad. Publ.; 1996, p. 111–121. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1752-1_10.

[92] Stockmann U, Minasny B, McBratney AB. How fast does soil grow? Geoderma 2014;216:48–61. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.10.007.

[93] Lin H. Three Principles of Soil Change and Pedogenesis in Time and Space. Soil Sci Soc Am J 2011;75:2049–70. https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0130.

[94] Alletto L, Pot V, Giuliano S, Costes M, Perdrieux F, Justes E. Temporal variation in soil physical properties improves the water dynamics modeling in a conventionally-tilled soil. Geoderma 2015;243–244:18–28. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.12.006.

[95] Gritsan YI, Kunah OM, Fedushko MP, Babchenko A V., Sirovatko VO, Zhukov O V., et al. Albedo of the soil cover as a factor of the temporal dynamics of readily available soil moisture in the technosols of the Nikopol manganese ore basin. Agrology 2019;2:161–9. https://doi.org/10.32819/019024.

[96] Hu W, Tabley F, Beare M, Tregurtha C, Gillespie R, Qiu W, et al. Short-Term Dynamics of Soil Physical Properties as Affected by Compaction and Tillage in a Silt Loam Soil. Vadose Zo J 2018;17:180115. https://doi.org/10.2136/vzj2018.06.0115.

[97] Lawton JH. Are There General Laws in Ecology? Oikos 1999;84:177. https://doi.org/10.2307/3546712.

[98] Chave J. Neutral theory and community ecology. Ecol Lett 2004;7:241–53. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x.

[99] Hubbell SP. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press, New Jersey, USA; 2001.

[100] Whittaker R. Vegetation of the siskiyou mountains, oregon and california. Ecol Monogr 1960;30.

[101] Whittaker R. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 1972;21.

[102] Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. Ecol Monogr 2005;75:435–50. https://doi.org/10.1890/05-0549.

[103] Soininen J, Lennon JJ, Hillebrand H. A multivariate analysis of beta diversity

across organisms and environments. Ecology 2007;88:2830–8. https://doi.org/10.1890/06-1730.1.

[104] Barot S. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? Oikos 2004;106:185–92. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13038.x.

[105] Laliberté E, Paquette A, Legendre P, Bouchard A. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. Oecologia 2009;159:377–88. https://doi.org/10.1007/s00442-008-1214-8.

[106] Hutchinson GE. Concluding Remarks. Cold Spring Harb Symp Quant Biol 1957;22:415–27. https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039.

[107] Doncaster CP. Ecological equivalence: A realistic assumption for niche theory as a testable alternative to neutral theory. PLoS One 2009;4. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007460.

[108] Ricklefs RE. The unified neutral theory of biodiversity: Do the numbers add up? Ecology 2006;87:1424–31. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1424:TUNTOB]2.0.CO;2.

[109] Adler PB, Levine JM. Contrasting relationships between precipitation and species richness in space and time. Oikos 2007;116:221–32. https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15327.x.

[110] Clark CM, Flynn DFB, Butterfield BJ, Reich PB. Testing the Link between Functional Diversity and Ecosystem Functioning in a Minnesota Grassland Experiment. PLoS One 2012;7:e52821. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052821.

[111] Caruso T, Taormina M, Migliorini M. Relative role of deterministic and stochastic determinants of soil animal community: A spatially explicit analysis of oribatid mites. J Anim Ecol 2012;81:214–21. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01886.x.

[112] Dornelas M. Disturbance and change in biodiversity. Philos Trans R Soc B Biol Sci 2010;365:3719–27. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0295.

[113] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology 1992;73:1045–55. https://doi.org/10.2307/1940179.

[114] Murphy SJ, Audino LD, Whitacre J, Eck JL, Wenzel JW, Queenborough SA, et al. Species associations structured by environment and land-use history promote beta-diversity in a temperate forest. Ecology 2015;96:705–15. https://doi.org/10.1890/14-0695.1.

[115] Hu Y-H, Sheng D-Y, Xiang Y-Z, Yang Z-J, Xu D-P, Zhang N-N, et al. The Environment, Not Space, Dominantly Structures the Landscape Patterns of the Richness and Composition of the Tropical Understory Vegetation. PLoS One 2013;8:e81308. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081308.

[116] Siefert A, Ravenscroft C, Weiser MD, Swenson NG. Functional beta-diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees. Glob Ecol Biogeogr 2013;22:682–91. https://doi.org/10.1111/geb.12030.

[117] Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. Ecol Lett 2011;14:19–28. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x.

[118] Murphy BW. Impact of soil organic matter on soil properties—a review with emphasis on Australian soils. Soil Res 2015;53:605. https://doi.org/10.1071/SR14246.

[119] Legendre P. Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? Ecology 1993;74:1659–73. https://doi.org/10.2307/1939924.

[120] Dray S. Performing spatial-RLQ analysis with R 2006:1–11.

[121] Jiménez JJ, Decaëns T, Lavelle P, Rossi JP. Dissecting the multi-scale spatial relationship of earthworm assemblages with soil environmental variability. BMC Ecol 2014;14. https://doi.org/10.1186/s12898-014-0026-4.

[122] Hutchinson GE. The niche: an abstractly inhabited hypervolume. The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven: Yale University

Press; 1965.

[123] Schoener TW. The compression hypothesis and temporal resource partitioning. Proc Natl Acad Sci U S A 1974;71:4169–72. https://doi.org/10.1073/pnas.71.10.4169.

[124] Wilson JB, Habiba G. Limitation to species coexistence: evidence for competition from field observations, using a patch model. J Veg Sci 1995;6:369–376.

[125] Chase JM. Community assembly: When should history matter? Oecologia 2003;136:489–98. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1311-7.

[126] Farnon Ellwood MD, Manica A, Foster WA. Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. Ecol Lett 2009;12:277–84. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01284.x.

[127] Drake JA. Communities as assembled structures: Do rules govern pattern? Trends Ecol Evol 1990;5:159–64. https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90223-Z.

[128] Weslien J, Djupström LB, Schroeder M, Widenfalk O. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. J Anim Ecol 2011;80:1155–62. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01860.x.

[129] Fukami T. Community assembly dynamics in space. Community Ecol Process Model Appl 2010;9780199228. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199228973.003.0005.

[130] Gazol A, Ibáñez R. Variation of plant diversity in a temperate unmanaged forest in northern Spain: Behind the environmental and spatial explanation. Plant Ecol 2010;207:1–11. https://doi.org/10.1007/s11258-009-9649-5.

[131] Cadotte MW, Fukami T. Dispersal, spatial scale, and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. Ecol Lett 2005;8:548–57. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00750.x.

[132] Rossi JP. Statistical tool for soil biology. XI. Autocorrelogram and Mantel test. Eur J Soil Biol 1996;32:195–203.

[133] Rossi JP. Short-range structures in earthworm spatial distribution.

Pedobiologia (Jena) 2003;47:582–7. https://doi.org/10.1078/0031-4056-00233.

[134] Rossi JP. Clusters in earthworm spatial distribution. Pedobiologia (Jena) 2003;47:490–6. https://doi.org/10.1078/0031-4056-00218.

[135] Borcard D, Legendre P. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). Environ Ecol Stat 1994;1:37–61. https://doi.org/10.1007/BF00714196.

[136] Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. Ecology 2004;85:1826–32. https://doi.org/10.1890/03-3111.

[137] Blanchet FG, Bergeron JAC, Spence JR, He F. Landscape effects of disturbance, habitat heterogeneity and spatial autocorrelation for a ground beetle (Carabidae) assemblage in mature boreal forest. Ecography (Cop) 2013;36:636–47. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07762.x.

[138] Decaëns T, Jiménez JJ, Rossi JP. A null-model analysis of the spatio-temporal distribution of earthworm species assemblages in Colombian Grasslands. J Trop Ecol 2009;25:415–27. https://doi.org/10.1017/S0266467409006075.

[139] Jiménez JJ, Decaëns T, Rossi JP. Soil environmental heterogeneity allows spatial co-occurrence of competitor earthworm species in a gallery forest of the Colombian "Llanos." Oikos 2012;121:915–26. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20428.x.

[140] Ettema CH, Yeates GW. Nested spatial biodiversity patterns of nematode genera in a New Zealand forest and pasture soil. Soil Biol Biochem 2003;35:339–42. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00276-6.

[141] Decaens T, Rossi JP. Spatio-temporal structure of earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture. Ecography (Cop) 2001;24:671–82. https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240606.x.

[142] Whalen JK. Spatial and temporal distribution of earthworm patches in corn field, hayfield and forest systems of southwestern Quebec, Canada. Appl Soil Ecol 2004;27:143–51. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.04.004.

[143] McArdle BH, Anderson MJ. Variance heterogeneity, transformations, and models of species abundance: a cautionary tale. Can J Fish Aquat Sci 2004;61:1294–302. https://doi.org/10.1139/f04-051.

[144] Yakovenko VM, Dubinina JJ, Zhukova YO. Spatial heterogeneity of the physical properties of the soil in the floodplain of the small river. Agrology 2019;2:219–228. https://doi.org/10.32819/019031.

[145] Jury WA. Spatial variability of soil properties. In: Hern SC, Melancon SM, editors. Vadose Zo. Model. Org. Pollut., Chelsea: Lewis Publishers; 1986, p. 245–269.

[146] Dmitriev EA. About the soil, soils and land cover. Vestn MGU, Ser Soil Sci 1988;2:3–11.

[147] Schoenholtz S., Miegroet HV, Burger J. A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: challenges and opportunities. For Ecol Manage 2000;138:335–56. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00423-0.

[148] Zhukov O V., Kunakh OM, Taran VO, Lebedinska MM. Spatial variability of soils electrical conductivity within arena of the river dnepr valley (territory of the natural reserve “Dniprovsko–Orilsky”). Biol Bull Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagog Univ 2016;6:129–57. https://doi.org/10.15421/201646.

[149] Kunah OM, Zelenko Y V., Fedushko MP, Babchenko A V., Sirovatko VO, Zhukov O V. The temporal dynamics of readily available soil moisture for plants in the technosols of the Nikopol Manganese Ore Basin. Biosyst Divers 2019;27:156–62. https://doi.org/10.15421/011921.

[150] Zhukov A V., Andrusevich K V., Lapko K V., Sirotina VO. Geostatistical estimation of soil aggregate structure as a composite variable. Biol Bull Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagog Univ 2015;5:101–21. https://doi.org/10.15421/2015030.

[151] Zhang Y, Zhang Z, Ma Z, Chen J, Akbar J, Zhang S, et al. A review of preferential water flow in soil science. Can J Soil Sci 2018;98:604–18.

https://doi.org/10.1139/cjss-2018-0046.

[152] Turner MG. Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. Annu Rev Ecol Syst 1989;20:171–97. https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001131.

[153] Walker B, Kinzig A, Langridge J. Original Articles: Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. Ecosystems 1999;2:95–113. https://doi.org/10.1007/s100219900062.

[154] Zhukov A V. Influence of usual and dual wheels on soil penetration resistance: the GIS-approach. Biol Bull Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagog Univ 2015;5:73–100. https://doi.org/10.15421/2015029.

[155] Zhukov O V., Kunah OM, Dubinina YY. Sensitivity and resistance of communities: Evaluation on the example of the influence of edaphic, vegetation and spatial factors on soil macrofauna. Biosyst Divers 2017;25. https://doi.org/10.15421/011750.

[156] Dmitriev EA. Ecological aspects of soil regimes. Soil Sci 1997;7:831–839.

[157] Kremer AM. Heterogeneity of soil cover as a self-organizing system. Regul. Spat. Var. soil Prop. Inf. Stat. methods Stud. them, Moscow: Nauka; 1970, p. 68–80.

[158] Manyuk V. By spreading and typology of the middle flooded oak forest within Dnipro–Orilsky reserve and adjacent areas of the river Dnipro valley. Bull Dnipropetr Univ Biol Ecol 2001;1:147–152.

[159] Manyuk V. Structure, typology, dynamics and restoring oak Dnyprovsko–Orylsky Nature Reserve: Dis. candidate. Biol. Sciences: 03.00.16. Dnipropetrovsk, 2005.

[160] Didukh YP, Fitsailo T V., Korotchenko IA, Yakushenko DM, Pashkevych NA. Biotopes of Forest and Forest-Steppe zones of Ukraine. Kyiv: LLC MACROS; 2011.

[161] Zhukov O V., Kunah OM, Dubinina YY, Ganzha DS. Diversity and phytoindication ability of plant community. Ukr J Ecol 2017;7:81–99.

https://doi.org/10.15421/2017_90.

[162] Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat JP, Raus T, Čarni A, et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. Appl Veg Sci 2016;19:3–264. https://doi.org/10.1111/avsc.12257.

[163] Zhukov OV, Zadorozhnaya GO, Kotsun VI, Mizin MS. Soddy-alluvial soils of the river Dniepro floodplain within the natural reserve “Dnieper-Orelsky”: morphology and profile distribution of the physical properties. News Dnipropetr State Agrar Econ Univ 2017;3:44–55.

[164] Belgard AL. Forest vegetation of South–Eeast part of the UkrSSR. Kiev: Kiev State University; 1950.

[165] Buzuk GN. Phytoindication with ecological scales and regression analysis: environmental index. Bull Pharm 2017;2:31–7.

[166] WRB I. World Reference Base for soil resources 2014: international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Rome: World Soil Resources Reports No. 106. FAO; 2014.

[167] Pennisi BV, van Iersel M. 3 ways to measure medium EC. GMPro 2002;22:46–48.

[168] Blanchet FG, Legendre P, Borcard D. Forward selection of explanatory variables. Ecology 2008;89:2623–32. https://doi.org/10.1890/07-0986.1.

[169] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology 1992;73:1045–55. https://doi.org/10.2307/1940179.

[170] Kirby KN, Gerlanc D. BOOTSTRAP CONFIDENCE INTERVALS 1 This is a pre-proof version of an article, including errata corrections, published in. Behav Res Methods 2013;45:905–27.

[171] Medvedev V V. Soil penetration resistance and penetrographs in studies of tillage technologies. Eurasian Soil Sci 2009;42:299–309. https://doi.org/10.1134/S1064229309030077.

[172] Smagin A V. Soil phases: The gaseous phase. Soils Basic Concepts Futur.

Challenges, vol. 9780521851732, Cambridge University Press; 2006, p. 75–90. https://doi.org/10.1017/CBO9780511535802.007.

[173] Zhukov O, Kunah O, Dubinina Y, Novikova V. The role of edaphic and vegetation factors in structuring beta diversity of the soil macrofauna community of the Dnipro river arena terrace. Ekológia (Bratislava) 2018;37:301–327. https://doi.org/DOI:10.2478/eko-2018-0023.

ДОДАТОК 1

Таблиця Д1. Таксономічне та екологічне різноманіття рослинності заплавних екосистем

Клімаморфа	Вид	Ценоморфа	Трофоморфа	Гігроморфа	Геліоморфа	Полігони				
						16	26	26	27	29
Ph	*Acer campestre* L.	Sil	MsTr	KsMs	ScHe	–	–	+	–	–
	Acer negundo L.	Sil	MsTr	KsMs	ScHe	+	+	+	+	+
	Fraxinus excelsior L.	Sil	MgTr	KsMs	HeSc	+	–	–	+	–
	Gleditsia triacanthos L.	Sil	MsTr	MsKs	He	–	+	–	–	–
	Malus sylvestris (L.) Mill.	Sil	MsTr	Ms	HeSc	–	–	–	+	–
	Morus alba L.	Sil	MsTr	MsKs	ScHe	–	+	–	–	–
	Morus nigra L.	Sil	MsTr	MsKs	ScHe	–	–	+	–	–
	Populus alba L.	Sil	MsTr	Ms	He	–	+	–	–	–
	Populus nigra L.	Sil	MsTr	Ms	ScHe	+	–	+	–	–
	Pyrus communis L.	Sil	MgTr	MsKs	ScHe	+	+	+	+	+
	Quercus robur L.	Sil	MgTr	MsKs	ScHe	+	+	+	+	+
	Salix alba L.	Sil	MsTr	Ms	ScHe	+	–	–	–	–
	Tilia cordata Mill.	Sil	MgTr	KsMs	HeSc	–	+	–	–	–
	Ulmus laevis Pall.	Sil	MsTr	Ms	ScHe	+	+	+	+	+
	Ulmus minor Mill.	Sil	MsTr	MsKs	HeSc	+	+	–	–	–
nPh	*Acer tataricum* L.	Sil	MsTr	KsMs	He	+	+	–	–	–
	Amorpha fruticosa L.	Sil	MgTr	KsMs	ScHe	+	+	+	+	+
	Berberis vulgaris L.	Sil	MsTr	KsMs	ScHe	+	+	–	–	–
	Caragana frutex (L.) C. Koch	St	MsTr	MsKs	He	–	–	–	–	+
	Cornus sanguinea L.	Sil	MsTr	Ms	HeSc	+	–	–	+	–
	Crataegus fallacina Klokov	Sil	MsTr	Ms	ScHe	–	–	–	–	+
	Crataegus monogyna Jacq.	Sil	MsTr	MsKs	ScHe	+	–	–	–	–
	Crataegus rhipidophylla Gand.	Sil	MsTr	MsKs	ScHe	–	+	+	+	–
	Euonymus europaeus L.	Sil	MsTr	KsMs	ScHe	+	+	+	+	+
	Euonymus verrucosus Scop.	Sil	MsTr	Ms	HeSc	–	+	–	+	+

Клімаморфа	Вид	Ценоморфа	Трофоморфа	Гігроморфа	Геліоморфа	Полігони				
						16	26	26	27	29
	Frangula alnus Mill.	Sil	MsTr	Ms	ScHe	+	+	+	+	+
	Parthenocissus quinquefolia (L.) Planch.	Pr	MgTr	Ms	ScHe	+	–	–	+	–
	Rhamnus cathartica L.	Cul	MsTr	Ms	ScHe	+	+	–	+	+
	Rosa majalis Herrm	Pr	MsTr	Ms	ScHe	–	–	–	+	–
	Rubus caesius L.	Sil	OgTr	Ms	ScHe	+	–	+	+	+
	Sambucus nigra L.	Sil	OgTr	Ms	ScHe	+	+	+	+	+
HKr	*Agrostis stolonifera* L.	Pal	MsTr	MsHg	ScHe	–	–	+	–	–
	Alliaria petiolata (M.Bieb.) Cavara et Grande	Sil	MsTr	KsMs	HeSc	+	+	+	+	+
	Anchusa officinalis L.	Ps	OgTr	MsKs	ScHe	–	+	–	+	–
	Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	Sil	MsTr	Ms	ScHe	+	+	+	+	+
	Arctium lappa L.	Pr	MgTr	MsKs	ScHe	+	–	+	+	+
	Arctium minus (Hill) Bernh.	Sil	MgTr	Ms	ScHe	–	–	+	–	–
	Asparagus officinalis L.	St	MgTr	MsKs	ScHe	–	+	+	–	+
	Ballota nigra L.	Ru	MsTr	MsKs	ScHe	–	–	+	+	–
	Brachypodium sylvaticum (Huds.) P.Beauv.	Sil	MgTr	Ms	Sc	+	–	–	–	+
	Calystegia sepium (L.) R.Br.	Pr	MsTr	MsHg	ScHe	+	–	+	+	+
	Carduus crispus L.	Ru	MsTr	KsMs	ScHe	–	–	–	+	–
	Carex acuta L.	Pal	MsTr	MsHg	He	–	–	–	+	+
	Carex caryophyllea Latourr.	Pr	OgTr	Ms	He	–	–	+	–	–
	Carex colchica J.Gay	Ps	OgTr	MsKs	He	–	–	+	–	–
	Carex pilosa Scop.	Sil	MsTr	Ms	Sc	+	–	–	–	–
	Carex vulpina L.	Pal	MsTr	MsHg	He	–	–	–	+	+
	Chelidonium majus L.	Sil	MsTr	Ms	ScHe	+	+	+	–	+
	Cynoglossum officinale L.	Ru	OgTr	MsKs	ScHe	+	–	–	–	+
	Erigeron acris L.	Ru	MsTr	KsMs	ScHe	–	–	+	–	–
	Erysimum aureum M.Bieb.	Sil	MgTr	Ms	HeSc	–	–	–	–	+
	Festuca drymeja Mert. & W.D.J. Koch	Sil	MgTr	Ms	HeSc	–	–	+	–	+
	Geranium robertianum L.	Sil	OgTr	KsMs	ScHe	+	+	+	+	+
	Geum urbanum L.	Sil	MgTr	Ms	ScHe	+	+	+	+	+

Клімаморфа	Вид	Ценоморфа	Трофоморфа	Гігроморфа	Геліоморфа	Полігони				
						16	26	26	27	29
	Glechoma hederacea L.	Sil	MgTr	Ms	ScHe	+	+	+	+	+
	Leonurus cardiaca L.	Ru	MgTr	MsKs	ScHe	+	–	+	–	–
	Leonurus quinquelobatus Gilib.	Ru	MsTr	MsKs	ScHe	–	+	+	+	+
	Lithospermum officinale L.	Sil	MsTr	MsKs	ScHe	–	–	–	–	+
	Lycopus europaeus L.	Pal	MsTr	MsHg	ScHe	–	–	–	–	+
	Lysimachia nummularia L.	Pr	MsTr	Ms	ScHe	–	–	+	+	+
	Milium effusum L.	Sil	MsTr	HgMs	Sc	–	–	–	+	–
	Myosotis laxa subsp. *caespitosa* (Schultz) Hyl. ex Nordh.	Pal	MsTr	HgMs	He	–	–	+	–	–
	Poa angustifolia L.	Pr	MgTr	KsMs	ScHe	–	–	+	–	–
	Poa nemoralis L.	Sil	MsTr	KsMs	ScHe	+	–	+	+	+
	Ranunculus repens L.	Pal	MsTr	Ms	ScHe	–	–	–	+	–
	Scrophularia nodosa L.	Sil	MsTr	Ms	ScHe	+	–	+	+	–
	Silene baccifera (L.) Roth	Sil	MgTr	MsHg	HeSc	+	+	–	–	+
	Silene latifolia Poir.	Pr	MsTr	KsMs	ScHe	–	–	–	–	+
	Solidago canadensis L.	St	MsTr	MsKs	ScHe	–	–	–	+	–
	Symphytum officinale L.	Pal	MsTr	HgMs	He	+	+	+	–	+
	Taraxacum campylodes G.E.Haglund	Pr	MsTr	KsMs	ScHe	–	–	–	+	–
	Taraxacum serotinum (Waldst ex Kit) Roir	St	MsTr	MsKs	He	–	–	+	–	–
	Trifolium repens L.	Pr	MgTr	HgMs	He	–	–	–	+	–
	Urtica dioica L.	Sil	MsTr	HgMs	ScHe	+	+	+	+	+
	Veronica chamaedrys L.	Sil	MgTr	Ms	ScHe	–	–	–	+	+
	Vicia cracca L.	Pr	MsTr	HgMs	He	–	–	+	+	–
	Vincetoxicum rossicum (Kleop.)Barbar.	Sil	MsTr	Ms	ScHe	–	–	+	–	–
	Viola odorata L.	Sil	MsTr	Ms	HeSc	–	–	+	+	–
T	*Ambrosia artemisiifolia* L.	Ru	MsTr	MsKs	ScHe	–	–	+	–	–
	Anthriscus cerefolium (L.) Hoffm.	Sil	MsTr	KsMs	ScHe	+	+	+	+	+
	Atriplex micrantha C. A. May	Pr	MsTr	Ms	He	–	–	+	–	+
	Bidens tripartita L.	Pal	MsTr	HgMs	ScHe	–	–	+	+	–
	Cardamine parviflora L	Pal	MsTr	HgMs	ScHe	–	–	+	+	–

Клімаморфа	Вид	Ценоморфа	Трофоморфа	Гігроморфа	Геліоморфа	Полігони				
						16	26	26	27	29
	Descurainia sophia L	St	MsTr	KsMs	He	–	–	+	–	–
	Diplotaxis muralis (L.) DC.	Ru	MsTr	Ks	ScHe	–	–	+	–	–
	Erigeron annuus (L.) Desf.	Ru	MsTr	MsKs	ScHe	–	–	–	+	–
	Erigeron canadensis L.	St	MgTr	MsKs	ScHe	–	–	+	–	–
	Erodium cicutarium (L.) L'Hér.	Ru	OgTr	MsKs	ScHe	+	–	–	–	–
	Galium aparine L.	Sil	MgTr	KsMs	ScHe	+	+	+	+	+
	Lactuca serriola L.	Ru	MsTr	KsMs	He	–	–	+	+	+
	Lapsana communis L.	Sil	MgTr	KsMs	Sc	–	–	–	–	+
	Polygonum aviculare L.	Pr	MsTr	MsKs	ScHe	–	–	–	–	+
	Raphanus raphanistrum L.	Ru	MsTr	KsMs	He	–	–	+	–	–
	Sonchus oleraceus L.	Ru	MsTr	Ms	He	–	–	–	+	–
	Stellaria media (L.) Vill	Pr	MgTr	Ms	ScHe	+	+	+	+	+
	Vicia tetrasperma (L.) Schreb.	Pr	MsTr	KsMs	ScHe	–	–	+	+	+
	Viola arvensis Murr.	Pr	MsTr	KsMs	ScHe	–	–	–	+	+
G	*Alopecurus pratensis* subsp. *arundinaceus* (Poir.) Husn.	Pr	MgTr	Ms	He	–	–	+	+	+
	Aristolochia clematitis L.	Sil	MsTr	MsKs	HeSc	–	+	+	+	+
	Calamagrostis epigeios (L.) Roth	Pr	OgTr	Ms	ScHe	–	–	+	–	+
	Convallaria majalis L.	Sil	MsTr	Ms	HeSc	+	+	–	+	+
	Convolvulus arvensis L.	Ru	MsTr	MsKs	ScHe	–	+	–	–	–
	Elymus repens (L.) Gould	St	MsTr	KsMs	ScHe	–	–	+	+	+
	Humulus lupulus L.	Sil	MsTr	HgMs	ScHe	+	+	–	–	–
	Iris pseudacorus L.	Pal	MsTr	Hg	He	–	–	–	+	–
	Lamium album L.	Sil	MsTr	Ms	ScHe	+	–	–	–	–
	Poa pratensis L.	Pr	MsTr	Ms	He	–	–	+	+	–
	Polygonatum odoratum (Mill.) Druce	Sil	OgTr	Ms	ScHe	–	+	–	–	–
	Sonchus arvensis L.	St	MgTr	KsMs	He	–	–	–	+	–

Таблиця Д2. Таксономічне та екологічне різноманіття ґрунтової макрофауни

Таксони	Екоморфи*								Чисельність у полігонах, екз./м²				
	Cen	Hyg	TCen	Aer	Top	Phor	Troph	Car	16	25	26	27	29
Annelidae													
Oligohaeta													
Haplotaxida													
Lumbricidae													
Aporrectodea caliginosa trapezoides (Duges, 1828)	Pr	Hg	MsTr	SAPhil	End	B4	SF	HCarPhil	131.05±8.35	8.84±1.73	9.45±1.73	74.51±7.05	61.41±4.02
Aporrectodea rosea (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	HAPhob	End	B4	SF	ACarPhil	0.46±0.34	7.47±1.52	64.46±4.25	21.03±3.06	0.30±0.21
Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)	Sil	Ms	MsTr	APhil	Ep	B4	SF	HCarPhil	19.50±1.73	–	1.07±0.45	2.90±0.60	4.11±0.69
Eiseniella tetraedra tetraedra (Savigny, 1826)	Pal	UHg	MgTr	HAPhob	Ep	B4	SF	CarPhil	–	0.15±0.15	–	–	–
Lumbricidae sp. sp.	Sil	Ms	MsTr	APhil	End	B4	SF	HCarPhil	–	–	1.37±0.44	–	21.79±1.32
Octodrilus transpadanus (Rosa, 1884)	Pr	Ms	MsTr	APhil	Anec	B4	SF	CarPhil	6.10±1.13	16.00±1.21	2.90±0.71	–	–
Tubificida													
Enchytraeidae													
Enchytraeus sp. 1	Pr	Hg	MgTr	SAPhil	End	A1	SF	ACarPhil	0.46±0.26	5.03±1.19	15.70±2.07	0.46±0.26	–
Arthropoda													
Arachnida													
Araneae													
Gnaphosidae													
Gnaphosidea sp. sp.	Sil	Ms	UMgTr	APhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	–	–	–	0.15±0.15	–
Lycosidae													
Hygrolycosa rubrofasciata (Ohl., 1865)	Pal	Ms	MsTr	APhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	0.15±0.15	–	–	–	–
Pardosa lugubris (Walckenaer 1802)	Sil	Ms	MgTr	SAPhil	Ep	A2	ZF	ACarPhil	0.15±0.15	0.76±0.33	7.47±0.87	–	–
Xerolycosa miniata (L.C. Koch, 1834)	Sil	Ms	MsTr	SAPhil	Ep	A3	ZF	ACarPhil	–	–	–	3.05±0.62	8.84±1.24
Thomisidae													

Таксони	Екоморфи*								Чисельність у полігонах, екз./м²				
	Cen	Hyg	TCen	Aer	Top	Phor	Troph	Car	16	25	26	27	29
Xysticus sp.	Sil	Ms	OlgTr	APhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	–	–	–	0.30±0.30	–
Chilopoda													
Geophilomorpha													
Geophilidae													
Geophilus proximus C.L.Koch 1847	Pr	Ms	MsTr	HAPhob	End	A2	ZF	HCarPhil	13.56±2.11	–	6.10±1.00	24.84±1.90	14.93±1.55
Pachymerium ferrugineum (C.L.Koch 1835)	Sil	Ms	MsTr	APhil	End	A2	ZF	ACarPhil	0.91±0.42	0.46±0.34	3.05±0.75	–	7.77±1.53
Lithobiomorpha													
Lithobiidae													
Lithobius (Lithobius) forficatus (Linnaeus 1758)	Sil	Hg	MsTr	HAPhob	Ep	A3	ZF	CarPhil	19.05±1.19	3.81±0.67	4.72±0.72	0.15±0.15	1.07±0.39
Lithobius (Lithobius) lucifugus L. Koch 1862	Pal	Hg	MsTr	APhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	13.87±0.69	–	6.55±0.80	1.52±0.46	2.13±0.53
Lithobius (Monotarsobius) aeruginosus L. Koch 1862	Pr	Hg	MgTr	APhil	Ep	A1	ZF	HCarPhil	1.22±0.47	–	–	–	–
Lithobius (Monotarsobius) curtipes C.L. Koch 1847	Sil	Ms	OlgTr	SAPhil	Ep	A1	ZF	ACarPhil	–	0.76±0.40	–	–	–
Diplopoda													
Julida													
Julidae													
Megaphyllum rossicum (Timotheew, 1897)	Sil	Ms	MgTr	SAPhil	Ep	A2	SF	ACarPhil	0.30±0.21	–	17.37±0.75	0.30±0.21	15.39±0.30
Megaphyllum sjaelandicum (Meinert, 1868)	Pr	Ks	MsTr	SAPhil	Ep	A3	SF	CarPhil	1.22±0.42	1.07±0.39	26.67±1.46	8.23±0.78	5.49±0.74
Polydesmida													
Paradoxosomatidae													
Polydesmus inconstans Latzel 1884	Sil	Ms	UMgTr	HAPhob	Ep	A1	SF	ACarPhil	–	–	6.40±0.88	2.59±0.58	–
Insecta													
Coleoptera													
Carabidae													
Amara (Amara) tibialis (Paykull 1798)	Pr	Ms	MsTr	SAPhob	Ep	A1	FF	CarPhil	–	–	–	1.22±0.42	–
Amara familiaris (Duftschmid, 1812)	Sil	Hg	MsTr	SAPhil	Ep	A1	FF	HCarPhob	–	–	–	–	29.71±2.53

Таксони	Екоморфи*								Чисельність у полігонах, екз./м²				
	Cen	Hyg	TCen	Aer	Top	Phor	Troph	Car	16	25	26	27	29
Amara similata (Gyllenhal, 1810)	Pr	Hg	MsTr	HAPhob	Ep	A1	FF	ACarPhil	–	–	–	–	2.90±0.68
Amara sp. (larv.)	St	Ks	UMgTr	APhil	Ep	A1	ZF	CarPhil	–	–	0.15±0.15	–	–
Calathus (Calathus) fuscipes (Goeze, 1777)	St	Ms	OlgTr	SAPhil	Ep	A2	ZF	HCarPhob	–	–	–	–	1.37±0.72
Calosoma (Calosoma) inquisitor (Linne 1758)	Sil	Hg	MsTr	SAPhil	Ep	A3	ZF	HCarPhob	–	–	–	–	0.46±0.26
Carabidae sp. 1 (larv.)	Pr	Ms	MgTr	APhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	–	–	–	0.61±0.30	–
Carabidae sp. 2 (larv.)	Sil	Ks	OlgTr	APhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	–	0.15±0.15	–	0.46±0.26	–
Carabus (Pachystus) hungaricus scythus Motschulsky, 1847	St	Ks	OlgTr	APhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	–	0.15±0.15	–	–	–
Harpalus (Harpalus) affinis (Schrank 1781)	Pr	Ms	UMgTr	APhil	Ep	A2	ZF	HCarPhil	–	–	–	0.30±0.21	–
Harpalus (Harpalus) amplicollis Ménétriés 1848	Pr	Ms	MsTr	APhil	Ep	A1	FF	CarPhil	–	–	–	0.15±0.15	–
Harpalus (Pseudoophonus) griseus Panzer, 1796	St	Ms	MgTr	SAPhil	Ep	A1	ZF	CarPhil	–	–	–	–	0.15±0.15
Pterostichus (Phonias) ovoideus (Sturm 1824)	Pr	Ms	MsTr	APhil	Ep	A3	ZF	HCarPhil	–	–	–	0.30±0.21	–
Pterostichus (Pseudomaseus) anthracinus (Illiger, 1798)	Sil	Hg	MsTr	APhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	3.35±0.83	–	–	–	–
Chrysomelidae													
Chrysolina (Fastuolina) fastuosa (Scopoli 1763)	Sil	Ks	MsTr	SAPhil	End	B7	FF	ACarPhil	–	0.15±0.15	0.15±0.15	0.61±0.30	1.52±0.51
Curculionidae													
Otiorhynchus (Cryphiphorus) ligustici (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	SAPhil	End	B7	FF	HCarPhil	0.61±0.30	0.91±0.42	1.83±0.50	0.15±0.15	9.14±0.92
Elateridae													
Adrastus limbatus (Fabricius 1776)	Sil	Ms	MsTr	SAPhil	End	B5	FF	ACarPhil	1.52±0.46	–	–	–	–
Agriotes (Agriotes) lineatus (Linnaeus 1767)	Pr	Hg	OlgTr	SAPhil	End	B5	FF	ACarPhil	–	–	0.30±0.21	0.15±0.15	1.37±0.44
Agrypnus murinus (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MgTr	SAPhil	End	B5	ZF	HCarPhil	1.52±0.46	–	–	0.15±0.15	0.30±0.21
Ampedus (Ampedus) balteatus (Linnaeus 1758)	Pr	Ks	MsTr	APhil	Ep	B5	ZF	CarPhil	–	1.83±0.50	–	–	–

Таксони	Екоморфи*								Чисельність у полігонах, екз./м²				
	Cen	Hyg	TCen	Aer	Top	Phor	Troph	Car	16	25	26	27	29
Athous (Athous) haemorrhoidalis (Fabricius 1801)	Pr	Ks	MsTr	APhil	End	B5	ZF	ACarPhil	7.62±1.21	5.18±1.05	0.61±0.30	2.44±0.56	11.58±1.33
Cardiophorus rufipes (Goeze, 1777)	Sil	Ms	OlgTr	SAPhil	End	A2	ZF	HCarPhob	0.46±0.26	0.76±0.33	0.30±0.21	0.46±0.26	7.47±0.78
Prosternon tessellatum (Linnaeus 1758)	Pr	Ks	MsTr	HAPhob	End	B5	ZF	ACarPhil	0.46±0.26	–	0.46±0.26	3.66±0.69	1.68±0.48
Silphidae													
Dendroxena quadrimaculata (Scopoli 1772)	Pr	Ms	MsTr	SAPhil	Ep	A3	SF	HCarPhil	5.03±0.95	–	–	–	0.15±0.15
Staphylinidae													
Drusilla canaliculata (Fabricius, 1787)	Pr	Hg	OlgTr	APhil	End	A2	ZF	HCarPhil	–	–	–	–	0.46±0.26
Othius angustus angustus Stephens 1833	Sil	Ks	MsTr	SAPhil	End	A1	ZF	HCarPhil	3.05±0.75	–	–	–	–
Othius punctulatus (Goeze 1777)	Sil	Ks	MsTr	APhil	End	A2	ZF	HCarPhil	–	–	–	–	0.30±0.21
Platydracus (Platydracus) fulvipes (Scopoli 1763)	Pr	Hg	MsTr	SAPhil	Ep	A2	ZF	ACarPhil	0.15±0.15	–	1.22±0.42	0.15±0.15	2.74±0.73
Staphylininae sp. sp.	Pr	Hg	MgTr	SAPhil	Ep	A1	ZF	CarPhil	–	–	–	0.61±0.30	–
Tenebrionidae													
Cylindronotus (Nalassus) brevicollis Kuster, 1850	Sil	Ms	MsTr	APhil	End	B6	FF	ACarPhil	–	–	–	–	0.15±0.15
Helops coeruleus (Linnaeus 1758)	Sil	Ks	MgTr	APhil	End	B6	FF	CarPhil	0.46±0.26	–	–	–	0.30±0.21
Isomira murina (Linnaeus 1758)	Sil	Ks	OlgTr	APhil	End	B5	FF	HCarPhob	0.61±0.37	17.83±2.20	0.15±0.15	0.46±0.26	17.68±1.60
Opatrum sabulosum (Linnaeus 1761)	St	Ms	MgTr	SAPhil	End	B6	FF	CarPhil	–	–	–	–	0.15±0.15
Melolonthidae													
Amphimallon solstitiale (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	OlgTr	SAPhil	End	B7	FF	HCarPhob	–	0.46±0.26	0.15±0.15	–	6.55±0.96
Melolontha melolontha (Linnaeus 1758)	Pr	Hg	OlgTr	SAPhil	End	B7	FF	ACarPhil	20.88±1.15	7.62±1.04	2.90±0.60	16.46±1.16	32.46±1.25
Polyphylla (Polyphylla) fullo (Linnaeus 1758)	Pr	Ks	OlgTr	SAPhil	End	B7	FF	HCarPhob	1.52±0.46	0.46±0.26	0.61±0.30	–	4.72±0.84
Serica brunnea (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	OlgTr	APhil	End	B7	FF	ACarPhil	0.61±0.30	26.21±1.21	1.22±0.47	0.46±0.26	17.37±1.09
Dermaptera													
Forficulidae													
Forficula auricularia Linnaeus 1758	Pr	Hg	MsTr	HAPhob	Ep	A3	SF	ACarPhil	0.30±0.21	0.15±0.15	0.30±0.21	–	5.03±0.90
Diptera													

Таксони	Екоморфи*								Чисельність у полігонах, екз./м²				
	Cen	Hyg	TCen	Aer	Top	Phor	Troph	Car	16	25	26	27	29
Therevidae													
Thereva nobilitata (Fabricius 1775)	Sil	Ms	MgTr	SAPhil	Ep	A2	ZF	ACarPhil	–	2.90±0.64	6.25±0.77	1.07±0.39	1.37±0.44
Asilidae													
Asilidae sp.1	Sil	Ks	OlgTr	SAPhil	End	B5	ZF	HCarPhil	–	0.30±0.21	1.22±0.42	–	0.46±0.26
Limoniidae													
Rhipidia (Rhipidia) uniseriata Schiner, 1864	Sil	Ks	OlgTr	APhil	End	B4	SF	HCarPhil	–	3.66±1.00	–	–	–
Rhagionidae													
Rhagio scolopaceus (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MgTr	SAPhil	End	A1	ZF	ACarPhil	–	–	4.42±0.73	–	1.83±0.50
Stratiomyidae													
Chloromyia formosa (Scopoli, 1763)	Sil	Hg	MgTr	APhil	Ep	A2	SF	ACarPhil	1.37±0.49	–	–	–	–
Tabanidae													
Tabanus bromius Linnaeus 1758	Pr	Ms	MsTr	APhil	End	B5	ZF	HCarPhil	3.20±0.73	5.18±0.82	2.13±0.53	0.30±0.21	1.83±0.50
Tipulidae													
Tipula (Lunatipula) lunata Linnaeus 1758	Pal	Ms	MgTr	SAPhob	Ep	B4	SF	HCarPhil	14.32±1.35	11.12±0.92	–	16.15±1.83	1.37±0.49
Empididae													
Empis (Kritempis) livida Linnaeus 1758	Pr	Hg	MsTr	SAPhil	End	B5	ZF	CarPhil	–	–	–	–	0.15±0.15
Lepidoptera													
Noctuidae													
Agrotis segetum (Denis & Schiffermüller, 1775)	Sil	Ms	UMgTr	SAPhil	End	B4	FF	ACarPhil	12.65±2.16	4.57±1.05	40.53±3.64	10.82±1.34	6.25±1.14
Malacostraca													
Isopoda													
Trachelipodidae													
Trachelipus rathkii (Brandt 1833)	Pal	Hg	MsTr	HAPhob	Ep	A3	SF	ACarPhil	16.76±0.70	1.83±0.50	5.33±0.74	9.90±0.76	17.37±0.44
Mollusca													
Gastropoda													
Pulmonata													

Таксони	Екоморфи*								Чисельність у полігонах, екз./м²				
	Cen	Hyg	TCen	Aer	Top	Phor	Troph	Car	16	25	26	27	29
Cochlicopidae													
Cochlicopa lubrica (O.F. Muller 1774)	Pr	Ms	MgTr	SAPhil	End	A1	SF	HCarPhil	0.15±0.15	0.15±0.15	0.30±0.21	0.91±0.36	0.30±0.21
Gastrodontidae													
Zonitoides (Zonitoides) nitidus (O.F. Muller 1774)	Pal	Hg	MgTr	SAPhil	Ep	A2	SF	CarPhil	–	–	0.30±0.30	–	–
Helicidae													
Cepaea (Austrotachea) vindobonensis (C. Pfeiffer 1828)	Sil	Ms	MsTr	SAPhil	Ep	A3	FF	HCarPhob	–	–	0.15±0.15	–	1.98±0.52
Succineidae													
Succinella oblonga (Draparnaud 1801)	Pal	Hg	MgTr	SAPhil	Ep	A3	FF	ACarPhil	–	–	0.15±0.15	–	–
Valloniidae													
Vallonia pulchella (O.F. Muller 1774)	Pr	Hg	MgTr	SAPhil	Ep	A1	FF	CarPhil	–	–	–	–	0.15±0.15
Vitrinidae													
Vitrina pellucida (O.F. Muller 1774)	Pal	Hg	MsTr	HAPhob	Ep	A2	SF	ACarPhil	–	–	–	0.30±0.21	–
Чисельність угруповання									304.6±31.6	135.9±21.1	244.4±28.6	208.3±27.2	332.0±34.9

Умовні позначки: * – ценоморфи: St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сильванти; трофоморфи: SF – сапрофаги, FF – фітофаги, ZF – зоофаги; топоморфи: End – ендогейні, Ep – епігейні, Anec – норники; гігроморфи: Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи: OlgTr – оліготорофоценоморфи, MsTr – мезотрофоценоморфи, MgTr – мегатрофоценоморфи, UMgTr – ульрамегатрофоценоморфи; фороморфи: A – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші розмірів тріщинуватості ґрунту, 2 – розміри тіла порівнянні із тріщинуватістю, 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці 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; аероморфи: APhil – аерофіли, SAPhil – субаерофіли, HAPhob – геміаерофоби, SAPhob – субаерофоби, APhob – аерофоби; карбонатоморфи: CarPhob – карбонатофоби, ACarPhil – акарбонатофіли, HCarPhil – гемікарбонатофіли, CarPhil – карбонатофіли, HpCarPhil – гіперкарбонатофіли