

УДК 631.4:634.9

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ВАРЬИРОВАНИЕ ЭКОМОРФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ УРБАЗЕМА

Кунах О.Н.¹, Жуков А.В.², Балюк Ю.А.¹

¹*Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, Украина*

²*Днепропетровский государственный аграрный университет, Днепропетровск, Украина
E-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru*

В работе приведены результаты изучения пространственного варьирования экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема методами OMI- и RQL-анализа. Показано, что биогеоценотическая обстановка в месте расположения экспериментального полигона является типично лесными и занимают промежуточное положение между мезотрофными и мегатрофными условиями и мезофильный облик, что способствует высокому уровню обилия почвенной мезофауны (222,92 экз./м²). В экологической структуре животного населения почвы преобладают протанты, гигрофилы, мезотрофоценоморфы, эндогейные топоморфы, сапрофаги. Такие эдафические характеристики, как твердость почвы, электропроводность, мощность подстилки а также высота травостоя играют важную роль в структурировании экологической ниши сообщества мезопедобионтов. Первые две оси OMI-анализа описывают 75,62 % инерции, что вполне достаточно, для того, чтобы описание дифференциации экологических ниш мезофауны на изучаемом полигоне проводить в пространстве первых двух осей. Для среднего значения маргинальности сообщества (OMI = 4,54) уровень значимости составляет $p = 0,05$, что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны. В результате RLQ-анализа и последующей кластерной процедуры выявлены три ключевых функциональных группы мезопедобионтов и найдена роль эдафических факторов в их пространственном варьировании.

Ключевые слова: почвенная мезофауна, экологическая ниша, пространственная экология, экоморфы.

ВВЕДЕНИЕ

Оценка свойств местообитаний является необходимым условием для прогноза воздействия пертурбаций на сообщества живых организмов и для идентификации свойств окружающей среды, которые важны для охраны разнообразия и поддержания функций экосистем [1]. Различия композиции видов в сообществе и варибельность реакции на условия окружающей среды являются ключевым препятствием для разработки модели местообитаний, которая могла бы быть применена к различным видам в различных экосистемах [2]. Функциональная классификация животных, в которой виды, характеризующиеся общностью экологических особенностей, объединяются вместе, представляет альтернативу индивидуальным моделям вид-окружающая среда и может обойти указанное препятствие [1, 3]. Группы видов, имеющие общие экологические свойства формируют операционные единицы, которые реагируют на факторы окружающей среды более предсказуемо, чем отдельные виды, значительно увеличивая предсказательные способности модели местообитаний в сравнении с моделями, созданными для высоких уровней

таксономического разрешения, таких как вид [4]. Объединение видов в соответствии с их экологическими особенностями является также способом идентификации функциональных групп видов для оценки ключевых функций экосистемы, что является важнейшим шагом для выяснения функционального разнообразия внутри и между экосистем [1, 5]. Гипотеза фильтрации местообитаний предполагает, что виды, имеющие подобные экологические потребности, формируют функциональные группы, которые занимают подобные местообитания [6, 7]. Объединение видов по таким признакам, как морфология или поведение, является одним из способов упростить изучение разнообразных в видовом отношении сообществ [8].

Взаимоотношения между видовыми особенностями и свойствами окружающей среды обычно оцениваются непрямо с помощью двухшагового анализа. Во-первых, обилие видов связывается с условиями окружающей среды, а реакция видов на изменчивость свойств среды соотносится затем с биологическими или физиологическими особенностями видов [9, 10]. Анализ RQL позволяет соотнести экологические особенности видов с условиями окружающей среды [11]. Этот анализ исследует совместную структуру между трех таблиц данных: *R*-таблица (содержит переменные окружающей среды), *Q*-таблица (содержит видовые особенности) и *L*-таблица (обилие видов) [11, 12]. *L*-таблица выполняет функцию связи между таблицами *R* и *Q* и измеряет интенсивность связи между ними. Перед собственно анализом, проводятся три отдельных анализа. Анализ соответствий применяется для *L*-таблицы, в результате чего получают оптимальную корреляционную структуру между сайтами и весами численности видов. Ординация таблиц *R* и *Q* выполняется с помощью анализа главных компонент. Таким образом, RQL выполняет анализ коинерции кросс-матриц *R*, *Q* и *L*. Этот анализ максимизирует ковариацию между весами изучаемых сайтов с учетом свойств окружающей среды, выраженных таблицей *R*, и весами видов с учетом их экологических свойств, выраженных таблицей *Q* [13]. В результате может быть получена лучшая совместная комбинация ординации сайтов по их характеристикам окружающей среды, ординации видов по их свойствам и одновременно ординация видов и сайтов [9]. RQL-анализ объединяет три отдельных ординационных решения с максимизацией ковариации между особенностями видов и свойствами окружающей среды посредством анализа коинерции [14]. Далее, иерархический кластерный анализ весов видов по двум осям RQL по методу Варда дает функциональные группы [13]. Оптимальное число групп можно получить с помощью критерия Калинского [15]. Кластеры показывают распределение видов в пространстве особенности видов – экологическое пространство [13, 16].

Среди техник многомерной обработки экологических данных анализ соответствий (Correspondence Analysis – CA) [17], который также известен как реципрокное усреднение (Reciprocal Averaging – RA) [18], является методом ординации сообществ для исследования разделения ниш видов или экологической амплитуды видов [16, 19]. Развитие этого анализа привело к созданию канонического анализа соответствий (Canonical Correspondence Analysis – CCA) [20], который предназначен для изучения дифференциации ниш видов вдоль градиентов окружающей среды. Канонический анализ соответствий в наибольшей степени подходит для тех случаев, когда реакция видов на факторы окружающей среды имеет характер унимодальной кривой [21].

Анализ избыточности (Redundancy analysis – RDA) предполагает линейный ответ видов на действие факторов окружающей среды [16]. Анализ с помощью индекса средней удаленности (Outlying Mean Index – OMI) [16] позволяет обрабатывать данные, которые отражают как линейный, так и унимодальный ответ видов на окружающую среду. В концепции OMI-анализа экологическая ниша вида может быть представлена как композиция маргинальности, толерантности и остаточной толерантности. Маргинальность является мерой отличия условий обитания вида от типичных условий для данной территории и указывает, таким образом, на специализацию вида. Толерантность указывает вариабельность ниши вида вдоль оси, соединяющей центр масс экологических условий территории и центр масс участков территории, где встречен данный вид. Этот показатель указывает на ширину экологической ниши. Вариабельность ниши в плоскости, ортогональной направлению, связывающей центры масс территории и вида, является остаточной толерантностью [16].

Целью работы является изучить пространственную организацию функционального разнообразия почвенной мезофауны модельного полигона в пределах урбанизированной территории (парк им. Ю. Гагарина, г. Днепропетровск).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 2 июня 2011 г. в ботаническом саду ДНУ имени Олеса Гончара (ранее – территория парка им. Ю. Гагарина, г. Днепропетровск). Исследуемый полигон № 2 находится на расстоянии 220 м от корпуса № 1 ДНУ в юго-восточном направлении и на расстоянии 5 м от проспекта Ю. Гагарина. Полигон расположен вдоль проспекта. С одной стороны примыкает к ограде парка, с другой – ограничен асфальтной пешеходной дорожкой. Полигон состоит из 15 трансект направленных в перпендикулярном направлении от проспекта. Каждая трансекта составлена из 7 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 2 м. Левая нижняя точка принята как имеющая координаты (0; 0).

Участок представляет собой искусственное лесопарковое насаждение. Древостой представлен кленом остролистным (*Acer platanoides* L.), ясенем высоким (*Fraxinus excelsior* L.), конским каштаном (*Aesculus hippocastanum* L.), грушей обыкновенной (*Pyrus communis* L.). В травостое обильный подмареник цепкий (*Galium aparine* L.), встречается лопух малый (*Arctium minus* (Hill) Bernh.), фиалка удивительная (*Viola mirabilis* L.) и гравилат городской (*Geum urbanum* L.). Растительность в целом имеет лесной облик (84,62 % видов относятся к сивльвантам), присутствуют также степанты (7,69 %) и рудеранты (7,69 %). Фитоиндикационное оценивание позволяет трофотоп изучаемого полигона оценить как занимающий промежуточное положение между мезотрофным и мегатрофным уровнем, так 46,15 % видов растений относятся к мезотрофам, а остальные – к мегатрофам. Гигротоп в целом имеет мезофильный характер (53,85 % видов – мезофилы) с тенденцией к ксеромезофильным условиям (30,77 % – ксеромезофилы, прочие – мезоксерофилы).

В каждой точке были сделаны почвенно-зоологические пробы для сбора почвенной мезофауны (результаты представлены как L-таблица), проведено измерение температуры, электропроводности и твердости почвы, мощности подстилки и высоты травостоя (R-таблица). Почвенно-зоологические пробы имели размер 25×25 см.

Измерение твердости почв производились в полевых условиях с помощью ручного пенетromетра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет $\pm 8\%$. Измерения производились конусом с размером поперечного сечения 2 см^2 . В пределах каждой точки измерения твердости почвы производились в однократной повторности. Для проведения измерения электропроводности почвы *in situ* использовался сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Этот сенсор работает совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, т.е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями – г/л. Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как $1\text{ дС/м} = 155\text{ мг/л}$ [22]. Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 часов цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», <http://bit.steklopribor.com>, точность – $0,1^\circ\text{C}$) на глубине 5–7 см. Мощность подстилки измерялась линейкой, высота травостоя – мерной рулеткой. Измерения электропроводности, температуры, высоты травостоя и мощности подстилки сделаны в трехкратной повторности в каждой пробной точке.

Характеристика экоморф растений приведено по А.Л. Бельгарду [23] и В.В. Тарасову [24], Q-таблица представлена экоморфами почвенных животных [25].

Анализ RQL выполнен с помощью пакета ade4 для оболочки R [26]. Значимость RQL оценена с помощью процедуры `randtest.r1q`.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика таксономического и экологического разнообразия сообщества мезопедобионтов изучаемого полигона представлено в табл. 1.

Общее обилие почвенной мезофауны изученного полигона составляет $222,92\text{ экз./м}^2$. Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены 5 видами. Доминантом является пашенный червь *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1828). Его численность составляет $124,95\text{ экз./м}^2$. Наряду с указанным видом к экологической группе эндогеяных червей относятся *Aporrectodea rosea rosea* (Savigny, 1826) и *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885). Экологическое разнообразие дождевых червей дополняет эпигейный *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 и норный дождевой червь *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884). Диапазон гигроморф дождевых червей находится в пределах от ультрагигрофилов до мезофилов. Ценоморфический спектр также весьма широк – среди дождевых червей представлены пратанты, степанты паллюданты и сильванты. Таким образом, комплекс дождевых червей изучаемого полигона обилен и разнообразен как в таксономическом, так и экологическом аспектах.

Помимо дождевых червей к трофической группе сапрофагов принадлежит мокрица *Trachelipus rathkii* (Brandt 1833), численность которой составляет $3,35\text{ экз./м}^2$. Мокрицы наряду с имеющими раковину моллюском *Chondrula tridens* (Mull.) и дождевым червем *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885) формируют комплекс кальцефилов.

Хищные губоногие многоножки представлены эндогеяной землянкой *Geophilus proximus* C.L.Koch 1847 ($13,10\text{ экз./м}^2$). Следует отметить отсутствие в комплексе

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ВАРИИРОВАНИЕ ЭКОМОРФИЧЕСКОЙ...

обычных для лесных сообществ подстилочных косянок. Хищники также представлены личинками жуков-щелкунов *Athous (Athous) haemorrhoidalis* (Fabricius 1801), имаго жужелиц, коротконадкрылых жуков и пауками.

Таблица 1
Видовой состав и обилие почвенной мезофауны участка № 2

Класс	Семейство	Вид	Цено-морфа	Гигро-морфа	Ценно-трофо-морфа	Топоморфа	Трофи-ческая группа	Плот-ность, экз./м ²
<i>Tun Annelidae</i>								
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Hg	MsTr	Эндогейные	Сапрофаг	124,95
		<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	Эндогейные	Сапрофаг	13,26
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Pal	UHg	MsTr	Эпигейные	Сапрофаг	29,87
		<i>Octodrilus transpadanus</i> (Rosa, 1884)	St	Hg	MgTr	Норник	Сапрофаг	15,39
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	Эндогейные	Сапрофаг	3,96
<i>Tun Arthropoda</i>								
Arachnida	Aranei	<i>Aranea sp. sp.</i>	St	Ks	MsTr	Эпигейные	Зоофаг	0,30
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	St	Ms	MsTr	Норник	Зоофаг	13,10
Diplopoda	Polydesmidae	<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	Sil	Hg	MgTr	Эпигейные	Сапрофаг	6,10
Insecta	Carabidae	<i>Badister (Badister) bullatus</i> (Schränk 1798)	Sil	Ks	UMgTr	Эпигейные	Зоофаг	0,91
	Elateridae	<i>Athous (Athous) haemorrhoidalis</i> (Fabricius 1801)	Pr	Ms	MsTr	Эндогейные	Зоофаг	0,76
	Scarabaeidae	<i>Amphimallon assimile</i> (Herbst 1790)	Sil	Ms	MgTr	Эндогейные	Фитофаг	0,30
	Staphylinidae	<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelms 1798	Sil	Hg	MsTr	Эпигейные	Зоофаг	1,68
	Stratiomyidae	<i>Stratiomyidae sp. sp.</i>	Pr	Ms	OTr	Эпигейные	Зоофаг	0,30
	Noctuidae	<i>Lepidoptera sp. sp.</i>	St	Ms	MsTr	Эндогейные	Фитофаг	5,03
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MgTr	Эпигейные	Сапрофаг	3,35
<i>Tun Mollusca</i>								
Gastropoda	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O.F. Muller 1774)	St	Ms	MgTr	Эпигейные	Фитофаг	3,66

Примечание: St – степанты; Pr – пратанты; Pal – паллюданты; Sil – сильванты; Ks – ксерофилы, Ms – мезофиллы, Hg – гигрофилы, UHg – ультрагигрофилы; MsTr – мезотрофоценоморфы; MgTr – мегатрофоценоморфы; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы.

Доминирующей группой среди фитофагов являются почвообитающие личинки подгрызающих совок (*Lepidoptera*) (5,03 экз./м²). Также эта трофическая группа представлена личинками пластинчатоусых жуков (*Amphimallon assimile* (Herbst 1790) и моллюсками.

Основу ценоморфической структуры мезофауны составляют пратанты (58 % по обилию), несколько ниже в сообществе степантов (23 %) и паллюдантов (13 %) и существенно меньше – сильвантов (6 %) (рис. 1). Такой результат находится в противоречии с экологической структурой растительности, для которой характерно очевидное преобладание сильвантов.

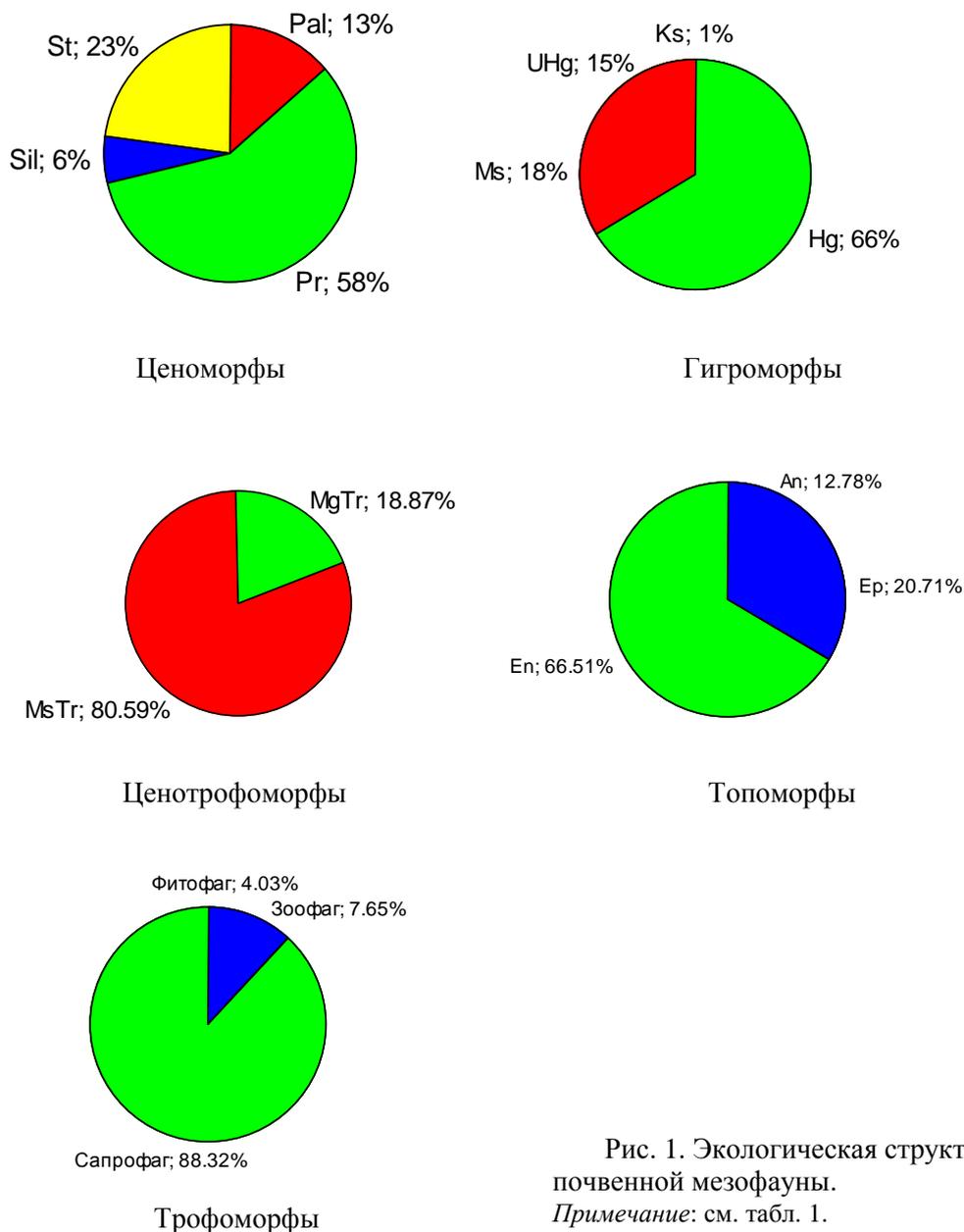


Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны.
Примечание: см. табл. 1.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ВАРИИРОВАНИЕ ЭКОМОРФИЧЕСКОЙ...

Среди гигроморф преобладают гигрофилы (66 %), несколько меньше мезофиллов (18 %) и ультрагигрофилов (15 %). Очень низкая доля в сообществе ксерофилов (1 %). В случае гигропреферендума мы также наблюдаем несоответствие экологической структуры растительности и животного населения. Растительность имеет ксеромезофильный облик, а животное население – мезогигрофильный.

Доминирование мезотрофоценоморф (80,59 %) и высокий уровень мегатрофоценоморф (18,87 %) подтверждает мегаэкологический характер местообитания, установленный по фитоиндикационным оценкам.

В структуре топоморф очевидным является преобладание собственно почвенных обитателей (66,51 %) над подстилочными (20,71 %). Следует отметить топоморфу норников. Несмотря на относительно не большую долю в структуре по численности (12,78 %) эти животные играют важную роль в функционировании сообщества и его средообразующей активности, так как норники отличаются крупными размерами и биомассой.

В трофической структуре безусловными доминантами являются сапрофаги (88,32 %). Доля зоофагов составляет 7,65 %, а фитофагов – 4,03 %.

Эдафические характеристики могут рассматриваться как детерминанты экологического пространства сообщества мезопедобионтов (табл. 2).

Таблица 2

Детерминанты экологического пространства почвенной мезофауны

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %	RLQ ось 1	RLQ ось 2
		– 95 %	95%			
<i>Твердость почвы на глубине, МПа</i>						
0–5 см	2,67	2,43	2,90	45,89	0,00	0,11
5–10 см	2,67	2,41	2,92	49,42	–0,07	0,17
10–15 см	2,88	2,56	3,20	57,91	–0,04	0,23
15–20 см	3,17	2,76	3,58	66,35	–0,27	0,07
20–25 см	3,55	3,07	4,02	68,75	–0,23	–0,02
25–30 см	4,54	3,90	5,19	73,55	–0,16	–0,09
30–35 см	5,35	4,67	6,03	65,35	–0,18	–0,10
35–40 см	5,91	5,22	6,61	60,89	–0,22	–0,05
40–45 см	6,27	5,58	6,95	56,31	–0,22	–0,06
45–50 см	6,22	5,55	6,90	56,27	–0,17	–0,09
<i>Физические свойства</i>						
Электропроводность, дСм/см	1,25	1,07	1,44	74,58	0,13	–0,15
Температура слоя почвы 5–7 см, °С, 30.08.2011	18,57	18,44	18,71	3,73	–0,07	0,01
– 15.09.2011	17,75	17,66	17,84	2,51	–0,19	0,04
– 25.10.2011	8,13	8,04	8,22	5,72	0,15	–0,14
– 31.08.2013	18,90	18,84	18,96	1,58	–0,09	–0,16
<i>Высота травостоя и мощность подстилки</i>						
Мощность подстилки, см	1,61	1,41	1,82	64,39	–0,15	0,07
Высота травостоя, см	32,52	30,33	34,72	34,89	–0,18	–0,05

Для твердости почвы в изучаемом участке характерно сигмообразное увеличение значений от верхнего почвенного слоя до слоя 40–45 см, после чего этот показатель выходит на плато. В верхнем почвенном горизонте твердость составляет 2,67 МПа. Максимальное значение твердости почвы составляет 6,27 МПа. Если принять в качестве граничного значения твердости почвы для роста корней растений 3 МПа [27], то предельная глубина будет находиться на уровне 15–20 см. Такой результат свидетельствует о значительном влиянии вариации твердости почвы на возможность роста корневых растений в пределах изучаемого участка и прокладывания ходов почвенных животных в почве. Коэффициент вариации твердости наименьший в слое почвы 0–5 см и составляет 48,89 %. В слое почвы 25–30 см наблюдается локальный максимум вариации твердости (73,55 %). Этот максимум находится в непосредственной близости к слою почвы, где возможно ограничение роста корней растений.

Электропроводность почвы в среднем составляет 1,25 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 74,58 %. Основным модулятором электропроводности можно признать влажность почвы и её засоление. Непосредственная близость к автомобильной дороге, которая в зимний период активно посыпается песочно-солевой смесью, приводит к значительной вероятности антропогенного засоления почвы на данном участке.

При измерении температуры мы в большей степени преследовали цель изучить пространственный аспект этого важного экологического показателя. Интересно отметить, что измерение температуры в одно время с интервалом 2 года дает практически одинаковые результаты. Температура почвы 30 августа 2011 в данном полигоне была 18,57°, а 31 августа 2013 – 18,90°. Коэффициент вариации температуры в различные периоды измерений находится в диапазоне 1,58–5,72 %.

Мощность подстилки в среднем составляет 1,61 см и варьирует в достаточно широких пределах (коэффициент вариации 64,39 %). Несколько ниже коэффициент вариации для высоты травостоя (34,89 %) при среднем уровне этого показателя 32,52 см.

Совместное измерение эдафических характеристик и особенностей структуры животного населения позволили оценить свойства экологической ниши почвенной мезофауны (табл. 3).

Общая инерция, которая может быть вычислена в результате ОМІ-анализа, пропорциональна средней маргинальности видов сообщества и представляет собой количественную оценку влияния факторов окружающей среды на сепарацию видов. В результате проведенного анализа установлено, что общая инерция составляет 0,48. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 58,99 %, а вторая – 16,63 % инерции. Таким образом, первые две оси описывают 75,62 % инерции, что вполне достаточно, для того, чтобы описание дифференциации экологических ниш мезофауны на изучаемом полигоне проводить в пространстве первых двух осей. Для среднего значения маргинальности сообщества (ОМІ = 4,54) уровень значимости составляет $p = 0,05$, что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны.

Маргинальность, которая статистически достоверно отличается от случайной альтернативы, характерна для 9 видов из 16, для которых проведен ОМІ-анализ (табл. 3).

Таблица 3

Анализ маргинальности видов сообщества мезофауны

Виды	Сокращение	Инерция	ОМІ	Tol	Rtol	omi	tol	rtol	p-уровень
<i>A. assimilis</i> (larv.)	A_assimilis_larv	19,69	4,81	3,82	11,06	24,40	19,40	56,20	0,11
<i>A. c. trapezoides</i>	A_trapezoides	16,66	0,32	4,27	12,07	1,90	25,60	72,50	0,01
<i>A. r. rosea</i>	A_rosea	19,63	1,27	4,68	13,68	6,50	23,90	69,70	0,03
<i>Aranea</i>	Aranea	15,05	4,15	1,80	9,10	27,60	11,90	60,50	0,03
<i>A. haemorrhoidalis</i>	A_haemorrhoidalis	26,24	5,84	2,38	18,02	22,30	9,10	68,70	0,08
<i>B. bullatus</i>	B_bipustulatus	18,65	0,79	1,28	16,58	4,20	6,90	88,90	0,71
<i>Ch. tridens</i>	Ch_tridens	16,44	0,93	1,23	14,29	5,70	7,50	86,90	0,25
<i>G. proximus</i>	G_proximus	16,10	0,51	3,87	11,72	3,10	24,00	72,80	0,22
<i>Lepidoptera sp. sp</i> (larv.)	Lepidoptera	20,77	1,07	1,00	18,70	5,20	4,80	90,00	0,33
<i>L. rubellus</i>	L_rubellus	17,23	0,83	4,44	11,95	4,80	25,80	69,40	0,01
<i>O. transpadanus</i>	O_transpadanus	16,91	2,09	3,44	11,38	12,40	20,30	67,30	0,01
<i>O. lacteum</i>	O_lacteum	17,59	5,55	1,66	10,38	31,50	9,40	59,00	0,01
<i>Sch. dmitriewi</i>	Sch_dmitriewi	13,08	2,36	3,51	7,21	18,10	26,80	55,10	0,01
<i>St. caesareus</i>	Staphylinus	13,08	2,36	3,51	7,21	18,10	26,80	55,10	0,01
<i>Stratiomyidae sp. sp.</i>	Stratiomyidae	20,32	2,27	2,95	15,10	11,20	14,50	74,30	0,18
<i>T. rathkii</i>	T_rathkii	14,84	4,68	2,98	7,17	31,60	20,10	48,30	0,01
ОМІ		–	4,68	–	–	–	–	–	0,01

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

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

Толерантность является характеристикой экологической ниши, обратной специализации. В целом, толерантность видов почвенных животных достаточно высока. Низкой толерантностью и высокой специализацией выделяются такие виды, как *Aranea* и *O. lacteum*.

Конфигурация экологических ниш представлена на рисунке 2.

Площадь эллипсоидов, представленных на рисунке, пропорциональна инерции (табл. 3). Удаление центра экологической ниши животного (центр масс, взвешенный по числу встреч животного) от начала координат (центр масс признаков пространства), пропорционально индексу маргинальности ОМІ.

Анализ конфигурации экологических ниш почвенных животных свидетельствует о том, что многочисленные представители мезопедобионтов равномерно осваивают экологическое пространство участка. Это проявляется в относительно низкой маргинальности и форме экологической ниши, близкой к

сферической. Для некоторых видов экологическое пространство полигона не является однородным, что выражается в маргинальности (достоверное и значительное отличие оптимальных условий вида от средних значений признаков по полигону) и специализации (приобретение экологической нишей эллиптической, т.е. вытянутой, формы). Ведущими структурирующими факторами являются твердость на средней и большой глубине (20–50 см) и связанная с твердостью отрицательная корреляция электропроводность почвы. Относительно независимой тенденцией является изменчивость твердости почвы на малой глубине – 0–20 см.

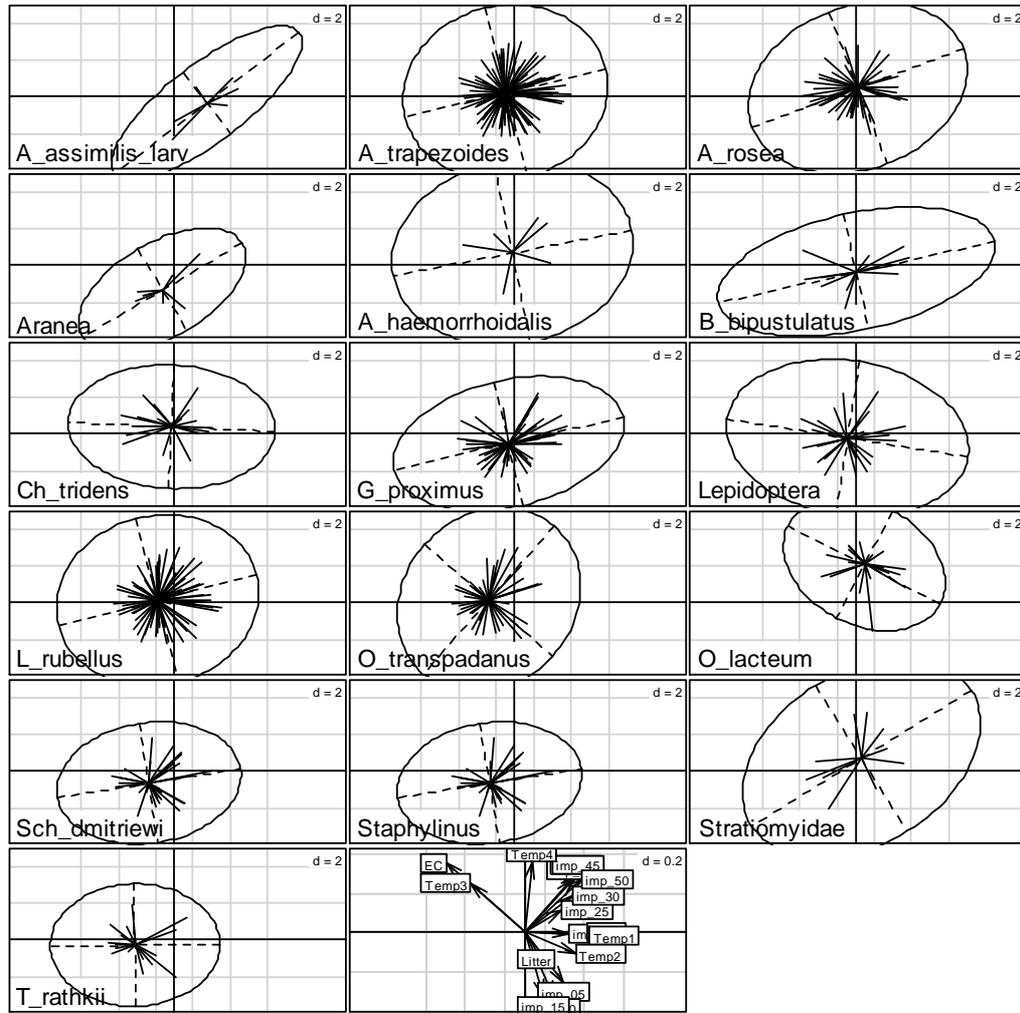


Рис. 2. Экологические ниши видов почвенной мезофауны.

Примечание: Координатные оси заданы компонентами маргинальности; начало координат – нулевая маргинальность. Эллипс обозначает инерцию экологической ниши. Лучи связывают центр экологической ниши с сайтами встречи вида в пространстве маргинальности сообщества. В правом нижнем углу – нормированные веса экологических переменных; сокращение названия видов – см. табл. 3.

Результаты анализа RLQ представлены в таблице 2 и на рис. 3. Установлено, что 80,08 % общей вариации (общей инерции) описывают первых две оси RLQ (61,25 и 18,08 % соответственно). Процедура *randtest* подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на *p*-уровне 0,01.

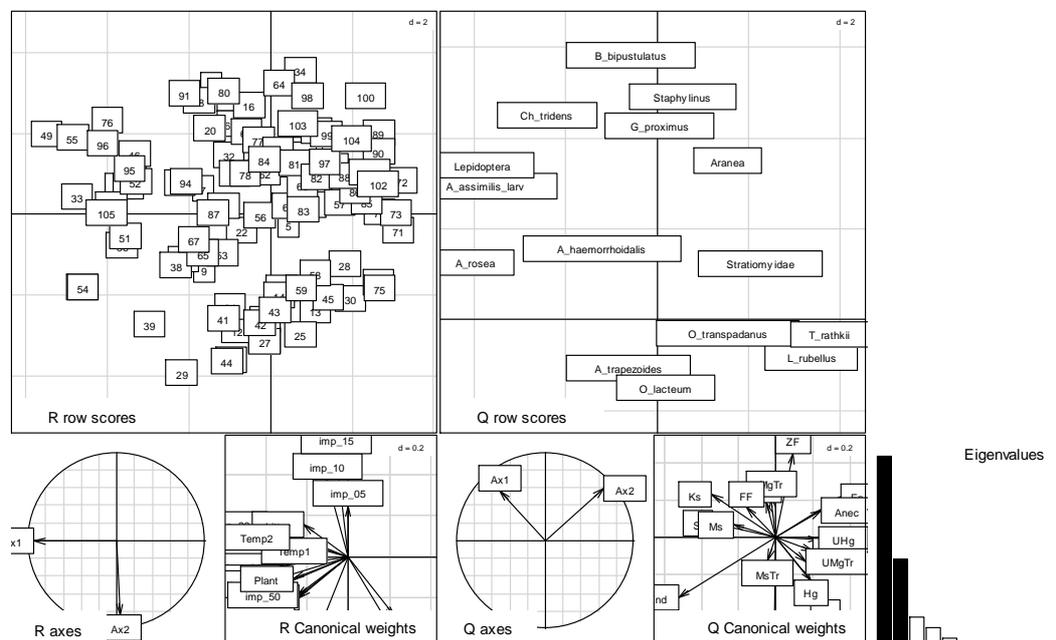


Рис. 3. Результаты анализа RLQ

Ось 1 характеризуется сильной корреляцией с твердостью почвы, которая достигает максимального по модулю значения на глубине 15–20 см, после чего корреляция уменьшается (табл. 1). Также ось 1 положительно коррелирует с электропроводностью и негативно – с высотой травостоя и мощностью подстилки. В различные периоды измерения температуры почвы характер связи с осью 1 был разным.

Ось 2 позитивно коррелирует с твердостью почвы в верхних почвенных слоях и негативно – в нижних. Максимального значения корреляция достигает на глубине 10–15 см, а минимального – на глубине 25–30 и 45–50 см. Следует отметить, что экстремальные значения твердости (значения, где наблюдаются минимальные или максимальные значения) соответствуют уровням твердости, критическим для растений (около 3 МПа), и вероятно, и для животных. Также ось 2 негативно коррелирует с электропроводностью. Высота растительности и мощность подстилки не играют важной роли в вариабельности оси 2.

Позитивные веса оси 1 маркируют эпигейные влаголюбивые виды *Trachelipus rathkii*, *Lumbricus rub* и *Stratiomyidae* sp. sp.. Противоположным трендом изменчивости обилия эпигейных форм (негативные веса оси 2) является обилие эндогейных форм, которые являются мезофиллами (*Aporrectodea rosea*, и

Lepidoptera sp. sp.др.). Очевидно, что ось 1 отображает градиент влажности в пределах полигона. Низкая влажность сопровождается высокой твердостью почвы. В таких условиях именно собственно почвенные формы в наибольшей степени защищены от риска высыхания, а с другой стороны, обладают морфо-экологическими особенностями, позволяющими перемещаться в твердой почве. Высокая влажность напротив, способствует уменьшению твердости почвы, что создает возможность для перемещения животных в почвенной толще.

Ось 2 отражает экологическую дифференциацию животного населения почвы в наибольшей степени в трофическом аспекте. Позитивные веса оси маркируются зоофагами (*Staphylinus caesareus*, *Geophilus proxim*) и фитофагами (*Chondrula tridens*), которые чаще являются сильвантами, а негативные веса – пратантами-сапрофагами (*Aporrectodea trapezoides*).

Результаты кластерного анализа животного населения с учетом его экологической структуры и связи с факторами окружающей среды приведены на рис. 4.

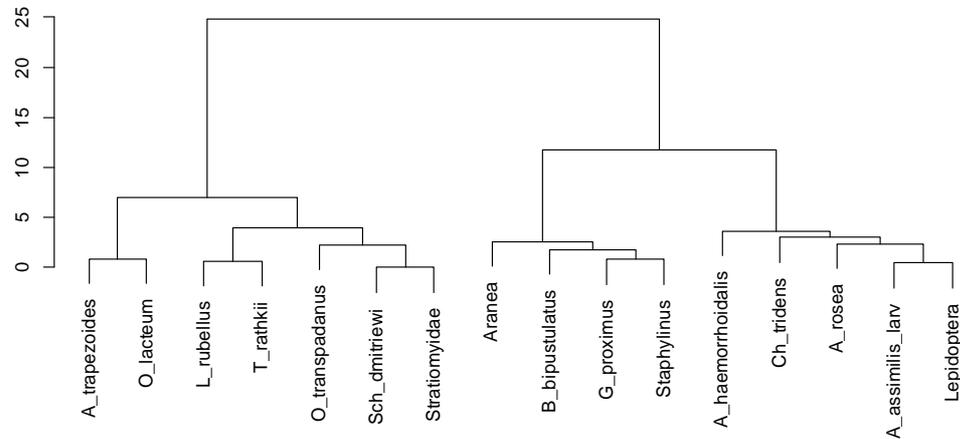


Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедобионтов

Кластерный анализ позволяет выделить три комплекса видов, которые формируют функциональные группы А, В и С. Расположение этих функциональных групп в пространстве RLQ осей представлено на рис. 5.

Функциональная группа А включает ксерофильных и отчасти мезофильных эндогейных степантов. В трофическом режиме фитафагия является наиболее обычным способом питания, но в этой группе представлены также сапрофаги (*A. r. rosea*) и зоофаги (*A. haemorrhoidalis*). Представители этой функциональной группы способны существовать в условиях повышенной твердости почвы. Твердость почвы в верхних слоях не оказывает влияние на распределение функциональной группы А.

Функциональная группа В противоположна по реагированию на изменчивость свойств среды в сравнении с представителями группы А. Группа В негативно

воспринимает повышенную твердость почвы и позитивно – повышенную электропроводность, маркирующую влажность почвы. Таким образом, представители этой функциональной группы предпочитают более влажные микроусловия в пределах изучаемого полигона, которым соответствуют менее твердые почвы. Экологический облик функциональной группы весьма разнообразен. Однако следует отметить, что экологически различные виды формируют функционально единую структурную композицию. Эта композиция представлена эпигейными и норными формами. В отношении условий увлажнения экологический стандарт видов функциональной группы В можно определить как ультрагигрофилы или гигрофилы. В ценотическом отношении группа состоит из пратантов и паллюдантов.

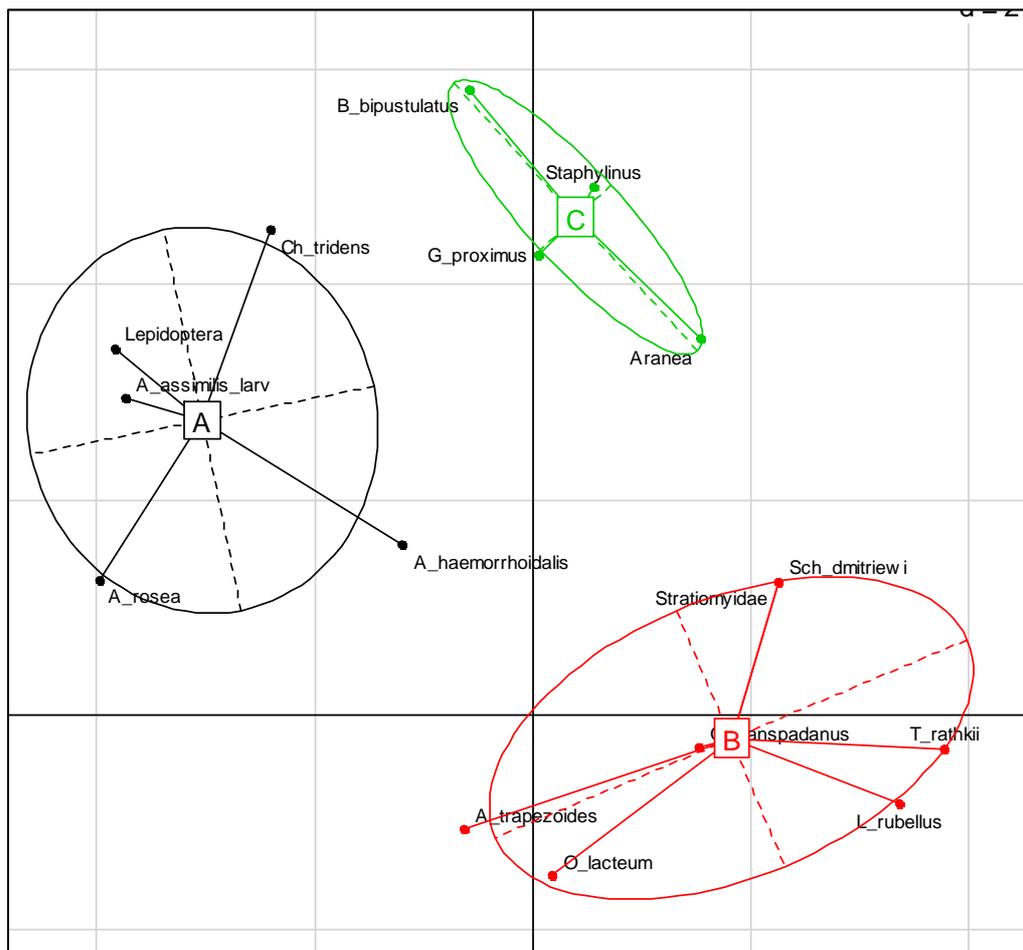


Рис. 5. Расположение функциональных групп в пространстве RLQ-осей.

Функциональная группа С объединяет зоофагов, мегатрофных силвантов. Эллипсоид, описывающий эту группу, имеет относительно малую площадь, что свидетельствует об экологической однородности видов, которые входят в его

состав. Эти виды заселяют участки с высокой твердостью поверхностных слоев почвы, которые очевидно неблагоприятны для прочих представителей почвенной мезофауны изучаемого участка. Негативная корреляция с электропроводностью почвы может указывать на низкую влажность участков, где получают преимущество представители функциональной группы С.

Пространственная изменчивость RLQ-осей представлена на рис. 6.

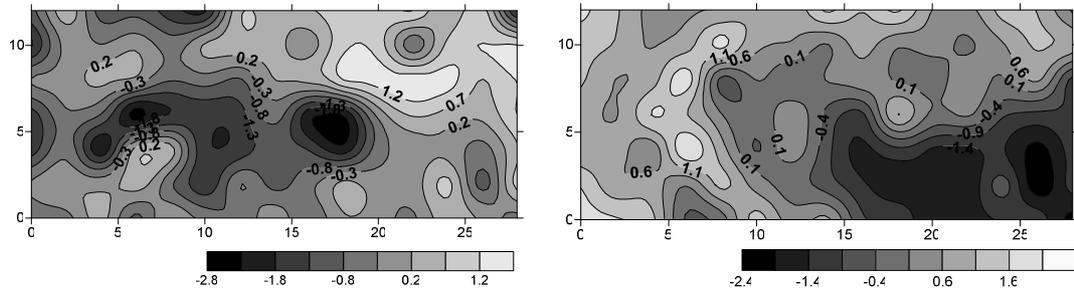


Рис. 6. Пространственная изменчивость RLQ-осей (верхняя часть полигона примыкает к проспекту им. Ю. Гагарина, нижняя – к пешеходной дорожке).

Ось 1, которая дифференцирует твердые менее влажные и менее твердые влажные участки демонстрирует мозаичную пространственную структуру: участки с повышенным значением весов по этой оси вытянуто-овальной формы перемежаются с участками с пониженными значениями амебовидной формы. Природой такой пространственной вариабельности эдафических свойств и структуры животного населения почвы может быть неоднородность почвенного покрова естественного или антропогенного происхождения, а также конфигурация растительного покрова. В свою очередь, структура растительного покрова также отражает особенности почвенной неоднородности. Под антропогенным воздействием в данном случае понимаются локальные пертурбации, связанные с рекреацией или хозяйственной деятельностью в парке, которые не имеют системного характера.

Общий тренд факторов, связанных с удаленностью от интенсивной автодорожной магистрали, прослеживается в пространственной динамике оси 2. В целом, максимальные значения фактора 2 характерны для верхней части полигона, ближней к проспекту им. Ю. Гагарина. Переход в область низких значений весов оси 2 постепенный, при этом не образуется локальных паттернов сложной формы. Очевидно, что вариабельность оси 2 обусловлена антропогенным воздействием, которое испытывает маргинальная зона паркового насаждения. С учетом параллельного расположения полигона вдоль проспекты мы видим, что в различных участках почвенная фауна по разному восприимчива к антропогенному воздействию. Левая зона полигона более трансформирована, а в правой находится более экологически разнообразный комплекс видов мезопедобионтов.

Сочетание изучения трех аспектов животного населения почвенных беспозвоночных позволяет выявить экологическую структуру мезопедобионтов и закономерности её варьирования в пространстве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование морфологических или физиологических особенностей животных для оценки степени видовых различий применимо для однородных таксономических или экологических групп, обладающих сравнимыми характеристиками, которые также можно интерпретировать экологически. Почвенная мезофауна представлена высоким таксономическим и экологическим разнообразием форм, сравнить которых по морфологическим или физиологическим критериям весьма затруднительно. Экологическое насыщение характеристик в разных группах будет не одинаковой, а базис для их сравнения будет неравнозначным. Поэтому для описания экологических особенностей мы применяем экоморфический анализ почвенных животных [25].

А.Д. Покаржевский и соавт. [28] рассматривают организацию сообществ почвенных животных на уровнях исследуемой точки, биогеоценоза, ландшафта и региональном уровне. Фактически, на основе ландшафтно-экологического распределения видов в экологическом пространстве устанавливается их принадлежность к той или иной экологической группе – экоморфе. Различные направления выделения экоморф на ландшафтном уровне условно считаются независимыми и формируют экологическую матрицу (в многомерном пространстве – многомерную матрицу, или тензор) [29]. На уровне биогеоценоза степень коррелированности экоморф, вероятно, будет выше, поэтому почвенные животные будут формировать локальные, но функционально значимые, группировки. Регулярное соотношение экоморф в этих функциональных группах будет отражением их организационной структуры и экологического разнообразия.

Полученные данные свидетельствуют о справедливости высказанного предположения. Важно отметить тот факт, что функциональные группы, выделенные в экологическом пространстве посредством RQL-анализа, демонстрируют регулярные паттерны пространственной изменчивости. Локальные функциональные группы характеризуются экологическими характеристиками, которые раскрывают в терминах одних экоморф свойства других, занимающих более высокое иерархическое положение. Так, установлено, что в пределах изученного полигона, степные экоморфы представлены мегатрофами, ксерофилами, мегатрофоценоморфами и большей частью – фитофагами или хищными формами. Луговые и болотные формы являются преимущественно подстилочными (болотные) или норниками (луговые), гигрофилами или ультрагигрофилами, ультрамегатрофоценоморфами, сапрофагами.

Пионерный комплекс деструктивных локусов представлен функциональной группой, которая не имеет четкого ценоценозического статуса, но тяготеет к степному типу. Такой результат приближает нас к пониманию механизмов трансформации сообщества почвенных животных под антропогенным воздействием. Для этого нужно вернуться к пониманию ценоморф как индикаторов типов круговорота веществ и потока энергии по А. Л. Бельгарду [30]. В такой трактовке мы наблюдаем разрушение системного ценоценозического единства комплекса под антропогенным воздействием, а функциональная группа предстает перед нами как ситуативное множество видов. Очевидно, такая трактовка является гипотетичной и требует своей дальнейшей

проверки. Однако рассмотренный алгоритм сбора материалов и их статистической обработки дает практический инструмент для решения данной задачи.

Список литературы

1. Brind'Amour A. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach / A. Brind'Amour, D. Boisclair, S. Dray and P. Legendre // *Ecological Applications*. – 2011. – Vol. 21 (2). – P. 363–377.
2. Olden J. D. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions / J. D. Olden, D. A. Jackson // *Freshwater Biology*. – 2002. – Vol. 47. – P. 1976–1995.
3. McGill B. J. Rebuilding community ecology from functional traits / B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2006. – Vol. 21. – P. 178–184.
4. Austen D. J. Importance of the guild concept to fisheries research and management / D. J. Austen, P. B. Bayley, B. W. Menzel // *Fisheries*. – 1994. – Vol. 19. – P. 12–20.
5. Mouillot D. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities / D. Mouillot, S. Spatharis, S. Reizopoulou, T. Laugier, L. Sabetta, A. Basset, T. Do Chi // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – 2006. – Vol. 16. – P. 469–482.
6. Tonn W. M. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes / W. M. Tonn, J. J. Magnuson, M. Rask, J. Toivonen // *The American Naturalist*. – 1990. – Vol. 136. – P. 345–375.
7. Zobel M. The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? / M. Zobel // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1997. – Vol. 12. – P. 266–269.
8. Angermeier P. L. Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia / P. L. Angermeier, M. R. Winston // *Ecology*. – 1998. – Vol. 79. – P. 911–927.
9. Thuiller W. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for *Leucadendron* taxa / W. Thuiller, S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, T. Rebelo // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85. – P. 1688–1699.
10. Santoul F. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France / F. Santoul, J. Cayrou, S. Mastroiello, R. Cereghino // *Journal of Fish Biology*. – 2005. – Vol. 66. – P. 301–314.
11. Doledec S. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method / S. Doledec, D. Chessel, C. J. F. Ter Braak, S. Champely // *Environ. Ecol. Stat.* – 1996. – Vol. 3. – P. 143–166.
12. Dray S. Matching data sets from two different spatial samples / S. Dray, N. Pettorelli, D. Chessel // *J. Veg. Sci.* – 2002. – Vol. 13. – P. 867–874.
13. Minden V. Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts / V. Minden, S. Andratschke, J. Spalke, H. Timmermann, M. Kleyer // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2012. – Vol. 14. – P. 183–192.
14. Bernhardt-Romermann M. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses / M. Bernhardt-Romermann, C. Romermann, R. Nuske, A. Parth, S. Klotz, W. Schmidt, J. Stadler // *Oikos*. – 2008. – Vol. 117. – P. 1533–1541.
15. Calinski T. A dendrite method for cluster analysis / T. Calinski, J. Harabasz // *Commun. Stat.* – 1974. – Vol. 3. – P. 1–27.
16. Doledec S. Niche separation in community analysis: a new method / S. Doledec, D. Chessel, C. Gimaret-Carpentier // *Ecology*. – 2000. – Vol. 81. – P. 2914–2927.
17. Hill M.O. Correspondence analysis: a neglected multivariate Method / M.O. Hill // *J. Roy. Stat. Soc.* – 1974. – Ser. C. Vol. 23. – P. 340–354.
18. Hill M.O. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination / M.O. Hill // *J. Ecol.* – 1973. – Vol. 61. – P. 237–249.
19. Chessel D. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple / D. Chessel, J.D. Lebreton R. Prodon // *Compte rendu hebdomadaire des séances de l'Académie des sciences. Paris, D III*. – 1982. – V. 295. – P. 83–88.
20. Ter Braak C. J. F. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis / C. J. F. Ter Braak // *Ecology*. – 1986. – Vol. 67. – P. 1167–1179.

21. Palmer M. W. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis/ M. W. Palmer // Ecology. – 1993. – Vol. 74. – P. 2215–30.
22. Pennisi, B.V. 3 ways to measure medium EC / B.V. Pennisi, M. van Iersel // GMPro. – 2002. – Vol. 22(1). – P. 46–48.
23. Бельгард А.Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А.Л. Бельгард // Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
24. Тарасов В.В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів / В. В. Тарасов // Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 276 с.
25. Жуков О. В. Екоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О. В. Жуков // Д.: Вид-во «Свідлер А. Л.». – 2009. – 239 с.
26. The R Foundation for Statistical Computing – 2010. R Version 2.12.1.
27. Медведев В. В. Твердость почвы / В. В. Медведев // Харьков. – Изд. КП «Городская типография». – 2009. – 152 с.
28. Покаржевский А.Д. Пространственная экология почвенных животных / А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Ф.А. Савин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 174 с.
29. Жуков О. В. Екоморфи Бельгард–Акімова та екологічні матриці // Екологія та ноосферологія, 2010. – Т. 21, № 3–4. – С. 109–111.
30. Бельгард А.Л. Степное лесоведение / А.Л. Бельгард // М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 С.

Кунах О.М. Просторове варіювання екоморфичної структури ґрунтової мезофауни урбазему / О.М. Кунах, О.В. Жуков, Ю.О. Балюк // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2013. – Т. 26 (65), № 3. – С. 107-126.

У роботі наведені результати вивчення просторового варіювання екоморфичної структури ґрунтової мезофауни урбазему методами ОМІ- і RQL-аналізу. Показано, що біогеоценотична обстановка у місці розташування експериментального полігону є типово лісовою та займає перехідне положення між мезотрофними та мегатрофними умовами та має мезофільний характер, що сприяє високому рівню чисельності ґрунтової мезофауни (222,92 экз. /м²). У екологічній структурі тваринного населення ґрунту переважають протанти, гігрофіли, мезотрофоценоморфи, ендегейні топоморфи, сапрофаги. Такі едафічні характеристики, як твердість ґрунту, електропровідність, потужність підстилки а також висота травостою відіграють важливу роль у структуруванні екологічної ніші угруповання мезопедобіонтів. Перші дві осі ОМІ-аналізу описують 75,62 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб опис диференціації екологічних ніш мезофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 4,54) рівень значимості становить $p = 0,05$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової мезофауни. У результаті RLQ-аналізу й наступної кластерної процедури виявлені три ключових функціональних групи мезопедобіонтів і знайдена роль едафічних факторів у їх просторовому варіюванні.

Ключові слова: ґрунтова мезофауна, екологічна ніша, просторова екологія, екоморфи.

THE SPATIAL VARIATION OF SOIL MESOFAUNA ECOMORPHIC STRUCTURE IN URBAZEM

Kunah O.N.¹, Zhukov A.V.², Baljuk Ju.A.¹

¹*Oles Gonchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine*

²*Dnipropetrovsk State Agrarian University, Dnipropetrovsk, Ukraine*

E-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

In work the results of studying of the spatial organization of soil urbazem mesofauna are resulted by OMI-analysis methods. Researches are spent to June, 2st, 2011 in Oles Gonchar University botanic garden (earlier – territory of park of J.Gagarin,

Dnepropetrovsk). The investigated range is on distance of 220 m from the corpus № 1 of the DNU in a southeast direction and on distance of 5 m from J.Gagarin's avenue. The polygon consists from 15 transects directed in a parallel direction from the avenue. Everyone transects is made of 7 sampling points. The distance between numbers in range makes 2 m. The left bottom point is accepted as having co-ordinates (0; 0). The site represents artificial forest-park planting. The vegetation has typically forest mesotrophic-megatrophic and mesophilic character (93,33 % – silvants, 46,15 % – mesotrophes, 53,85 % – mesophiles). In each point soil-zoological tests for gathering of soil mesofauna have been made, temperature measurement, electrical conductivity and soil penetration resistance, forest dead leaf layer and herbage height is made. Soil-zoological tests had the size 25×25 sm. In ecological structure of the soil animal community have been found such groups dominant as saprohages, pratants, gygrogiles, mesotrophocoenomorphes, endogeic topomorphes. The measured edafic characteristics have been shown to play an important role in structurization of an ecological niche of mesopedobionts community. The basic trends of structure transformation of the animal community of soil mesofauna are ecotone effect and edafic properties variability caused features of a vegetation cover. The usage of morphological or physiological features of animals for an estimation of degree of specific distinctions is applicable for homogeneous taxonomic or ecological groups possessing comparable characteristics which also can be interpreted ecologically. The soil mesofauna is characterized by high taxonomic and ecological diversitu of forms and compareing which by morphological or physiological criteria it is rather inconvenient. Ecological sense of characteristics in different groups will be not identical, and the basis for their comparison will be inadequate. Therefore we apply to the description of ecological features ecomorphic analysis of soil animals. A.D.Pokarzhevsky et al. (2007) consider the organisation of communities of soil animals at levels of an investigated point, a biogeocenosis, a landscape and regional level. Actually, on the basis of landscape-ecological distribution of species in ecological space their accessory to ecological groups – an ecomorphes is established. Various directions of allocation an ecomorphes at landscape level conditionally are considered independent and form an ecological matrix (in multidimensional space – a multidimensional matrix, or tensor). At level of a biogeocenosis correlation degree the ecomorphes, possibly, will be heigh, therefore soil animals will form local, but functionally significant, groups. The regular ratio an ecomorphes in these functional groups will be reflexion of their organizational structure and an ecological diversity. The obtained data testifies to justice of the come out assumption. It is important to notice that fact that the functional groups allocated in ecological space by means of the RQL-analysis, show regular patterns of spatial variability. Local functional groups are characterised by ecological characteristics which reflects in terms one ecomorphes of property of others, occupying higher hierarchical position. So, it is established that within the studied range, steppe ecomorphes are presented by megatrophes, xerophilous, megatrophocoenomorphes, and mostly phytophags or predatory forms. Meadow and paludal forms are mainly epogeic (paludal) or anecic (meadow), gigrophilous or ultragigrophilous, saprohages. The pioneering complex of destructive loci is presented by functional group which has no accurate coenotic status, but gravitates to steppe type. Such result approaches us to understanding

of mechanisms of transformation of community of soil animals under antropogenic impact. For this purpose it is necessary to return to understanding coenomorphes as indicators of types of circulation of substances and energy flow on A.L.Belgard (1971). In such treatment we observe destruction coenotic system unities of a complex under antropogenic impact, and the functional group appears at us as situational set of species. Obviously, such treatment is hypothetical and demands the further check. However the considered algorithm of gathering of materials and their statistical processing gives the practical tool for the decision of the given problem.

Key words: soil mesofauna, ecological niche, spatial ecology

References

1. Brind'Amour A., D. Boisclair, S. Dray and P. Legendre, Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach, *Ecological Applications*, **21** (2), 363 (2011).
2. Olden J.D., D.A. Jackson, A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions, *Freshwater Biology*, **47**, 1976 (2002).
3. McGill B.J., B.J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby, Rebuilding community ecology from functional traits, *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178 (2006).
4. Austen D.J., P.B. Bayley, B.W. Menzel, Importance of the guild concept to fisheries research and management, *Fisheries*, **19**, 12 (1994).
5. Mouillot D., S. Spatharis, S. Reizopoulou, T. Laugier, L. Sabetta, A. Basset, T. Do Chi, Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities, *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **16**, 469 (2006).
6. Tonn W. M., J. J. Magnuson, M. Rask, J. Toivonen, Intercontinental 1 comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes, *The American Naturalist*, **136**, 345 (1990).
7. Zobel M., The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 266 (1997).
8. Angermeier P.L., M.R. Winston, Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia, *Ecology*, **79**, 11 (1998).
9. Thuiller W., S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, T. Rebelo, Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for *Leucadendron* taxa, *Ecology*, **85**, 1688 (2004).
10. Santoul F., J. Cayrou, S. Mastroiello, R. Cereghino, Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France, *Journal of Fish Biology*, **66**, 301 (2005).
11. Doledec S., D. Chessel, C.J.F. Ter Braak, S. Champely, Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method, *Environ. Ecol. Stat.*, **3**, 143 (1996).
12. Dray S., N. Pettorelli, D. Chessel, Matching data sets from two different spatial samples, *J. Veg. Sci.*, **13**, 867 (2002).
13. Minden V., S. Andratschke, J. Spalke, H. Timmermann, M. Kleyer, Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **14**, 183 (2012).
14. Bernhardt-Romermann M., C. Romermann, R. Nuske, A. Parth, S. Klotz, W. Schmidt, J. Stadler, On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses, *Oikos*, **117**, 1533 (2008).
15. Calinski T., J. Harabasz, A dendrite method for cluster analysis, *Commun. Stat.*, **3**, 1 (1974).
16. Doledec S., D. Chessel, C. Gimaret-Carpentier, Niche separation in community analysis: a new method, *Ecology*, **81**, 2914 (2000).
17. Hill M.O., Correspondence analysis: a neglected multivariate Method, *J. Roy. Stat. Soc., Ser. C.*, **23**, 340 (1974).
18. Hill M.O., Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination, *J. Ecol.*, **61**, 237 (1973).

19. Chessel D., J.D. Lebreton, R. Prodon, Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple, *Compte rendu hebdomadaire des séances de l'Académie des sciences*, **295**, 83 (1982).
20. Ter Braak C.J.F., Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis, *Ecology*, **67**, 1167 (1986).
21. Palmer M.W., Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis, *Ecology*, **74**, 2215 (1993).
22. Pennisi, B.V., M. van Iersel, 3 ways to measure medium EC, *GMPPro*, **22**(1), 46 (2002).
23. Bel'gard A. L. Lesnaja rastitel'nost' jugo-vostoka USSR, 263 s. (Kiev.: Izd-vo KGU, 1950).
24. Tarasov V. V. Flora Dnipropetrovs'koï ta Zaporiz'koï oblastej. Sudinni roslini. Biologoekologichna harakteristika vidiv, 276 s. (D.: Vid-vo DNU, 2005).
25. Zhukov O. V. Ekomorfichnij analiz konsorcij rruntovih tvarin, 239 s. (D.: Vid-vo «Svidler A. L.», 2009).
26. The R Foundation for Statistical Computing, R Version 2.12.1 (2010).
27. Medvedev V. V. Tverdost' pochvy, 152 s. (Har'kov. – Izd. KP «Gorodskaja tipografija». – 2009).
28. Pokarzhevskij A.D., Gongal'skij K. B., Zajcev A.S., Savin F.A. Prostranstvennaja jekologija pochvennyh zivotnyh, 174 s. (M.: Tovarishhestvo nauchnyh izdanij KMK, 2007).
29. Zhukov O. V., Ekomorfi Bel'gard–Akimova ta ekologichni matrici, *Ekologija ta noosferologija*, **21**, № 3–4, 109 (2010).
30. Bel'gard A. L. Stepnoe lesovedenie, 336 s. (M.: Lesnaja promyshlennost', 1971.).

Поступила в редакцию 15.08.2013 г.