

УДК 631.4 : 634.9

© О. Н. Кунах¹, А. В. Жуков², Ю. А. Балюк¹,
**ЭКОМОРФИЧЕСКАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
МЕЗОПЕДОБИОНТОВ ЛЕСОПАРКОВОГО НАСАЖДЕНИЯ
В ЧЕРТЕ Г. ДНЕПРОПЕТРОВСКА**

¹Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара
49000, г. Днепропетровск, ул. Научная, 10, корп. № 17

²Днепропетровский государственный аграрный университет
49000, г. Днепропетровск, ул. Ворошилова, 25; e-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

Кунах О. Н., Жуков А. В., Балюк Ю. А. Экоморфическая и пространственная организация мезопедобионтов лесопаркового насаждения в черте г. Днепропетровска. – В работе приведены результаты изучения пространственного варьирования экоморфической структуры почвенной мезофауны лесопаркового насаждения методами ОМІ- и RLQ-анализа. Показано, что биогеоценотическая обстановка в месте расположения экспериментального полигона имеет типично лесной мезотрофный мезофильный облик, что способствует высокому уровню обилия почвенной мезофауны (161,68 экз./м²). В экологической структуре животного населения почвы преобладают степанты и палюданты, гигрофилы, мезотрофоценоморфы, эндогеинные 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 ОМІ-анализа описывают 77,56% 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 = 2,11) уровень значимости составляет $p = 0,01$, что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны. В результате RLQ-анализа и последующей кластерной процедуры выявлены четыре ключевых функциональных группы мезопедобионтов и найдена роль эдафических факторов в их пространственном варьировании.

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

Кунах О. М., Жуков О. В., Балюк Ю. О. Екоморфічна та просторова організація мезопедобіонтів лісопаркового насадження в межах м. Дніпропетровська. – У роботі наведені результати вивчення просторового варіювання екоморфічної структури ґрунтової мезофауни урбазему методами ОМІ- і RLQ-аналізу. Показано, що біогеоценотична обстановка у місці розташування експериментального полігону є типово лісовою, мезофільною та мезотрофною, що сприяє високому рівню чисельності ґрунтової мезофауни (161,68 экз./м²). У екологічній структурі тваринного населення ґрунту переважають степанти та палюданти, гігрофіли, мезотрофоценоморфи, ендегейні топоморфи, сапрофаги. Такі едафічні характеристики як твердість ґрунту, електропровідність, потужність підстилки, а також висота травостою відіграють важливу роль у структуриванні екологічної ніші угруповання мезопедобіонтів. Перші дві осі ОМІ-аналізу описують 77,56% інерції, що цілком достатньо для того, щоб опис диференціації екологічних ніш мезофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргіальності угруповання (ОМІ = 2,11) рівень значимості становить $p = 0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структуривання угруповання ґрунтової мезофауни. У результаті RLQ-аналізу й наступної кластерної процедури виявлені чотири ключових функціональних групи мезопедобіонтів і знайдена роль едафічних факторів у їх просторовому варіюванні.

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

Введение

Как отмечает Д. А. Криволуцкий [13], жизненная форма – это, прежде всего биологический индикатор определенных природных условий. По набору жизненных форм, представленных на некоторой территории, можно довольно верно судить о степени разнообразия среды обитания. В своем обширном труде «Экоморфология» [4] Ю. Г. Алеев отмечает, применительно к животным термин и понятие жизненной формы впервые употребил ботаник Х. Гамс [24]. Он предложил систему жизненных форм, которая охватывала и растения, и животных. Однако его исследование имело ботаническую направленность и не привлекло достаточного внимания зоологов. Существенный вклад в развитие идеи жизненных форм животных сделали К. Фредерикс [23] и Д. Н. Кашкаров [10–12]. Согласно К. Фридериксу [23], к одной и той же жизненной форме относятся те живые

существа (виды, поколения или стадии развития), которые живут в сходных местообитаниях и ведут сходный образ жизни. Д. Н. Кашкаров [12] так определяет жизненную форму: «Тип животного, находящийся в полной гармонии с окружающими условиями, мы называем жизненной формой, беря этот термин у ботаников. В «жизненной форме», как в зеркале, отражаются главнейшие, доминирующие черты местообитания. Можно различать, например, тип нырца, тип землероя, тип древесного лазающего животного и т. д.». Д. Н. Кашкаров [11] считал, что при установлении экологических типов или «жизненных форм» необходимо базироваться не на конституальных, филогенетических признаках, а на признаках адаптивных, приспособительных, между которыми и факторами среды существует определенная зависимость, гармония.

В 1948 г. М. П. Акимов опубликовал свою работу «Биоценотическая рабочая система жизненных форм – биоморф» [2], в которой изложил свои представления о структуре биоценоза и о биоморфическом подходе для анализа структуры животного населения. Он так определяет биоморфу: «В аспекте биоценоза каждый вид растения или животного, входящий в его состав, следует рассматривать как определенную жизненную форму, понимая под этим термином тот или иной тип приспособления организма к основным факторам среды его обитания». При выделении биоморф важным является характеристика организма с точки зрения отношения его к абиотическим и биотическим факторам среды, а также в отношении места и роли его в биоценозе. Применение системы биоморф дает возможность кратко охарактеризовать каждый вид животного со стороны основного свойственного ему местообитания и формы передвижения, состава пищи и способа её добывания и, наконец, в отношении размеров его тела, которые в значительной мере определяют место, занимаемое видом в цепях и цикле питания [3]. В системе биоморф животных выделяются топоморфы, хемоморфы (для гидробионтов), клиаморфы (для аэробиионтов) и трофоморфы [1].

А. Л. Бельгард [6] отмечает, что основой анализа экологической структуры сообществ живых организмов является жизненная форма. Под анализом структуры понимается выявление взаимосвязей живых организмов и среды, а также установление степени приспособления отдельных частей сообщества к наиболее важным элементам биогеоценоза. Приспособления видов к биоценозу в целом и к каждому из структурных элементов экотопа в отдельности (климатопоу, гелиотопоу, термотопу и т. д.) называются экоморфами. Экоморфы отличны от жизненных форм, так под этими последними чаще всего принято понимать приспособления, которые отражаются во внешнем облике растения. Жизненные формы, как известно, не всегда сопряжены с изменениями в морфо-анатомической структуре, что в первую очередь касается приспособлений к почвенному плодородию и к термическим условиям.

Принадлежность к экологическим группам животных носит условный характер и определяется пространственным диапазоном, в пределах которого установлена соответствующая экологическая классификация и масштабным уровнем, который определяет степень детализации классификационной системы. Экоморфы растений и животных как экологическая классификация также являются контекстно-зависимой генерализацией сведений об их взаимоотношении с окружающей средой. Ландшафтно-биогеоценотический уровень является базовым при рассмотрении экологических явлений в традиции степного лесоведения [7]. Именно это обстоятельство определяет масштабный уровень экоморф растений [6] и животных [1, 5, 8, 9]. Соотношение экоморф в сообществе характеризует его экоморфическую структуру. Экоморфы между собой находятся в определенных взаимоотношениях, что создает экоморфическую организацию. Экоморфические матрицы являются формой представления экоморфической организации [8, 9].

Для лесного сообщества в степи главными внешними ординатами, которые задают экоморфическую организацию, являются режим влажности и минерализации эдафотопы [7]. Эти ординаты принимаются как независимые и формируют типологическую систему лесов

степной зоны. В действительности независимость (ортогональность) ординат не выполняется, но на ландшафтном уровне этим обстоятельством можно пренебречь. Ортогональность означает, что каждой градации трофности должны соответствовать все возможные градации влажности или наоборот. Если этого нет (а не все ячейки типологии А. Л. Бельгарда заполнены), тогда между трофностью и влажностью возникает взаимная зависимость, или корреляция, а типологическая система (как экологическая матрица) является косоугольной. Экоморфическая матрица является не двумерным объектом, а многомерным, поэтому более правильно её называть гиперматрицей или тензором. Таким образом, экоморфический тензор отражает сложный характер взаимодействия живых организмов с окружающей средой. Этот тензор не является ортогональным, так как между ординатами всегда существует корреляция, а структура корреляций является характеристическим показателем, который отражает уровень экоморфической организации конкретного сообщества.

Для почвенных животных можно выделить следующие экоморфы: ценоморфы, трофоморфы, трофоченоморфы, топоморфы, гигроморфы [8, 9]. В условиях конкретного сообщества вариабельность экоморфической структуры сопряжена с согласованной изменчивостью тех или иных экоморф. Корреляционные композиции экоморф раскрывают природу механизмов адаптации сообщества к динамике факторов окружающей среды.

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 [19]. Различия композиции видов в сообществе и вариабельность реакции на условия окружающей среды являются ключевым препятствием для разработки модели местообитаний, которая могла бы быть применена к различным видам в различных экосистемах [28]. Функциональная классификация животных, в которой виды, характеризующиеся общностью экологических особенностей, объединяются вместе, представляет альтернативу индивидуальным моделям «вид – окружающая среда» и может обойти указанное препятствие [19, 25]. 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 [17]. 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 [19, 27]. Гипотеза фильтрации местообитаний предполагает, что виды, имеющие подобные экологические потребности, формируют функциональные группы, которые занимают подобные местообитания [33, 34]. Объединение видов по таким признакам, как морфология или поведение, является одним из способов упростить изучение разнообразных в видовом отношении сообществ [16].

Целью работы является изучение пространственной организации экоморфического разнообразия почвенной мезофауны модельного полигона в пределах урбанизированной территории (ботанический сад ДНУ имени Олеса Гончара, г. Днепропетровск).

Материалы и методы исследования

Исследования проведены 5 июня 2011 г. в ботаническом саду ДНУ имени Олеса Гончара (ранее – территория парка им. Ю. Гагарина, г. Днепропетровск). Исследуемый полигон № 5 находится на пологом склоне западной экспозиции отрога балки Красноповстанческой (48°25'58.01" N, 35°2'25.74" E). Полигон состоит из 15 трансеков, направленных в направлении вниз по склону балки к её тальвегу. Каждая трансекта составлена из 7 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 2 м.

Участок представляет собой искусственное лесопарковое насаждение. Древостой представлен вязом шершавым (*Ulmus glabra* Huds.), кленом полевым (*Acer campestre* L.) и ясенелистым (*Acer negundo* L.), акацией белой (*Robinia pseudoacacia* L.). В травостое обильный подмареник цепкий (*Galium aparine* L.), встречаются фиалка удивительная (*Viola mirabilis* L.), гравилат городской (*Geum urbanum* L.), мятлик дубравный (*Poa nemoralis* L.). Растительность имеет лесной облик (93,55% видов относятся к сивльвантам), присутствие пратантов и степантов очень незначительно (4,84 и 1,61% соответственно). Фитоиндикационное оценивание позволяет трофотоп изучаемого полигона отнести к мезотрофному, так как 70,97% видов растений относятся к мезотрофам. Гигротоп в целом имеет мезофильный характер (54,84% видов – мезофилы) с тенденцией к ксеромезофильным условиям (34,48% – ксеромезофилы).

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 пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет ±8 %. Измерения производились конусом с размером поперечного сечения 2 см². 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 дС/м = 155 мг/л [29]. Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 часов цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», точность – 0,1°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 [2] и В. В. Тарасову [15], *Q*-таблица представлена экоморфами почвенных животных [8, 9].

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 [19, 30, 32]. Анализ RLQ позволяет соотнести экологические особенности видов с условиями окружающей среды [20, 21]. 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) [20, 22]. *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, RLQ 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* [26]. 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 [32]. RLQ-анализ объединяет три отдельных ординационных решения с максимизацией

ковариации между особенностями видов и свойствами окружающей среды посредством анализа коинерции [18]. Далее, иерархический кластерный анализ весов видов по двум осям RLQ по методу Варда дает функциональные группы [26]. Кластеры показывают распределение видов в пространстве особенности видов – экологическое пространство [26].

Статистические процедуры RLQ- и OMI-анализов выполнены с помощью пакета ade4 для оболочки R [31]. Значимость RLQ оценена с помощью процедуры randtest.rlq. Сущность и особенности OMI-анализа обсуждается в работе А. Е. Пахомова и соавт. [14].

Результаты и обсуждение

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

Таблица 1

Видовой состав и обилие почвенной мезофауны участка № 5

Класс	Семейство	Вид	Цено-морфа	Гигро-морфа	Цено-трофо-морфа	Топо-морфа	Трофо-морфа	Плотность, экз./м ²
Тип Annelididae								
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Hg	MsTr	End	SF	42,8 2
		<i>A. rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	31,5 4
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	46,6 3
		<i>Octodrilus transpadanus</i> (Rosa, 1884)	St	Hg	MgTr	Anec	SF	23,9 2
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	4,57
Тип Arthropoda								
Arachnida	Aranei	Aranea spp.	St	Ks	MsTr	Ep	ZF	1,37
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C. L. Koch, 1847	St	Ms	MsTr	Anec	ZF	5,49
Insecta	Carabidae	<i>Badister bullatus</i> (Schrank, 1798)	Sil	Ks	UMgTr	Ep	ZF	1,07
	Elateridae	<i>Athous haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1801) (larv.)	Pr	Ms	MsTr	End	ZF	0,61
	Noctuidae	Lepidoptera spp. (larv.)	St	Ms	MsTr	End	FF	1,07
	Scarabaeidae	<i>Amphimallon assimilis</i> (Herbst, 1790) (larv.)	Sil	Ms	MgTr	End	FF	1,07
	Staphilinidae	<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm 1798	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	0,46
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt, 1833)	Pr	UHg	MgTr	Ep	SF	1,07

Примечание. St – степанты, Pr – пратанты, Pal – палюданты, Sil – сильванты; Ks – ксерофилы, Ms – мезофиллы, Hg – гигрофилы, UHg – ультрагигрофилы; MsTr – мезотрофоценоморфы; MgTr – мегатрофоценоморфы; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы; топоморфы: End – эндогейные, Ep – эпигейные, Anec – норники; Трофоморфы: SF – сапрофаги, FF – фитофаги, ZF – зоофаги.

Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет 161,68 экз./м². Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены 5 видами. Доминантом является почвенно-подстилочный *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843. Его численность составляет 46,63 экз./м². Несколько по обилию этому виду уступает собственно почвенный дождевой червь *Aporrectodea c. trapezoides* (Duges, 1828) с численностью 42,82 экз./м². Наряду с указанным видом к экологической группе эндогейных червей относятся *Aporrectodea r. rosea* (Savigny, 1826) и *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885). К экологической группе норников относится *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, палюданты 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 1,07 экз./м². Мокрицы наряду с дождевым червем *O. lacteum* (Oerley, 1885) формируют комплекс кальцефилов.

Хищные губоногие многоножки представлены эндогемной землянкой *Geophilus proximus* C. L. Koch, 1847 (5,49 экз./м²). Следует отметить отсутствие в комплексе обычных для лесных сообществ подстилочных костянок. Хищники также представлены личинками жуков-щелкунов *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius, 1801), имаго жужелиц (при ручном разборе проб встречен *Badister bullatus* (Schrank, 1798)), коротконадкрылых жуков (*Staphylinus caesareus* Cederhjelms, 1798) и пауками.

Фитофаги немногочисленны и представлены личинками подгрызающих совок (Noctuidae) и личинками пластинчатоусых жуков (*Amphimallon assimilis* (Herbst, 1790)).

Основу ценоморфической структуры мезофауны составляют степанты (39,2% по обилию), несколько меньше палюдантов (28,8%) и пратантов (27,5%), редки встречи сильвантов (4,4%) (рис. 1). В целом, ценоморфическая структура является достаточно выровненной, что свидетельствует об амфиценоцитическом характере сообщества почвенных животных.

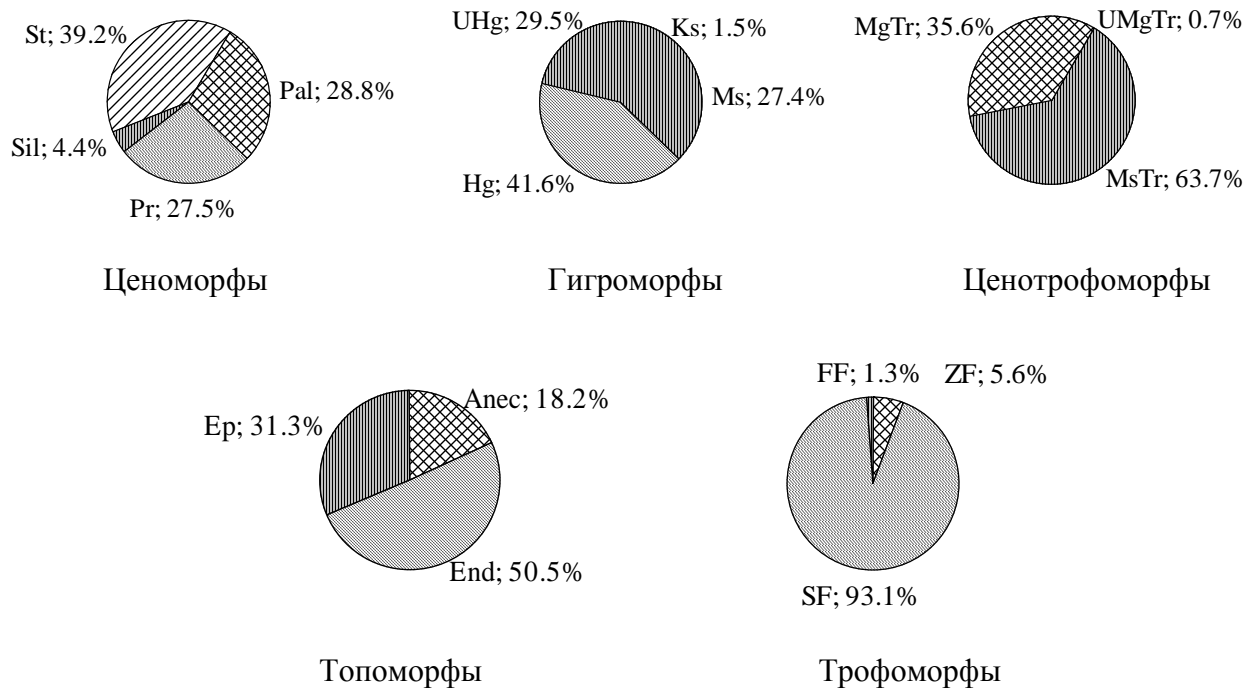


Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны.

Условные обозначения: см. табл. 1.

Среди гигроморф преобладают гигрофилы (41,6%), несколько меньше ультрагигрофилов (29,5%) и мезофилов (27,4%). Очень низкая доля в сообществе ксерофилов (1,5%). В сообществе доминируют мезотрофоценоморфы (63,7%). В структуре топоморф очевидным является преобладание эндогемных форм (50,5%). Существенно меньше эпигемных форм (31,3%) и норников (18,2%). В трофической структуре безусловными доминантами являются сапрофаги (93,1%). Доля зоофагов составляет 5,6%, а фитофагов – 1,3%.

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%			
Твердость почвы на глубине, МПа						
0–5 см	1,31	1,25	1,37	23,91	-0,72	-0,47
5–10 см	1,52	1,46	1,59	23,30	-0,86	-0,47
10–15 см	1,60	1,52	1,68	25,35	-0,83	-0,56
15–20 см	1,60	1,51	1,70	30,26	-0,77	-0,54
20–25 см	1,66	1,55	1,76	32,51	-0,64	-0,62
25–30 см	1,65	1,55	1,75	32,08	-0,62	-0,74
30–35 см	1,74	1,63	1,86	33,72	-0,55	-0,78
35–40 см	1,87	1,74	1,99	34,98	-0,46	-0,68
40–45 см	1,97	1,84	2,10	33,39	-0,35	-0,63
45–50 см	2,10	1,97	2,23	32,42	-0,35	-0,55
Физические свойства						
Электропроводность, дСм/см	0,64	0,62	0,65	14,40	0,53	-0,43
Температура слоя почвы 5–7 см, °С, 30.08.2011	19,12	19,08	19,16	0,98	-0,19	0,34
- 15.09.2011	16,29	16,25	16,33	1,21	0,16	0,20
- 25.10.2011	8,08	8,03	8,13	3,12	-0,48	-0,15
- 31.08.2013	18,02	17,98	18,06	1,26	-0,33	0,29
Высота травостоя и мощность подстилки						
Мощность подстилки, см	0,51	0,42	0,59	84,20	0,09	-0,41
Высота травостоя, см	40,12	37,95	42,28	27,89	0,34	0,52

Для твердости почвы в изучаемом участке характерно постепенное увеличение значений с ростом глубины. В верхнем почвенном слое твердость составляет 1,31 МПа, а в нижнем – 2,10 МПа. На глубине 10–15 – 25–30 см твердость выходит на плато со значениями 1,60–1,65 МПа. Коэффициент вариации твердости наименьший в верхних почвенных слоях 0–5 и 5–10 см (23,91 и 23,30% соответственно). При дальнейшем увеличении глубины наблюдается тенденция по росту вариабельности твердости, которая выходит на плато начиная с глубины 20–25 см и находится на уровне 32,08–34,98%. Таким образом, средние значения твердости почвы в пределах изучаемого полигона невелики и не превышают критических уровней для роста корневых систем растений (3–3,5 МПа) (Медведев, 2008). Однако уровень вариабельности позволяет предполагать высокое структурирующее влияние твердости на пространственную организацию сообщества мезопедобионтов.

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,64 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 14,40%. Основным модулятором электропроводности почвы в пределах данного полигона можно признать влажность почвы. При измерении температуры мы в большей степени преследовали цель изучить пространственный аспект этого важного экологического показателя. Коэффициент вариации температуры в различные периоды измерений находится в диапазоне 1,21–3,12%.

Мощность подстилки в среднем составляет 0,51 см и варьирует в достаточно широких пределах (коэффициент вариации 84,20%). Несколько ниже коэффициент вариации для высоты травостоя (27,89%) при среднем уровне этого показателя 40,12 см.

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

Анализ маргинальности видов сообщества мезофауны

Виды	Сокращение	Инерция	ОМІ	Tol	Rtol	<i>omi</i>	<i>tol</i>	<i>rtol</i>	<i>p</i> -уровень
<i>A. assimilis</i> (larv.)	A_assimilis_larv	17,22	3,62	2,00	11,60	21,00	11,60	67,40	0,03
<i>A. c. trapezoides</i>	A_trapezoides	17,95	0,17	4,08	13,70	1,00	22,70	76,30	0,22
<i>A. r. rosea</i>	A_rosea	18,66	0,41	3,30	14,95	2,20	17,70	80,10	0,08
<i>Aranea</i>	Aranea	17,54	3,01	2,97	11,57	17,20	16,90	65,90	0,03
<i>A. haemorrhoidalis</i>	A_haemorrhoidalis	19,11	5,54	1,77	11,80	29,00	9,20	61,70	0,01
<i>B. bullatus</i>	B_bipustulatus	14,65	1,69	2,40	10,56	11,60	16,40	72,10	0,61
<i>G. proximus</i>	G_proximus	15,92	0,74	2,35	12,84	4,60	14,70	80,60	0,17
<i>Lepidoptera</i>	Lepidoptera	20,80	2,44	5,11	13,26	11,70	24,60	63,70	0,02
<i>L. rubellus</i>	L_rubellus	15,60	0,74	3,40	11,46	4,70	21,80	73,50	0,01
<i>O. transpadanus</i>	O_transpadanus	15,74	0,25	2,56	12,93	1,60	16,30	82,10	0,11
<i>O. lacteum</i>	O_lacteum	17,46	1,61	1,67	14,18	9,20	9,50	81,20	0,08
<i>Staphylinus</i>	Staphylinus	14,26	4,30	1,12	8,83	30,20	7,90	61,90	0,12
<i>T. rathkii</i>	T_rathkii	15,03	2,88	0,93	11,22	19,20	6,20	74,60	0,04
ОМІ		–	2,11	–	–	–	–	–	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.

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 0,68. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 55,71%, а вторая – 21,85% инерции. Таким образом, первые две оси описывают 77,56% 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 = 2,11) уровень значимости составляет $p = 0,01$, что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны.

Маргинальность, которая статистически достоверно отличается от случайной альтернативы, характерна для 6 видов из 13, для которых проведен ОМІ-анализ (табл. 3). Таким образом, для большинства видов изучаемого полигона типичные эдафические условия совпадают с центроидом их экологической ниши.

Конфигурация экологических ниш представлена на рис. 2. Анализ данных свидетельствует о том, что ключевым аспектом структурирования экологической ниши почвенных животных является твердость верхних почвенных слоев и температура почвы, а также высота травостоя, мощность подстилки и электропроводность почвы.

Результаты анализа RLQ представлены в табл. 2 и на рис. 3. Установлено, что 87,00% общей вариации (общей инерции) описывают первые две оси RLQ (62,05 и 24,95% соответственно). Процедура *randtest* подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на *p*-уровне 0,02.

Оси RLQ являются интегральными оценками взаимосвязи между факторами окружающей среды (в нашем случае – эдафические характеристики, мощность подстилки и высота травостоя), структурой сообщества и его экоморфической организацией. В одном метрическом пространстве мы имеем возможность отобразить структуру сообщества (расположение видов мезопедобионтов), точки отбора проб (пространственная компонента с учетом того, что координаты точек отбора фиксировались), веса факторов среды и веса экоморфических характеристик почвенных животных (рис. 3).

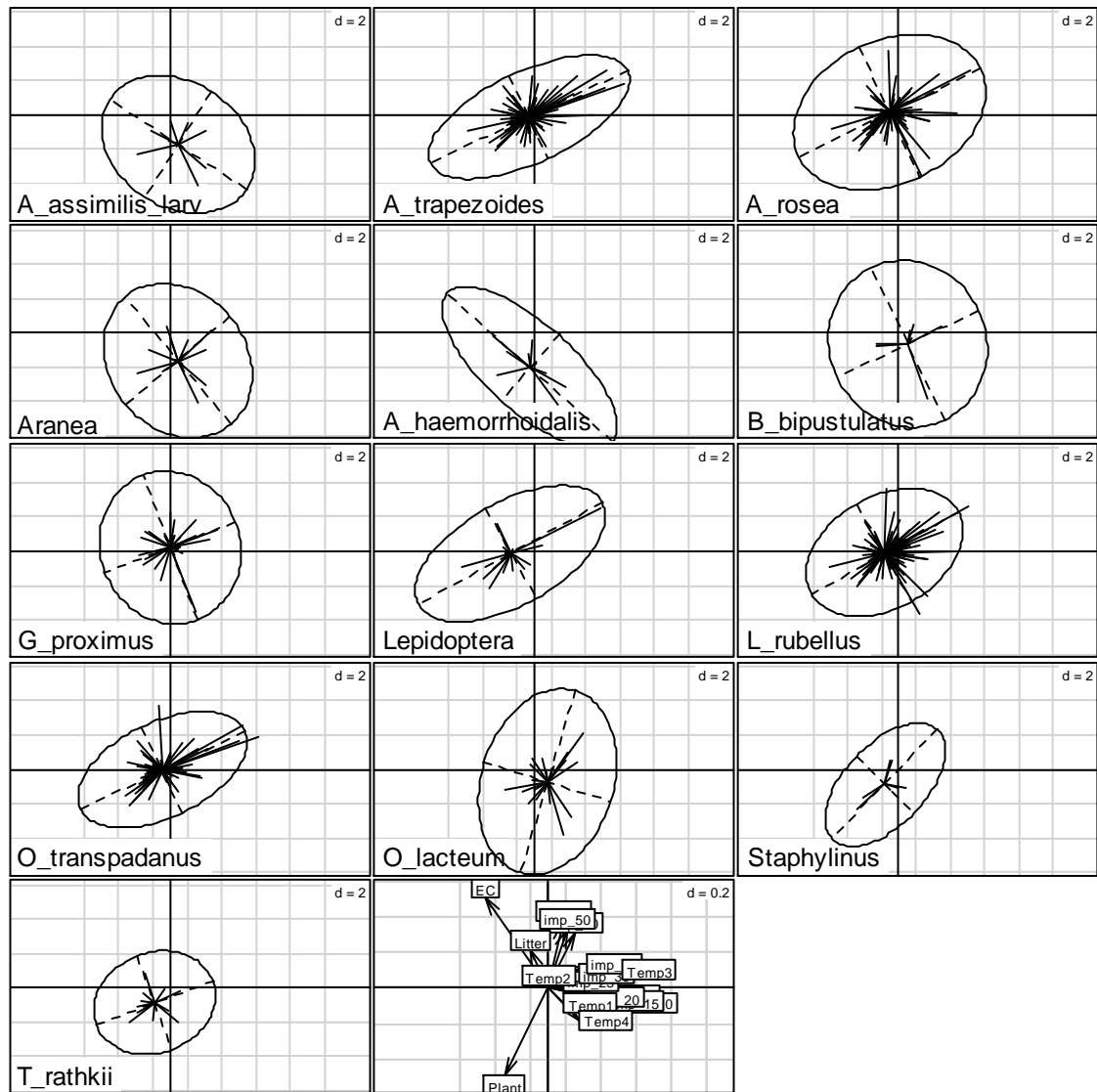


Рис. 2. Экологические ниши видов почвенной мезофауны.

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

Факторы окружающей среды, которые структурируют сообщество, имеют сложную интегральную природу и отражаются через измеряемые характеристики. Комплексы связанных характеристик в многомерных техниках выделяются по различным критериям, так как число факторных решений бесконечно. Максимизация описываемой факторами дисперсии или корреляции являются целевыми критериями в многомерном факторном анализе и анализе главных компонент. Очевидно, что такой критерий имеет общий характер и не отражает специфики экологических задач. Критерием максимизации в RLQ-анализе является решение, которое наилучшим образом описывает связь между различными экологическими явлениями – средой, сообществом и его формальными экологическими свойствами.

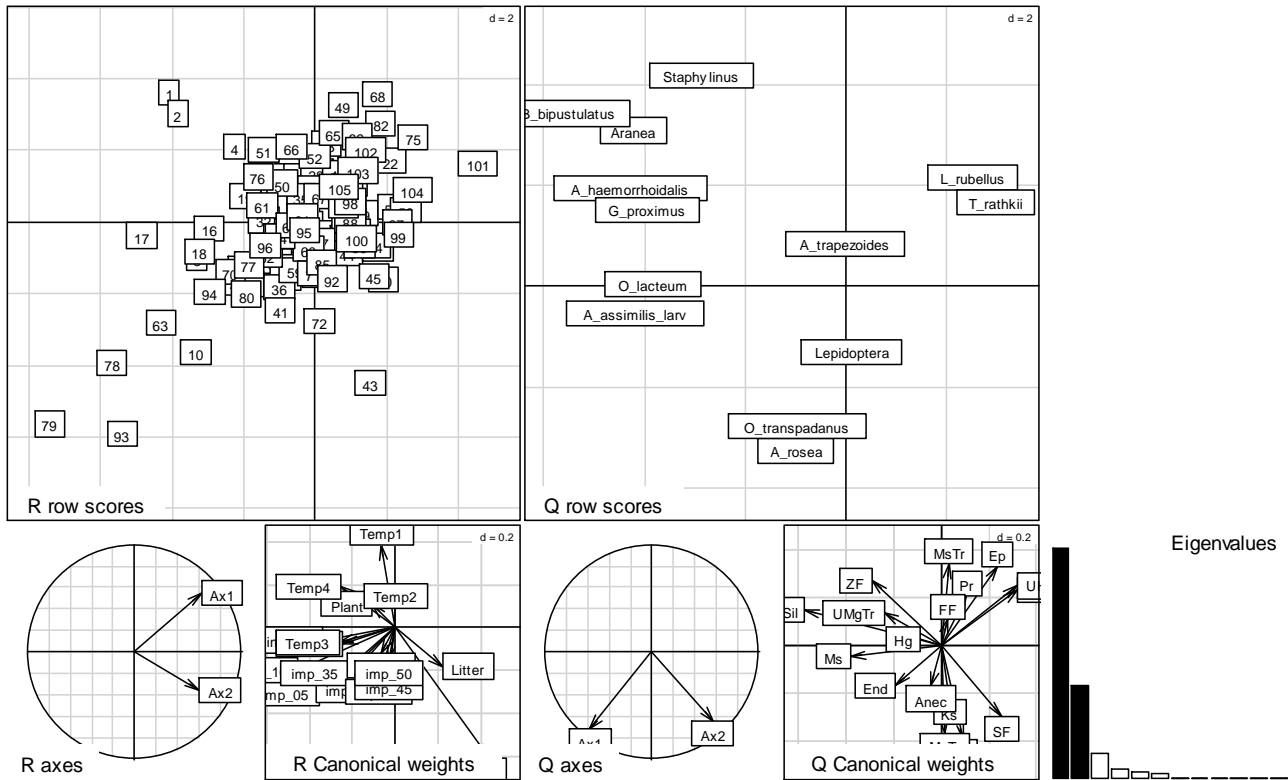


Рис. 3. Результаты анализа RLQ.

Ось 1, выделенная в результате RLQ-анализа, характеризуется корреляцией с твердостью почвы на всех глубинах, максимум которой наблюдается на глубине 5–10 и 10–15 см (см. табл. 1). Эта ось указывает на противоположный характер влияния твердости и электропроводности на структурирование сообщества мезопедобионтов, что позволяет предположить под наблюдаемыми изменениями динамику условий увлажнения: повышенная влажность почвы отражается в большей электропроводности и меньшей твердости. Это предположение подтверждается характером связи оси 1 с температурой. Для большинства дат измерения температура позитивно коррелирует со значениями оси 1. Вероятно, высота травостоя делает свой вклад в динамику комплекса факторов, которые в интегрированном виде описывает ось 1, либо является следствием действия этого комплекса, выполняя индикативную роль, о чем свидетельствует высокий уровень корреляции высоты травостоя и значений оси 1.

Ось 2 коррелирует с твердостью почвы в нижних почвенных слоях (25–50 см). Также ось 2 отражает отрицательную корреляцию между твердостью почвы и высотой травостоя. Если ось 1 практически не зависит от мощности подстилки, то ось 2 сильно коррелирует с этим показателем. Связь с твердостью почвы на достаточно большой глубине и мощностью подстилки на поверхности можно объяснить следующим образом. Подстилка на поверхности почвы перераспределяется в микропонижения, которые, вероятно, отличаются большей твердостью на глубине 25–50 см.

RLQ-анализ позволяет классифицировать животных по характеру их экологической структуры и связи с факторами окружающей среды. Кластерный анализ позволил выделить четыре комплекса видов, которые формируют функциональные группы А, В, С и D (рис. 4).

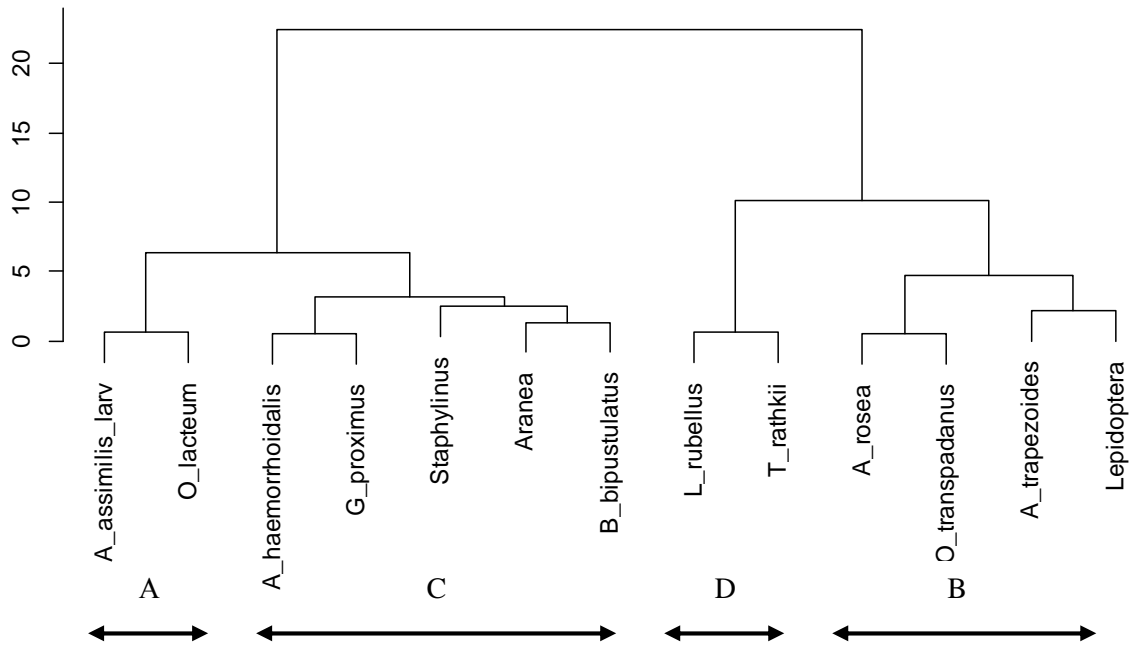


Рис. 4. Кластерний аналіз структури животної населення мезопедобіонтів.

Расположение этих функциональных групп в пространстве RLQ осей представлено на рис. 5. Функциональная группа А включает мезофильных эндогеяных силвантов (*Octolasion lacteum* и *Amphimallon assimilis*). Данная функциональная группа обладает способностью заселять более твердые почвы (ось 1). Близка к группе А функциональная группа С, которая включает силвантов-зоофагов ультрамегатрофоценоморф. Эта функциональная группа предпочитает микросайты, которые отличаются негативными значениями оси 1 и позитивными – оси 2. Такая комбинация соответствует высокой твердости почвы в верхних слоях и низкой – в более глубоких. Часть представителей функциональной группы С являются герпетобионтами (*Aranea spp.*, *B. bullatus*, *S. caesareus*), а часть – обитателями почвенной толщи (эндогеяный *A. haemorrhoidalis* и норник *G. proximus*). Для герпетобионтной компоненты существенной является высота травостоя, которая коррелирует с осью 2. Вероятно, особенности вертикальной изменчивости твердости почвы благоприятны для сохранения норной инфраструктуры, которую используют обитатели почвенной толщи. В целом, комплекс функциональных групп А и С является маркером процессов силватизации в пределах изучаемого полигона.

Функциональная группа D представлена ультрагигрофилами: палюдантом *L. rubellus* и пратантом *T. rathkii*. Позитивные значения оси 1 отражают такие свойства микросайтов, к которым тяготеют представители группы D, как повышенная влажность и пониженная твердость почвы в сочетании с большой высотой травостоя.

Функциональная группа В наиболее многочисленна в пределах изучаемого полигона и объединяет мегатрофных сапрофагов, среди которых широко представлены степанты. Низкая твердость почвы на средней глубине (ось 2), вполне вероятно, является не причиной, а следствием обилия дождевых червей-почвороев, которые преимущественно составляют группу В.



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

Таким образом, экологическая специализация мезопедобионтов, которая установлена в масштабе межбиогеоценотического разнообразия и экологических градиентов, преломляется в контексте конкретных условий и принимает форму функциональных группировок. Экоморфический анализ позволяет установить природу этих локальных образований и провести интерпретацию с точки зрения условий конкретного биотопа.

Важным инструментом описания экологической структуры животного населения является её отображение в географическом пространстве. Пространственная изменчивость RLQ-осей представлена на рис. 6.

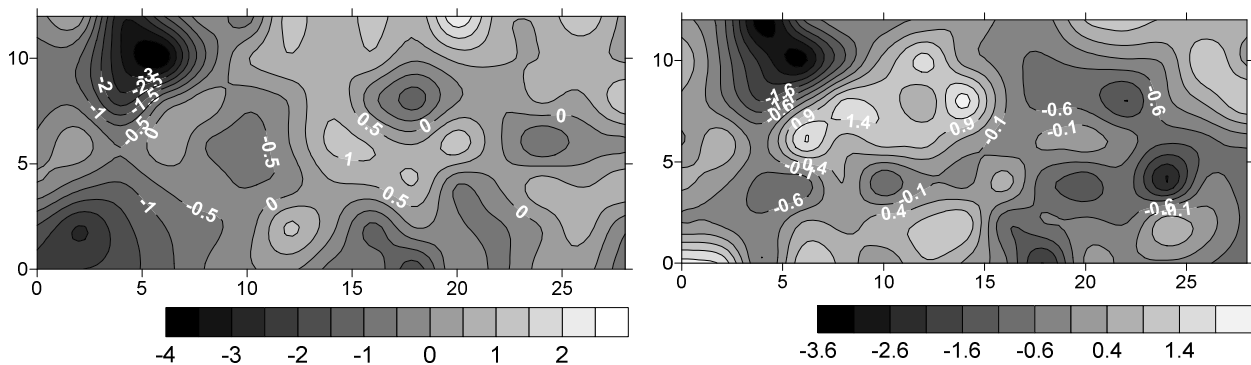


Рис. 6. Пространственная изменчивость RLQ-осей (слева – верхняя часть склона, справа – нижняя).

Общая конфигурация изменчивости осей 1 и 2 имеет мозаичный характер: области повышенного (или пониженного) значений осей характеризуются округло-амебоидной формой, которые вместе создают сложную мозаику. Относительная однородность изучаемого участка, находящегося практически в центре лесопаркового массива, выражается в отсутствии четко выделяемых трендов изменчивости как эдафических факторов, так и структуры сообщества мезопедобионтов. Вероятно, пространственная организация фитоценоза и почвенного покрова являются ведущими причинами структурирования почвенного животного населения.

Выводы

Процедура RLQ-анализа позволяет оценить взаимосвязь трех важнейших характеристик почвенной экосистемы: эдафических факторов, видового разнообразия и его экоморфической структуры. Экоморфы отражают особенности адаптации животных к различным аспектам биогеоценотического окружения. В реалиях конкретного сообщества наблюдается сопряженная изменчивость экоморф, что открывает возможность дать объемную характеристику его экоморфической организации. В пределах относительно однородного участка наблюдается четкая дифференциация животного населения на функциональные группировки. Реальность их существования подтверждается не только статистически, но, что особенно важно, содержательной интерпретацией взаимосвязи экоморфических маркеров группировок и индикаторов экологических свойств почвы как среды обитания. Варьирование свойств в пределах микросайтов приводит к перестройке экологической структуры животного населения почвы. Гетерогенность почвенного тела и мозаичность растительного покрова приводят к формированию паттернов пространственной организации животного населения почвы, которые индицируют ценотическую неоднородность мезопедобионтов, которая проявляет себя также на уровне гигроморф, топоморф, трофоценоморф и трофоморф.

Список литературы

1. *Акимов М. П.* Биоморфический метод изучения биоценозов / М. П. Акимов // Бюллетень МОИП. – Т. LIX (3). – С. 27–36.
2. *Акимов М. П.* Биоценотическая рабочая схема жизненных форм – биоморф / М. П. Акимов // Науч. зап. Днепропетр. гос. ун-та. – 1948. – С. 61–64.
3. *Акимов М. П.* Сравнительный биоценотический анализ животного населения порожистой части Днепра и Днепровского водохранилища в первые годы его существования / М. П. Акимов, А. И. Берестов // Сб. работ биол. ф-та ДГУ. Науч. зап. – 1948. – Т. XXXII. – С. 161–176.
4. *Алеев Ю. Г.* Экоморфология / Ю. Г. Алеев. – К.: Наук. думка, 1986. – 424 с.
5. *Апостолов Л. Г.* Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов юго-востока Украины: Автореф. дис. ... докт. биол. наук / Л. Г. Апостолов. – Харьков, 1970. – 45 с.
6. *Бельгард А. Л.* Лесная растительность юго-востока СССР / А. Л. Бельгард. – К.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
7. *Бельгард А. Л.* Степное лесоведение / А. Л. Бельгард. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
8. *Жуков О. В.* Екоморфічний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О. В. Жуков. – Д.: Вид-во «Свідлер А. Л.», 2009. – 239 с.
9. *Жуков О. В.* Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах. – Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с.
10. *Кашкаров Д. Н.* Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров. – Л.: Учпедгиз, 1945. – 383 с.
11. *Кашкаров Д. Н.* Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров. – М.–Л.: Медгиз, 1938. – 602 с.

12. *Кашкаров Д. Н.* Среда и общество (основы синэкологии) / Д. Н. Кашкаров. – М.: Медгиз, 1933. – 244 с.
13. *Криволицкий Д. А.* Жизненные формы и биологическое разнообразие животных / Д. А. Криволицкий // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1999. – Т. 104, вып. 5. – С. 61–67.
14. *Пахомов А. Е.* Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема / А. Е. Пахомов, О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біол. Екол. – 2013. – 21 (1). – С. 51–57.
15. *Тарасов В. В.* Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів / В. В. Тарасов. – Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 276 с.
16. *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.
17. *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.
18. *Bernhardt-Romermann M.* On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses / M. Bernhardt-Romermann, C. Romermann, R. Nuske et al. // Oikos. – 2008. – Vol. 117. – P. 1533–1541.
19. *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, P. Legendre // Ecological Applications. – 2011. – Vol. 21 (2). – P. 363–377.
20. *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.
21. *Doledec S.* Niche separation in community analysis: a new method / S. Doledec, D. Chessel, C. Gimaret-Carpentier // Ecology. – 2000. – Vol. 81. – P. 2914–2927.
22. *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.
23. *Friederichs K.* Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie / K. Friederichs. – Berlin: Parey, 1930. – Bd. 1. – 417 s.; Bd. 2. – 463 s.
24. *Gams H.* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Bergiffsklarung und Methodik der Biocoenologie / H. Gams // Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich. – 1918. – № 63. – S. 293–493.
25. *McGill B. J.* Rebuilding community ecology from functional traits / B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // Trends Ecol. Evol. – 2006. – Vol. 21. – P. 178–185.
26. *Minden V.* Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts / V. Minden, S. Andratschke, J. Spalke et al. // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2012. – Vol. 14. – P. 183–192.
27. *Mouillot D.* Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities / D. Mouillot, S. Spatharis, S. Reizopoulou et al. // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. – 2006. – Vol. 16. – P. 469–482.
28. *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.
29. *Pennisi B. V.* 3 ways to measure medium EC / B. V. Pennisi, M. van Iersel // GMPro. – 2002. – Vol. 22 (1). – P. 46–48.
30. *Santoul F.* Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France / F. Santoul, J. Cayrou, S. Mastrorillo, R. Cereghino // Journal of Fish Biology. – 2005. – Vol. 66. – P. 301–314.
31. The R Foundation for Statistical Computing. – 2010. – R Version 2.12.1.
32. *Thuiller W.* Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for *Leucadendron* taxa / W. Thuiller, S. Lavorel, G. Midgley et al. // Ecology. – 2004. – Vol. 85. – P. 1688–1699.

33. Tonn W. M. Intercontinental 1 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.

34. 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.

Поступила в редакцію 02.11.2013

Принята в печать 23.11.2013

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

ECOMORPH AND SPATIAL ORGANIZATION OF MESOPEDOBIONTS OF DNEPROPETROVSK FOREST-PARK

¹*Oles Gonchar Dnepropetrovsk National University, Nauchnaya Str., 10/17, Dnepropetrovsk, 49000, Ukraine*

²*Dnepropetrovsk State Agrarian University, Voroshilov Str., 25, Dnepropetrovsk, 49000, Ukraine*

e-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

In work presented the results of studying of the spatial organization of soil mesofauna of the artificial forest planting have been processed by OMI- and RLQ-analysis methods. Researches are held to June, 5th, 2011 in Oles Gonchar University botanic garden (earlier – territory of park of Yu. Gagarin, Dnepropetrovsk). The studied plot is situated on the Krasnopostachekaya balka valley slope (48°25'58.01" N, 35°2'25.74" E). The plot consists of 15 transects directed in down slope direction. Each transect is made of seven sample points. The distance between points is 2 m. The coordinates of lower left point have been taken as (0; 0). The plot represents artificial forest-park planting. The vegetation has typically forest mesotrophic and mesophylic character. 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, stepants and paludants, gygrophiles, 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 have been found as soil humidity gradient and edafic properties variability caused features of a forest 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 diversity of forms and comparing 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. The organization of communities of soil animals may be considered 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 RLQ-analysis, show regular patterns of spatial variability. Local functional groups are characterized by ecological characteristics which reflect 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 epigeic (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. Akimov, M.P. (1954). The Biomorfic method of biogeocenosis studying. *Bull. Mosc. Soc. Natur. Biological Series*, LIX(3), 27-36.

2. Akimov, M.P. (1948). Biotsenosis working scheme of vital forms – biormorphes. Nauch. bull. Dnepropetrovsk State University, 61-64.
3. Akimov, M.P., & Berestov, A.I. (1948). Comparative biogeocoenotic analysis of the animal community of a rapids part of Dnepr and the Dneprovsky water basin in the first years of its existence. Collection of works the biologist. Faculty, XXXII, 161-176.
4. Aleev, J.G. (1986). Ekomorfologija. Kiev: Naukova dumka, 424 p.
5. Apostolov, L.G. (1970). Entomofauna of forest biogeocoenosis of the southeast of Ukraine. Kharkov, 45 p.
6. Belgard, A.L. (1950). Forest vegetation of the southeast UkrSSR. Kiev: Publishing house KGU, 263 p.
7. Belgard, A.L. (1971). Steppe forest science. Wood industry, 336 p.
8. Zhukov, O.V. (2009). Soil animals community consortia ecomorphic analysis. Dnipropetrovsk, 239 p.
9. Zhukov, O.V., Pahomov, O.E., & Kunah, O.M. (2007). Ukraine Biological diversity. Dnipropetrovsk region. Earthworms (Lumbricidae). Dnipropetrovsk, 371 p.
10. Kashkarov, D.N. (1945). Bases of ecology of animals. Leningrad, 383 p.
11. Kashkarov, D.N. (1938). Bases of ecology of animals. Moscow, 602 p.
12. Kashkarov, D.N. (1933). Environment and a community (bases of sinecology). Moscow, 244 p.
13. Krivolutsky, D.A. (1999). Vital forms and a biological diversity of animals. Bull. Mosc. Soc. Natur. Biological Series, 104, 61-67.
14. Pahomov, A.E., Kunah, O.N., Zhukov, A.V., & Baljuk, Yu.A. (2013). The spatial organisation of an ecological niche of urbazem soil mesofauna. Vestnik Dnepropetrovskogo universiteta, 21(1), 51-57.
15. Tarasov, V.V. (2005). Dnipropetrovsk and Zaporogie region flora. Dnipropetrovsk, 276 p.
16. Angermeier, P.L., & Winston, M.R. (1998). Local regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia. Ecology, 79, 911-927.
17. Austen, D.J., Bayley, P.B., & Menzel, B.W. (1994). Importance of the guild concept to fisheries research and management. Fisheries, 19, 12-20.
18. Bernhardt-Romermann, M., Romermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W., & Stadler, J. (2008). On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses, 117, 1533-1541.
19. Brind'Amour, A., Boisclair, D., Dray, S., & Legendre, P. (2011). Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach. Ecological Applications, 21(2), 363-377.
20. Doledec, S., Chessel, D., Ter Braak, C.J.F., & Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. Environ. Ecol. Stat., 3, 143-166.
21. Doledec, S., Chessel, D., & Gimaret-Carpentier, C. (2000). Niche separation in community analysis: a new method. Ecology, 81, 2914-2927.
22. Dray, S., Pettorelli, N., & Chessel, D. (2002). Matching data sets from two different spatial samples. J. Veg. Sci., 13, 867-874.
23. Friederichs, K. (1930). Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Berlin: Parey, 1, 417 p.; 2, 463 p.
24. Gams, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Bergiffsklarung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich, 63, 293-493.
25. McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. Trends Ecol. Evol., 21, 178-185.
26. Minden, V., Andratschke, S., Spalke, J., Timmermann, H., & Kleyer, M. (2012). Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 14, 183-192.
27. Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A., & Do Chi, T. (2006). Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 16, 469-482.
28. Olden, J.D., & Jackson, D.A. (2002). A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. Freshwater Biology, 47, 1976-1995.
29. Pennisi, B.V., & van Iersel, M. (2002). 3 ways to measure medium EC. GMPro, 22(1), 46-48.
30. Santoul, F., Cayrou, J., Mastroillo, S., & Cereghino, R. (2005). Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France. Journal of Fish Biology, 66, 301-314.
31. The R Foundation for Statistical Computing (2010). R Version 2.12.1.
32. Thuiller, W., Lavorel, S., Midgley, G., Lavergne, S., & Rebelo, T. (2004). Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for Leucadendron taxa. Ecology, 85, 1688-1699.
33. Tonn, W.M., Magnuson, J.J., Rask, M., & Toivonen, J. (1990). Intercontinental I comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. The American Naturalist, 136, 345-375.
34. Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? Trends in Ecology and Evolution, 12, 266-269.

Received: 02.11.2013

Accepted: 23.11.2013