

Diversity and phytoindication ability of plant community

O.V. Zhukov^{1*}, O.M. Kunah¹, Y.Y. Dubinina², D.S. Ganzha³

¹*Oles Honchar Dnipro National University
Gagarina Prospekt 72, Dnipro, Ukraine, 490102*

²*Melitopol Institute of Ecology and Social Technologies, Open International University "Ukraine»
Melitopol, Ukraine*

³*Natural reserve "Dnieper-Orilsky"
Dnipropetrovsk region, Dniprovskiy district, town Obukhovka, Ukraine.*

E-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

Tel.: +380985079682

Submitted 23.09.2017. Accepted 02.11.2017

The role of β -diversity of plant communities as a factor in its phytoindication significance has been revealed. We studied the continuously flooded semi-light elm-oakery with blackberry De" 2-3 in the river Dnipro floodplain within the nature reserve of "Dnipro-Orelsky". Plant community relates to suballiance *Ulmenion minoris* Oberdorfer 1953 union *Alnion incanae* Pawlowski 1928 Null-order alfa diversity is 8.74 (95% confidence interval 8,62–8,91). Null-order beta-diversity is at the level of 6,86 (6,44–7,17), and gamma diversity is at the level of 60 (56,01–63,01). Environmental factors identified using phytoindication approach have been found to be correlated with each other, resulting in the formation of their regular complexes. The complex nature of the aggregate environmental factors that describes a multidimensional factor-1, can be identified as the result of forest perturbation (according Visotsky). Less important multidimensional factors in their mathematical properties are close to ordinary phytoindicator factors. Structuring of β -diversity indicates that the plant species differ in their informational value to indicate a variety of environmental factors. Established plants clusters represent a plurality of kinds, characterized by the highest information value to indicate certain factors. Indicator ability of the vegetation to display the action of environmental factors spatially heterogeneous. In condition when the neutral or random factors prevail over phytoindicator useful information, there is disinformation on the relevant factors. The disinformation zones established for all multi-dimensional factors and they have a specific spatial location.

Key words: diversity; phytoindication; ecomorphes; information value of the indicator; the spatial variation

Різноманіття та фітоіндикаційні можливості рослинного угруповання

О.В. Жуков^{1*}, О.М. Кунах¹, Ю.Ю. Дубініна², Д.С. Ганжа³

¹*Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара
Дніпро, Україна*

²*Мелітопольський інститут екології та соціальних технологій
Відкритого міжнародного університету «Україна»
Мелітополь, Україна*

³*Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський»
Дніпропетровська область, Дніпровський район, смт Обухівка, Україна.*

**E-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru*

Встановлена роль β -різноманіття угруповання рослин як чинника його фітоіндикаційної цінності. Досліджено тривалозаплавний в'язо-дубняк з ожиною De" 2-3 з напівосвітленим світловим режимом у заплаві р. Дніпро у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський». Рослинне угруповання належить до підсоюзу *Ulmenion minoris* Oberdorfer 1953 союзу *Alnion incanae* Pawlowski 1928. Альфа-різноманіття нульового порядку становить 8,74 (95 % довірчий інтервал становить 8,62–8,91). Бета-різноманіття знаходиться на рівні 6,86 (6,44–7,17), а гама-різноманіття – на рівні 60 (56,01–63,01). Встановлено, що екологічні фактори, які ідентифіковані за допомогою фітоіндикаційного підходу, скорельовані між собою, внаслідок чого формуються регулярні їх комплекси. Найважливіші фактори, які характеризують варіювання основної частини екологічних умов, мають найбільш складну природу. Для їх інтерпретації більш прийнятним є застосування більш загальних понять. Складний характер сукупності екологічних факторів, який описує багатовимірний фактор 1, можна ідентифікувати як результат дії лісової пертиненції (за Висоцьким). Менш важливі багатовимірні фактори за своїми математичними властивостями наближаються до ординарних фітоіндикаційних факторів. Структурування β -різноманіття вказує на те, що види рослин розрізняються за своєю інформаційною цінністю для індикації різних екологічних факторів. Встановлені кластери рослин представляють собою сукупності видів, які характеризуються найбільшою інформаційною цінністю для індикації певних факторів. Індикаторні можливості рослинного покриття для відображення дії екологічних факторів просторово неоднорідні. За умов, коли фактори нейтральної або випадкової природи переважають корисну фітоіндикаційну інформацію, то виникає дезінформація про відповідний фактор. Зони дезінформації встановлені для усіх визначених факторів і вони мають специфічний просторовий розподіл.

Ключові слова: різноманіття; фітоіндикація; екоморфи; інформаційна цінність індикатора; просторове варіювання

Теорія екологічної ніші забезпечує основу для застосування біоіндикації, коли сукупність видів угруповання дозволяє зробити висновок про властивості навколишнього середовища (Wagner et al., 2007; Szymura et al., 2014). Фітоіндикаційні оцінки часто виступають як добрі маркери реальних умов навколишнього середовища (Diekmann, 2003). У лісовому господарстві фітоіндикаційні оцінки, одержані на основі флористичного складу підліску, застосовуються як релевантні показники продуктивності лісових екосистем, які за своєю прогностичною здатністю не поступаються абіотичним маркерам середовища (Bergès et al., 2006).

Існують причини за яких біоіндикація має переваги порівняно з інструментальними вимірюваннями властивостей середовища (Szymura et al., 2014). Рослини, які застосовуються у біоіндикації, віддзеркалюють те, що важливе для них, а не те, що обрав у якості об'єкту вимірювання дослідник. Рослини інтегрують всі важливі чинники у просторі та часі, тоді як інструментальні вимірювання представляють тимчасовий зріз ситуації (Zonneveld, 1983; Zelený, Schaffers, 2011).

У деяких дослідженнях показано, що фітоіндикаційні оцінки є кращими предикторами видів рослин, ніж вимірювані змінні (Dupré, Diekmann, 1998, Smart et al., 2010). Але виникає проблема логічного кола (тавтології) при спробах пояснити патерни рослинності зі застосуванням біоіндикації (Szymura et al., 2014). Це виникає внаслідок того, що фітоіндикаційні оцінки екологічних факторів мають походження з двох джерел. Це фітоіндикаційні значення окремих видів, які вказують на їх екологічні особливості та композиція видів у геоботанічному описі, на основі якого робиться фітоіндикаційне оцінювання. Ефект збереження у фітоіндикаційній оцінці інформації про композицію видів та їх подібність або відмінність до інших композицій має назву «проблеми подібності» (Zelený, Schaffers, 2012).

Фітоіндикаційні шкали застосовувались для оцінки форм гумусу та якості ґрунту в лісах (Möller, 1997), вивчення екології міської флори (Wittig, Durwen, 1982) та для оцінки екологічних ризиків (Latour et al. 1994). За допомогою фітоіндикаційних шкал Дідуха пояснено особливості просторової варіабельності твердості ґрунту (Zhukov, Zadorozhnaya, 2016). Шкали Елленберга показали свою ефективність для біоіндикації атмосферних випадінь азоту та кислотності ґрунтів у хвойних лісах. Їх чутливість менша, ніж осей, одержаних внаслідок RDA-аналізу, але за допомогою фітоіндикації можна генерувати гіпотези про причини трансформації угруповань рослин (van Dobben et al., 1999).

Фітоіндикаційні шкали можуть застосовуватися для підбору найкращих стратегій менеджменту навколишнього середовища (Decocq et al., 2004). Фітоіндикація є ефективною для валідації прогнозування динаміки вологи у ґрунті. Показано, що індикаторні значення вологості Елленберга пропонують альтернативу фізичним гідрологічним моделям для прогнозування режиму вологості (Häring et al., 2013). Фітоіндикаційна шкала вологості застосована як сурогатна змінна навколишнього середовища при моделюванні біорізноманіття (Merunková, Chytrý, 2012). На підставі того, що шкала багатства ґрунту на азот Елленберга є добрим предиктором продуктивності трав'яного покриття, запропоновано змінити її назву на «шкалу продуктивності» (Wagner et al., 2007; Axmanová et al., 2012).

Широке застосування фітоіндикаційних шкал для вирішення екологічних проблем ставить питання про загальну надійність одержуваних результатів (Otýrková, 2009). Середні значення фітоіндикаційних шкал можуть бути робастними показниками навіть за умов неповноти списку видів в рослинному угрупованні. Стійкість фітоіндикаційних оцінок до неповноти флористичних списків обумовлена їх зв'язком з найстійкішими структурними особливостями угруповання, а саме до домінантної структури. Покращені локальні оцінки екологічних факторів можна одержати за рахунок особливостей рідкісних видів (Ewald, 2003a). Видовий склад угруповання та кількість видів залежать від розмірів дослідної площадки (Rosenzweig, 1995). Встановлено, що фітоіндикаційні оцінки екологічних факторів не мають відмінностей серед площадок різних розмірів як у гомогенних, так і у гетерогенних ділянках (Otýrková, 2009).

Авторка дослідження вважає, що цей результат є наслідком того, що види, які зустрічаються на ділянках усе більшого розміру мають подібні значення фітоіндикаційних шкал як і ті, які вже знайдено раніше.

Порівняння між вимірюваними значеннями властивостей середовища та їх фітоіндикаційними оцінками вказує на їх високий рівень відповідності (Diekmann, 1995; Diekmann, Falkengren-Grerup, 1998), що дозволяє застосовувати їх для моделювання розподілу видів (Brunet et al., 2000). Фітоіндикаційні шкали широко застосовуються для інтерпретації результатів ординації угруповань рослин (Zhukov, 2015). Така процедура може бути зворотною: на основі значень осей ординації можна встановити індикаторні значення для видів рослин, для яких вони були не відомі (Persson, 1981). Підхід до застосування фітоіндикаційних шкал для великомасштабного картографування запропонований у роботі Я. П. Дідуха й соавт. (Diduh et al., 1997). Він складається з ординації рослинного угруповання методами аналізу головних компонент і наступною ідентифікацією виділених компонент за допомогою фітоіндикаційних шкал (Emshanov, 1999).

Мозаїки класифікуються за допомогою ієрархічного кластерного аналізу. Результати кластерного аналізу використовувалися для процедури дискримінантного аналізу, в якому в якості предикторів застосовувалися фітоіндикаційні оцінки, отримані для кожного сайту. Такий підхід використовується для оцінки ефективності фітоіндикації як інструмента вивчення факторів мозаїчності. Дані фітоіндикації застосовуються для оцінки аутоекологічних особливостей молюсків і структури їх угруповання (Horsák et al., 2007; Dvořáková, Horsák, 2012).

Для описання преференції середовища існування молюском *Vertigo geyeri* Lindholm, 1925 у межах Польщі та Словаччини успішно були застосовані фітоіндикаційні шкали Елленберга (Schenkova et al., 2012). За допомогою фітоіндикаційного оцінювання основних трендів мінливості екологічних умов і на основі оцінок властивостей середовища за показниками рослинності верифіковані екоморфи ґрунтових тварин (Zhukov et al., 2016).

Фітоіндикаційний підхід дозволив ідентифікувати властивості екотонної зони ліс-степ (Erdős et al., 2013). Фітоіндикаційні дані надають можливості апроксимації параметрів навколишнього середовища там, де вони не були зафіксовані інструментальними методами (Tichý et al., 2010). Така апроксимація важлива для аналізу історичних даних, які можуть надати відомості про зміни властивостей середовища у часі (Szymura et al., 2014).

Динаміку в часі багатьох факторів середовища в різних типах рослинного покриву було відстежено за допомогою відомостей про композицію видів у лісах (Wittig et al., 1985; Hédli, 2004), на луках (Bennie et al., 2006) та рудеральних угрупованнях (Ejrnæs et al., 2003; Lososová et al., 2004).

Не дивлячись на широке застосування, надійність фітоіндикації зазнала критики з різних аспектів. Фітоіндикаційні шкали не є такими, що одержані внаслідок систематичних польових вимірювань, але є у своїй більшості такими, що базуються на інтуїції польових екологів. Тому вони більшою мірою є суб'єктивними і зміщена вибірка даних може призвести до неточностей в оцінці властивостей середовища (Økland, 1990).

Екологічні особливості рослин змінюються в географічному аспекті, але у обмеженій кількості досліджень проведено вивчення кореляції фітоіндикаційних шкал з властивостями середовища у географічному контексті (Dzwonko, 2001; Gégout, Krizova, 2003; Hájková et al., 2008; Balkovič et al., 2012). Види не є константними стосовно їх екологічних потреб, тому вони можуть мати різні індикаторні значення у різних частинах їх ареалу (Hill et al., 2000). Тому глобальні індикаторні системи не можуть бути надійні, що спонукає розробку локальних або регіональних індикаторних систем (Godefroid, Dana, 2007).

Безпосереднє порівняння результатів біоіндикації з вимірюваними властивостями середовища вказує на наявність проблеми адекватності інтерпретації біоіндикації в термінах екологічних градієнтів (Schaffers, Sýkora, 2000; Wamelink et al., 2002, 2005). Дослідження вказують, що шкала вмісту азоту чітко віддзеркалює продуктивність екосистем, хоч продуктивність залежить не тільки від азоту, але й від вмісту інших поживних речовин (Hill, Carey, 1997; Schaffers, Sýkora, 2000; Wagner et al., 2007; Axmanová et al., 2012). Найменший вміст вологи у ґрунті краще корелює з індикаторною шкалою вологості, ніж середнє значення вмісту вологи в ґрунті, що свідчить про те, що шкала вологості Елленберга найбільш чутлива до стійкості рослин до літньої засухи (Scheffer, Sýkora, 2000). Слід відзначити, що ґрунтове рН не є поживною речовиною саме по собі, але впливає на загальну доступність поживних речовин в ґрунті та тому впливає на продуктивність (Wagner et al., 2007).

Чим коротший градієнт середовища, тим слабша надійність відповідної індикаторної шкали (Dieckman, 1995, 2003). Для коротких градієнтів фітоіндикаційні оцінки варіюють несуттєво та можуть зазнавати більш суттєвого впливу випадкових флуктуацій в композиції видів, ніж екологічного градієнту (Diekmann, 2003). Просторовий розподіл рослин на ділянці віддзеркалює неоднорідність середовища, тому значення фітоіндикаційних оцінок можуть відрізнятися між сайтами завдяки великомасштабній гетерогенності (Robertson et al., 1988; Kelly, Canham, 1992). Так, патерни просторової гетерогенності доступного азоту співрозмірні з патернами рослинного угруповання, що дозволяє припустити, що гетерогенність просторового розподілу азоту визначає структуру угруповання рослин (Robertson et al., 1988). Було показано, що бета-різноманіття рослинних угруповань збільшується зі зменшенням розмірів пробного майданчику (Økland et al., 1990; Otýpková, Chytrý, 2006).

Фітоіндикаційні оцінки тісно між собою скорельовані (Didukh, Kuzemko, 2014; Szymura et al., 2014). Встановлена позитивна кореляція між шкалами вологості та вмісту азоту та негативна – між шкалами освітлення і вмісту азоту (Cornwell, Grubb, 2003), а також рН та вмісту азоту (Wagner et al., 2007). У лісах Німеччини кальцефільні види мають перевагу в оселищах, які забезпечені більшою кількістю азоту та мають більший рівень освітлення, але менш вологі (Ewald, 2003). Види, які адаптовані до вилугуваних кислих ґрунтів мають більше поширення у океанічному кліматі (Chytrý, 1995).

Значна кількість рослин демонструє залежність оптимальних значень вологості та кислотності ґрунту від взаємодії цих градієнтів. Такі взаємні кореляції між фітоіндикаційними шкалами здатні призводити до зміщених біоіндикаційних

оцінок (Pakeman et al., 2008). У довготривалих експериментах з внесення добрив у лучні екосистеми фітоіндикаційні оцінки континентальності та вологості змінювались, хоч вологість ґрунту та клімат змін не зазнавали (Chytrý et al., 2009). Цей ефект був результатом взаємної кореляції фітоіндикаційних шкал. Так, на здобраних ділянках переважали види, які більш вимогливі до вмісту поживних речовин, які одночасно характеризуються меншими значеннями за шкалою континентальності та більшими – за шкалою вологості (Chytrý et al., 2009). Кореляція між фітоіндикаційними шкалами дозволяє визначити групи лімітуючих екологічних факторів, які структурують рослинне угруповання. Завдання пошуку таких груп може бути виконана за допомогою аналізу головних компонент (Diduh, 2011).

Актуальною проблемою екології є з'ясування питання взаємозв'язку різноманіття екологічних систем та їх функцій, а також різноманіття та стійкості екосистем (Zhukov, 2009).

Класичні індекси різноманіття, які широко використовуються в екологічній практиці (Шеннона, Сімпсона, Бергера-Паркера, Маргалефа і т. ін.) не дозволяють встановити однозначні залежності різноманіття з функціональністю і стійкістю екосистем (Zhukov, 2006). Основним недоліком таких показників є те, що вони не враховують відносини відмінності/подібності між видами, які в свою чергу характеризують організацію угруповань живих організмів (Zhukov, 2009). Фітоіндикаційні шкали Д. М. Циганова (Tsyganov, 1983) використовувалися для описання ієрархічного аспекту різноманітності рослинних угруповань (Zhukov et al., 2013).

Фітоіндикаційні шкали віддзеркалюють різноманіття ставлення окремих рослин до факторів середовища. Фактори середовища, у свою чергу, структурують угруповання, що надає основу для оцінки екологічних умов на основі інтегрування аутоекологічних особливостей окремих рослин, представлених фітоіндикаційними шкалами. Таким чином, різноманіття угруповань рослин є джерелом та причиною інформаційної цінності для індикації зовнішніх факторів. Різноманіття угруповань може бути структуроване на α , β та γ -різноманіття (Whittaker, 1970).

Підхід MDM (*multinomial diversity model*) дозволяє знайти зв'язок різноманіття Шеннона з множинними предикторами, або структурувати β -різноманіття (De'ath, 2012; Zhukov, Shatalin, 2016). У своєму дослідженні ми у якості множинних предикторів застосували багатовимірні фактори, які одержані на основі фітоіндикаційних шкал рослин угруповання. Такий методичний підхід може дозволити з'ясувати значення β -різноманіття у формуванні індикаційної цінності рослин для ідентифікації екологічних факторів.

Ціллю нашого дослідження є встановити роль β -різноманіття угруповання рослин як чинника його фітоіндикаційної цінності.

Матеріали та методи

На території заповідника «Дніпровсько-Орільський» представлений комплекс рослинних угруповань, типовий для заплави й арени р. Дніпра в умовах степової зони. Лісова рослинність (за даними лісовпорядкування, станом на 2008 р.) займає 1574,3 га (41,8% території). У підвищеній частині заплави та по вузьких гривах між протоками переважають ліси дуба звичайного (*Quercus robur*) (близько 400 га), а на нижчих рівнях заплави та по островах Дніпра переважають ліси верб білої (*Salix alba*) (80 га), тополь білої і чорної (*Populus alba*, *P. nigra*) (близько 400 га). Листяні ліси мають переважно природне походження, однак до 70 % їх площ складають порослеві деревостани другої-третьої генерації.

У притерасній заплаві збереглося два острівці лісу з домінуванням вільхи чорної (*Alnus glutinosa*) (2 га) (Manyuk, 2005). Ліси дуба звичайного представлені в заповіднику в'язо-дубняками та дубняками середньозаплавного типу (Manyuk, 1998; Manyuk, 2001).

Відповідно до загальним підходам (Rysin et al., 1988; Smirnova et al., 1990) розмір пробного полігону знаходиться у межах 0,8–1 га. Такої площі достатньо для описання найменших груп деревостану, підліску та трав'яного покриву лісів помірної зони. Враховуючи специфіку степової зони України, де ліси виростають в умовах географічної невідповідності (за Бельгардом, 1971), такий розмір важко досягти на практиці. Реальний розмір полігону у межах одного типу лісу не переважає 0,1–0,5 га, а для деяких груп, наприклад солонцові дубняки та діброви площа може обмежуватися 100–200 м² при ширині 5–20 м (Emshanov, 1999). Для степової зони України застосування пробних полігонів зі співвідношенням сторін 1:4 – 1:8. У межах полігону закладаються 4–6 паралельних трансект. Полігони вкладаються у межі однотипного геоморфологічного елементу та мають достатню територію, щоб набрати необхідний об'єм вибірки (Emshanov, 1999). Полігон знаходиться в межах лісового масиву в приуслівій заплави р. Дніпро.

Мікрорельєф має вирівняний характер з деяким підвищенням у північному напрямку. Характерні ділянки з порушеним ґрунтовим покривом у результаті педотурбаційної активності кабана. Полігон складається з 15 трансект, а кожна трансекта складена з 7 пробних майданчиків. Відстань між рядами в полігоні становить 3 м (рис. 1). Кожний майданчик представляє собою квадрат розміром 3×3 м. У межах кожного майданчика було проведене геоботанічне описання рослинності.

Я.П. Дідух (Diduh, 2012) виділяє едафічні та кліматичні фітоіндикаційні шкали. До едафічних належать показник гідроморф (Hd), змінність зволоження (fH), аерація (Ae), кислотний режим (Rc), сольовий режим (Sf), вміст карбонатних солей (Ca), вміст у ґрунті засвоєваних форм азоту (Nf). До кліматичних належать шкали за чотирма факторами: терморежим (Tm), омброрежим (Om), кріорежим (Cr) і континентальність клімату (Kl).

Крім зазначених, виділяється ще шкала освітлення (Lc), яку можна охарактеризувати як мікрокліматичну шкалу. Можна припустити, що едафічні шкали та шкала освітлення будуть чутливі до варіабельності властивостей ґрунту на рівні окремої точки, що може бути основою для застосування фітоіндикаційних шкал для великомасштабного картографування. Теплові властивості ґрунтів індикуються шкалою терморежиму, а гідротермічні – шкалою омброрежима (Diduh, 2012).

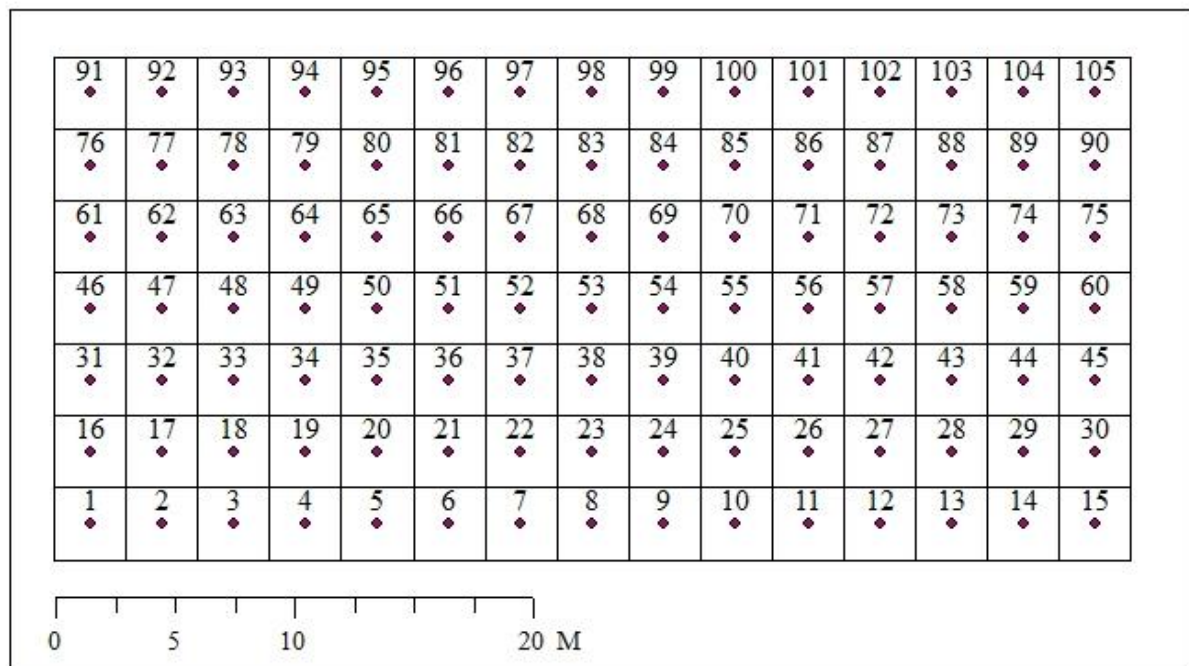


Рис. 1. Схема полігону та розміщення пробних ділянок

Екоморфи рослин наведені за О. Л. Бельгардом (Belgard, 1950, 1971) і В. В. Тарасовим (Tarasov, 2005, 2012). Бальна оцінка екоморф наведена за Н. М. Матвєєвим (Matveev, 2011). Ценоморфи представлені степантами, пратантами, псамофітами, сільвантами і рудерантами. Гігоморфи представлені ксерофітами (рівень вологості 1), мезоксерофітами (рівень вологості 2), ксеромезофітами (рівень вологості 3), мезофітами (рівень вологості 4), гігомезофітами (рівень вологості 5). Рівень вологості едафотопу за гігоморфічною структурою (H_{ygr}) оцінено як:

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

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

Трофоморфи представлені оліготрофами (рівень трофності 1), мезотрофами (рівень трофності 2) і мегатрофами (рівень трофності 3). Рівень трофності едафотопу за трофоморфічною структурою ($Troph_B$) оцінено як:

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

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

Геліоморфи представлені геліосціофітами (рівень освітлення 2), сціогеліофітами (рівень освітлення 3), геліофітами (рівень освітлення 4). Рівень освітлення едафотопу за геоліоморфічною структурою (Hel) оцінено як:

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

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

Поширеним підходом для обліку різноманіття множини сайтів є концепція α , β і γ -різноманіття (Jost, 2007; Tuomisto, 2010). Для множини з N сайтів, ${}^1H_\alpha$ буде просто середнім значенням ентропій окремих сайтів:

$${}^1H_\alpha = - \sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^S p_{ij} \ln p_{ij} / N$$

Із чого витікає, що ${}^1D_\alpha$ являє собою геометричне середнє різноманіття сайтів. Величина ${}^1H_\gamma$ є ентропією відносних чисельностей усереднених по сайтах і може бути представлена у такий спосіб:

$${}^1H_\gamma = - \sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^S p_{ij} \ln p_i / N,$$

де p_i – відносна чисельність виду i , усереднена по N сайтах.

Обертання видів між сайтами визначається як ${}^1D_\beta = {}^1D_\gamma / {}^1D_\alpha$ (Jost, 2007), звідки витікає, що ${}^1H_\beta = {}^1H_\gamma - {}^1H_\alpha$. Фракціонування різноманіття виконано за допомогою мультиноміального моделювання різноманіття (De'ath, 2012). Розрахунки виконані у програмній оболонці Project R "R: A Language and Environment for Statistical Computing" (<http://www.R-project.org/>), бібліотека MDM (<https://cran.r-project.org/web/packages/MDM/index.html/>).

Фітоіндикаційні шкали наведені за Я. П. Дідухом (Didukh, 2011). Фітоіндикаційна оцінка градацій екологічних факторів проведена за Г. Н. Бузуком і О. В. Созиновим (Buzuk, Sozinov, 2009). Для дослідження синтаксономічного статусу перехідних «екотонізованих» ценозів (або амфіценозів) ми застосували метод еколого-ценотичних груп, узявши до уваги їх приуроченість до класів системи Браун-Бланке, адже класи (на відміну від асоціацій) чітко екологічно відмінні (Goncharenko et al., 2013). У результаті застосування методу можна одержати фітосоціологічний спектр (ФЦС) угруповання. Для розрахунку афінитету виду ми використовували відомості, наведені у базі даних, яка є додатком до

роботи «Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of plant, lichen, and algal communities» (Mucina et al., 2016). У цій базі наведено відомості про приналежність виду до числа діагностичних для одного або декількох класів. Також урховувались відомості з синтаксономічних публікацій для аналогічних угруповань. Для видів дослідженого угруповання один вид може бути діагностичним для одного або для шістьох класів. Відповідно, найбільший афінітет буде у випадку, коли вид є діагностичним для одного класу, найменший – для шістьох класів.

Результати

Одержані дані свідчать про те, що рослинність прируслової заплави р. Дніпро у межах дослідженого полігону представлена 60 видами рослин (табл. 1). Деревні рослини представлені 7 видами, серед яких найбільше проективне покриття мають *Quercus robur* та *Ulmus laevis*. Інші види зустрічаються епізодично, внаслідок чого їх середнє покриття по дослідному полігону незначне. Кущі представлені 6 видами, серед яких головну роль відіграють *Rubus caesius* та *Amorpha fruticosa*.

Таблиця 1. Видовий склад і проективне покриття рослин

Клімат орфа	Біоморфа	Назва рослини		Проективне покриття, %		
		Латинь	Українська	Середнє±ст.п омилка	-95 %	+ 95 %
Ph	Дер.	<i>Acer negundo</i> L.	Клен ясенелистий	0,03±0,03	0,00	0,09
		<i>Acer campestre</i> L.	Клен польовий	0,10±0,06	0,02	0,28
		<i>Morus nigra</i> L.	Шовковиця чорна	0,33±0,12	0,10	0,57
		<i>Populus nigra</i> L.	Тополя чорна	0,50±0,19	0,19	0,98
		<i>Pyrus communis</i> L.	Груша звичайна	0,10±0,05	0,03	0,28
		<i>Quercus robur</i> L.	Дуб звичайний	18,01±0,84	16,40	19,68
		<i>Ulmus laevis</i> Pall.	В'яз гладкий	15,00±0,84	13,38	16,67
nPh	Кущ.	<i>Amorpha fruticosa</i> L.	Аморфа кушова	2,45±0,31	1,89	3,11
		<i>Crataegus rhipidophylla</i> Gand.	Глід кривочашечковий	0,02±0,01	0,00	0,05
		<i>Euonymus europaeus</i> L.	Бруслина європейська	0,01±0,01	0,00	0,03
		<i>Frangula alnus</i> Mill.	Крушина ломка	0,07±0,02	0,02	0,11
		<i>Rubus caesius</i> L.	Ожина сиза	3,44±0,45	2,65	4,43
		<i>Sambucus nigra</i> L.	Бузина чорна	0,06±0,04	0,00	0,14
		<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Полевиця собачья	0,01±0,01	0,00	0,03
HKr	Бр.	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	Буги́ла лісова	0,58±0,12	0,38	0,85
		<i>Asparagus officinalis</i> L.	Холодок лікарський	0,08±0,03	0,03	0,12
		<i>Ballota nigra</i> L.	М'яточник бур'яновий	0,01±0,01	0,00	0,03
		<i>Calystegia sepium</i> (L.) R.Br.	Плетуха звичайна	0,48±0,08	0,32	0,66
		<i>Carex caryophyllaea</i> Latourr.	Осока весняна	0,03±0,03	0,00	0,09
		<i>Carex colchica</i> J.Gay	Осока колхидська	0,02±0,01	0,00	0,05
		<i>Chelidonium majus</i> L.	Чистотіл великий	0,20±0,06	0,10	0,35
		<i>Festuca drymeja</i> Mert. & W.D.J. Koch	Костриця лісова	0,03±0,03	0,00	0,09
		<i>Geum urbanum</i> L.	Гравілат міський	1,10±0,15	0,82	1,41
		<i>Glechoma hederacea</i> L.	Розхідник звичайний	2,14±0,31	1,60	2,82
		<i>Leonurus cardiaca</i> L.	Соба́ча кро́пива	0,05±0,03	0,01	0,14
		<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	Соба́ча кро́пива пятилопа́тна	0,20±0,07	0,09	0,36
		<i>Lysimachia nummularia</i> L.	Вербозі́лля лучне	0,44±0,14	0,22	0,84
		<i>Myosotis cespitosa</i> Schultz	Незабу́дка дерни́ста	0,03±0,03	0,00	0,09
		<i>Poa angustifolia</i> L.	Тонко́ніг вузько́листий	0,10±0,09	0,00	0,29
		<i>Poa nemoralis</i> L.	Тонко́ніг дібро́вний	0,12±0,06	0,04	0,32
		<i>Scrophularia nodosa</i> L.	Ранник ву́злува́тий	0,06±0,02	0,02	0,10
		<i>Symphytum officinale</i> L.	Живокі́ст лікарський	0,05±0,03	0,01	0,15
		<i>Taraxacum serotinum</i> (Waldst ex Kit) Roir	Кульба́ба пі́зня	0,10±0,04	0,04	0,20
		<i>Urtica dioica</i> L.	Кро́пива дводо́мна	0,58±0,11	0,37	0,81
		<i>Vicia cracca</i> L.	Горо́шок миша́чий	0,12±0,06	0,04	0,27
		<i>Vincetoxicum rossicum</i> (Kleop.)Barbar.	Ластове́нь ро́сійський	0,09±0,06	0,01	0,26
		<i>Viola odorata</i> L.	Фіа́лка запашна	0,01±0,01	0,00	0,03

Дв.	<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara et Grande	Кінський часник	4,55±0,39	3,89	5,42
	<i>Arctium lappa</i> L.	Лопух справжній	0,22±0,08	0,09	0,43
Од.	<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	Лопух малий	0,05±0,03	0,01	0,15
	<i>Erigeron acris</i> L.	Злинка гостра	0,01±0,01	0,00	0,03
Од.	<i>Geranium robertianum</i> L.	Герань Робертова	0,03±0,03	0,00	0,09
	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	Амброзія полинолиста	0,01±0,01	0,00	0,03
Т	<i>Anthriscus cerefolium</i> (L.) Hoffm.	Бугиля кервель	2,78±0,33	2,20	3,53
	<i>Atriplex micrantha</i> C. A. May	Лутига дрібноцвітна	0,01±0,01	0,00	0,03
Од.	<i>Bidens tripartita</i> L.	Череда трироздільна	0,17±0,06	0,09	0,34
	<i>Cardamine parviflora</i> L.	Жеруха дрібноцвіта	0,21±0,08	0,09	0,43
Од.	<i>Descurainia sophia</i> L.	Кудрявець Софії	0,03±0,03	0,00	0,09
	<i>Erigeron canadensis</i> L.	Злинка канадська	0,08±0,04	0,01	0,21
Од.-Дв.	<i>Galium aparine</i> L.	Підмареник чіпкий	1,14±0,17	0,82	1,47
	<i>Lactuca serriola</i> L.	Латук компасний	0,09±0,03	0,04	0,14
Од.	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	Редька дика	0,03±0,03	0,00	0,09
	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill	Мокриця середня	1,27±0,32	0,78	2,15
Од.	<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.	Горошок чотиринасінний	0,04±0,03	0,00	0,15
	<i>Diplotaxis muralis</i> (L.) DC.	Дворядник муровий	0,04±0,03	0,00	0,13
Бр.	<i>Alopecurus pratensis</i> subsp. <i>arundinaceus</i> (Poir.) Husn.	Лисохвост тростниковий	0,05±0,03	0,01	0,16
	<i>Aristolochia clematitis</i> L.	Хвилівник звичайний	0,80±0,18	0,52	1,28
Бр.	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Куничник наземний	0,03±0,03	0,00	0,09
	<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	Пирій повзучий	0,10±0,06	0,02	0,29
Бр.	<i>Poa pratensis</i> L.	Тонконіг лучний	0,01±0,01	0,00	0,03

Кліматорфи (за О. Л. Бельградом, 1950, 1971), або життєві форми за Раункієром (Raunkier, 1932): Ph – фанерофіти; nPh – нанофанерофіти; HKr – гемікріптофіти; Т – терофіти; життєві форми: Дер. – дерево; Кущ. – кущ (чагарник); Бр. – багаторічник; Дв. – дворічник; Од. – однорічник.

Трав'янисті гемікриптофіти представлені багаторічниками (24 види), дворічниками (4 види) та однорічниками (*Geranium robertianum*). Серед багаторічників найбільшим проективним покриттям характеризується *Glechoma hederacea*, серед дворічників – *Alliaria petiolata*. Терофіти представлені однорічниками (12 видів) та одно-дворічниками (*Diplotaxis muralis*). Серед однорічників переважають *Anthriscus cerefolium*, *Stellaria media* та *Galium aparine*.

Аналіз видового складу угруповання з урахуванням його місцезнаходження дозволяє зробити наступне синтаксономічне визначення:

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

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

All *Alnion incanae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928

Suball. *Ulmion minoris* Oberdorfer 1953 – дубово-в'язові заплавні ліси

У ієрархічній флористичній класифікаційній системі рослинності Європи Союз *Alnion incanae* та порядок, який його включає *Alno-Fraxinetalia excelsioris*, внесені до класу азональних заплавних лісів *Alno glutinosae-Populetea albae*, хоч відмічається, що кращим розміщенням цих синтаксонів є клас *Carpino-Fagetea* (Mucina et al., 2016). Субсоюз *Ulmion minoris* охоплює прибережні мішані ліси з *Quercus robur*, *Ulmus laevis* та *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior* або *Fraxinus angustifolia* вздовж великих річок.

Фітосоціологічний спектр угруповання дозволив встановити, що найважливішими синтаксономічними класами, за рахунок яких утворено угруповання, є *Quercus-Fagetea*, *Epilobietea angustifolia* та *Alno glutinosae-Populetea albae* (табл. 2). Види угруповання у цілому демонструють афінитет до понад 33 класів. Перші 13 за значимістю класів відповідають за 83,75 % за кількістю виидів та 87,86 % за проективним покриттям. Як відмічають І. В. Гончаренко та співавтор. (2013), в угрупованнях із сильними едифікаторами (*Quercus-Fagetea*, *Phragmiti-Magnocaricetea*) частка першого класу у ФЦС вище (до 45%), і навпаки, у фітоценозах класів піонерного *Sedo-Scleranthetea* та маргінального *Trifolio-Geranietea* частка першого класу лише 22–24%. У нашому прикладі перші за значимістю класом в угрупованні є *Quercus-Fagetea*, але його значення становить тільки 12,6 % за кількістю видів та 18,3 % – за проективним покриттям. Тому це угруповання можна охарактеризувати як «фітосоціологічну суміш», або амфіценоз.

Особливо значення для формування угруповання мають *Quercus-Fagetea* (зональні мезофільні широколистяні або змішані ліси помірної зони Європи у яких переважають види з помірними та підвищеними вимогами до вологості та режиму живлення) та заплавні угруповання *Alno glutinosae-Populetea albae* (азональні заплавні ліси) і *Salicetea purpureae* (заплавні азональні чагарники та тополево-вербові ліси). Деревостан має розріджений характер, про що

свідчить наявність значної компоненти в угрупованні класу *Epilobietea angustifolii* (трав'янистий покрив вирубок, безлісних ділянок внаслідок пожеж, вітровалів та на узліссях). У заплаві р. Дніпро лісові угруповання мають острівний характер, що пояснює значний екотонний ефект у формуванні їх структури. Наявність видів класу *Molinio-Arrhenatheretea* вказує на важливе значення лучної компоненти в угрупованні. Явища остепніння можуть бути підкреслені наявністю діагностичних видів класу *Festuco-Brometea* – природні угруповання степової рослинності за участі чагарників.

Таблиця 2. Фітосоціологічний спектр угруповання

Класи	Частка видів у класі, %	Частка проективного покриття видів класу, %
<i>Quercus-Fagetea</i>	12,64	18,26
<i>Epilobietea angustifolii</i>	14,44	12,67
<i>Alno glutinosae-Populetea albae</i>	9,44	14,01
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	8,61	6,47
<i>Salicetea purpureae</i>	5,00	9,20
<i>Festuco-Brometea</i>	6,08	6,09
<i>Artemisietea vulgaris</i>	7,00	4,44
<i>Sisymbrietea</i>	6,39	3,85
<i>Papaveretea rhoeadis</i>	3,89	3,02
<i>Robinietea</i>	2,78	4,12
<i>Rhamno-Prunetea</i>	3,06	1,78
<i>Thlaspietea rotundifoliae</i>	2,33	2,13
<i>Phragmito-Magnocaricetea</i>	2,08	1,81

За ценоморфічною структурою угруповання можна охарактеризувати як лучно-лісовий псевдомоноценоз. Сильванти складають 90,2 % від загального проективного покриття, пратанти – тільки 2,4 % (рис. 2). У видовому відношенні сильванти представлені 26 видами, або 43,3 % від загального видового багатства, пратанти – 16 видами, або 26,7 % від видового багатства. В угрупованні представлені також рудеранти (3,6 % від проективного покриття та 8 видів), степанти (2,9 % проективного покриття та 8 видів), палюданти (0,8 % проективного покриття та 2 види).

У класі *Quercus-Fagetea* В. Голуб і Є. Кузьміна (Golub, Kuzmina, 1997) виділили новий союз *Poo-Ulmion* з Волго-Ахтубинської заплави. Серед діагностичних видів цього союзу лише *Ulmus laevis* Pall. є видом широколистяних лісів, а решта – степові, лучні або рудеральні (*Poa angustifolia*, *Carex melanostachya* Bieb. ex Willd., *C. praecox* Schreb., *Rubus caesius* L., *Cannabis sativa* ssp. *spontanea* Serebr., *Lactuca serriola* Torner, *L. tatarica* (L.) C.A. Mey, *Convolvulus arvensis* L., *Eryngium planum* L., *Glycyrrhiza glabra* L.). І. В. Соломаха (2015) вважає, що віднести ці ліси до широколистяних було цілком вірно, так як на межі свого ареалу *Quercus robur* та *Ulmus laevis* залишаються без супроводжуючих видів широколистяних лісів. Дуже подібну екологічну структуру угруповання ми спостерігаємо і в нашому випадку. Асоціацію *Poo angustifoliae-Quercetum roburi* Golub et E.G. Kuzmina 1997 у рангу союзу в ієрархічній флористичній класифікаційній системі рослинності Європи (Mucina et al., 2016) у ранзі союзу разом з союзом *Alnion incanae* розміщено у порядку *Alno-Fraxinetalia excelsioris* класу *Alno glutinosae-Populetea albae*.

У трофоморфічній структури представлені майже порівну мезотрофи та мегатрофи, що дозволяє ідентифікувати трофотоп як D_e за типологією О. Л. Бельгарда (1950, 1971). Бальна оцінка режиму трофності едафотопу дорівнює $2,41 \pm 0,016$ що за М. М. Матвеевим (2011) дозволяє оцінити трофотоп як такий, що відповідає середньобагатим ґрунтам. У гігоморфічній структурі рослинного покриву за проективним покриттям домінують мезофіти (42,9 %), які представлені 22 видами (36,7 % від загального видового багатства). Дещо за проективним покриттям поступаються мезоксерофіти (34,4 %), які представлені 13 видами (21,7 % від видового багатства). Також важливе значення в угрупованні мають мезоксерофіти (19,8 % проективного покриття, 16 видів або 26,7 % від видового багатства). Бальна оцінка режиму вологості становить $3,14 \pm 0,026$, що відповідає вологим едафотопам.

У тіньовій структурі угруповання переважають сціогеліофіти (89,8 % проективного покриття, 43 види, що становить 71,7 % від видового багатства. Значно менше геліосціофітів (9,2 % проективного покриття, 4 види, або 6,7 % від видового багатства). Найменше значення в угрупованні за проективним покриттям геліофітів (1,0 %), але ця екологічна група більш різноманітна у видовому аспекті, ніж геліосціофіти. Геліофіти представлені 13 видами, що становить 21,7 % від видового різноманіття угруповання. Бальне оцінювання геліотопу становить $2,92 \pm 0,007$, що відповідає напівосвітленому світовому режиму.

Таким чином, проведений екоморфічний аналіз структури рослинного угруповання з урахуванням особливостей видового складу та місцезростання у межах геоморфологічного профілю заплави р. Дніпро дозволяє ідентифікувати досліджений біогеоценоз за типологією О. Л. Бельгарда (1950, 1971) як тривалозаплавний в'язо-дубняк з ожиною D_e 2–3 з напівосвітленим світловим режимом.

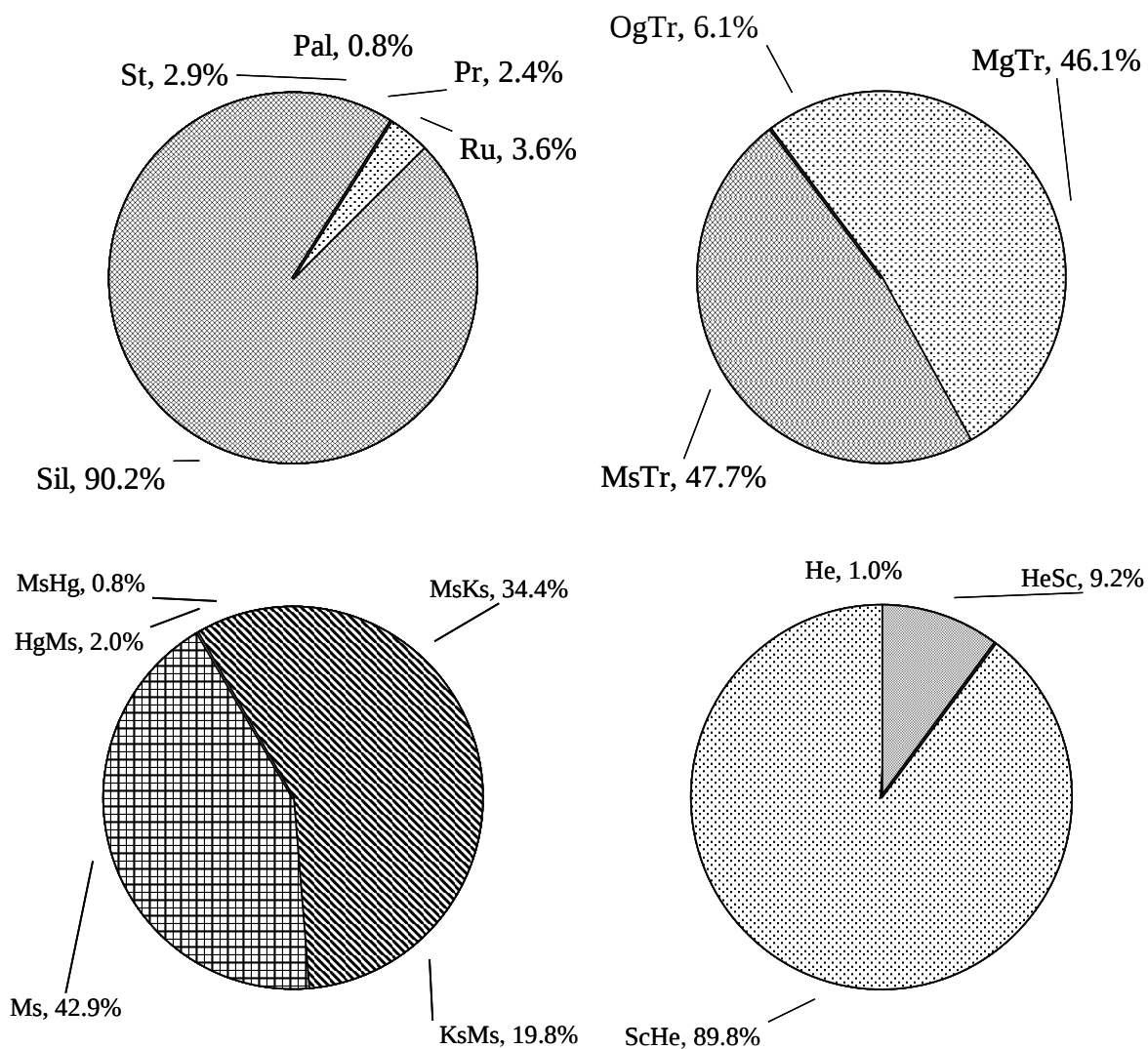


Рис. 2. Екоморфічна структура рослинності за О. Л. Бельгардом (1950, 1971)

У полонохорічній структурі угруповання представлені ентомофіли та анемофіли. Встановлено, що в угрупованні переважають ентомофільні рослини (71,1 % за проективним покриттям, які представлені 44 видами, що складає 73,3 % від загального видового багатства) (рис. 3). Серед ентомофільних рослин 4 види також володіють здатністю до автогамії, а 1 вид – до протандрії. Відповідно, рослини, які опилюються вітром, формують тільки 28,9 % проективного покриття. Вони представлені 16 видами, що складає 26,7 % від видового багатства. Серед анемофілів зустрічається також один вид рослин, здатний до автогамії (*Elymus repens*).

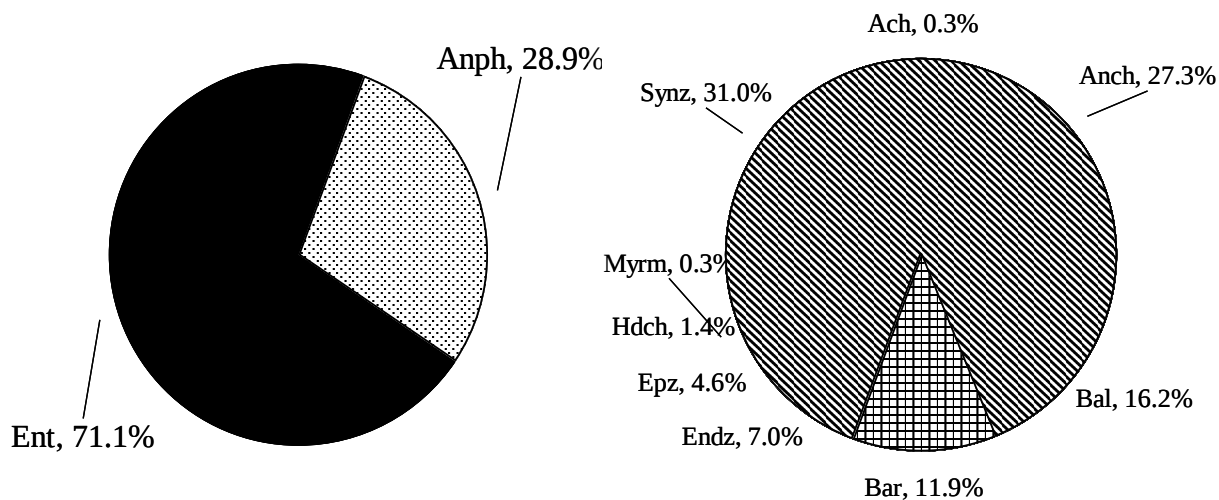


Рис. 3. Співвідношення полонохор та діаспорохор рослинності

Ent. – ентомофілія (запилення комахами); Anph. – анемофілія (запилення вітром); Ach – автохори (саморозкидуючі); Anch – анемохори; Bal – балісти; Bar – барохори; Endz – ендозоохори; Epz – епізоохори; Hdch – гідрохори; Myrm – міркеохори; Synz – синзоохори.

Серед типів дисемінації (діаспорохори) переважають синзоохори та анемохори (31,0 та 27,3 % відповідно за проективним покриттям). Синзоохори представлені тільки одним видом – *Quercus robur*, що пояснює домінування за проективним покриттям. Анемохори представлені 11 видами, що складає 18,3 % від загального видового багатства. Найбільш різноманітною групою діаспор у видовому аспекті є балісти, які представлені 25 видами, що складає 42,7 % від кількості видів в угрупованні. Проективне покриття балістів складає 16,2 % від загального показнику. Барохори формують 11,9 % проективного покриття та представлені 5 видами. Ендозоохори відіграють меншу роль у формуванні проективного покриття (7,0 %), але більш різноманітні (8 видів). Епізоохори та гідроохори займають 4,6 та 1,4 % в проективному покритті відповідно. Проективне покриття автохорів та мірмекохорів менше 1 %.

Фітоіндикаційне оцінювання режиму вологості свідчить про те, що він найбільш є сприятливим для субмезофітів та меншою мірою – для мезофітів (табл. 3). Фітоіндикація вказує на те, що продуктивна волога у ґрунті знаходиться на рівні $92,4 \pm 0,42$ мм (діапазон варіювання 75,25–113,85 мм). Режим змінності вологості характеризується значенням індексу $6,58 \pm 0,064$, що маркує умови, сприятливі для гемігідроконтрастофобів та гемігідроконтрастофілів (коефіцієнт нерівномірності зволоження $\omega = 0,26 \pm 0,0025$). Гемігідроконтрастофоби характерні для свіжих лісолучних екотопів з помірно нерівномірним зволоженням кореневмісного шару ґрунту за повним його промочуванням опадами і талими водами або сухих, що лише в окремі дощові сезони промочуються опадами ($\omega = 0,17$ – $0,23$). Гемігідроконтрастофіли характерні для сухуватих лісолучних та лучностепових екотопів з нерівномірним зволоженням кореневмісного шару ґрунту за помірного або незначного промочування його опадами та талими водами ($\omega = 0,24$ – $0,33$) (Diduh, 2012).

Таблиця 3. Описові статистики фітоіндикаційних оцінок екологічних факторів та результати їх багатовимірної факторної аналізу

Фітоінди каційні шкали	Описові статистики				Багатовимірні фактори (наведені статистично вірогідні коефіцієнти кореляції для $p < 0,05$)				
	Середнє $\pm$ ст. помилка	Мінімум	Максимум	CV, %	F1	F2	F3	F4	F5
Hd	10,67 $\pm$ 0,049	9,30	12,06	4,69	–0,23	0,25	–0,75	–	0,32
ffl	6,58 $\pm$ 0,064	5,56	8,29	9,91	0,83	–0,43	–	–	–
Rc	7,93 $\pm$ 0,028	7,40	8,94	3,60	0,37	0,73	0,22	–	–0,21
Sl	5,42 $\pm$ 0,022	5,01	6,12	4,19	0,73	0,30	–	–	–
Ca	6,62 $\pm$ 0,034	5,48	7,58	5,26	–	–	–	–	0,77
Nt	10,08 $\pm$ 0,043	9,21	11,27	4,32	–0,21	0,24	–	0,77	–
Ae	5,78 $\pm$ 0,049	4,99	7,22	8,77	0,77	0,25	–	0,23	0,38
Tm	10,05 $\pm$ 0,033	9,57	11,10	3,32	0,86	–	–	–	–0,20
Om	12,97 $\pm$ 0,031	12,41	14,27	2,47	0,28	–0,55	0,40	–	0,49
Kn	8,04 $\pm$ 0,064	6,55	9,23	8,21	–0,85	–	–0,32	–	–
Cr	9,53 $\pm$ 0,020	9,13	10,21	2,15	0,54	–0,44	–	–	–0,22
Lc	7,63 $\pm$ 0,053	6,64	8,86	7,11	0,88	–	0,21	–	0,25
Troph_B	2,41 $\pm$ 0,016	1,95	2,82	6,97	–	–0,87	0,20	–0,23	–
Hygr_B	3,14 $\pm$ 0,026	2,46	3,81	8,64	–	0,81	–	0,20	–
Hel_B	2,92 $\pm$ 0,007	2,62	3,04	2,41	–0,32	–0,20	–	–0,56	–
Ph	60,57 $\pm$ 2,19	6,85	100,00	37,07	–0,80	–0,31	–0,26	–0,34	–
nPh	10,25 $\pm$ 0,93	0,00	38,46	93,24	0,70	0,26	–0,31	–0,26	0,30
HKr	18,42 $\pm$ 1,16	0,00	45,31	64,48	0,55	–	0,20	0,67	–
T	9,33 $\pm$ 0,89	0,00	38,42	97,73	0,42	0,24	0,75	–	–
G	0,014 $\pm$ 0,0029	0,00	0,14	210,02	0,32	0,25	–	–	–

Рівень кислотності ґрунту за результатами фітоіндикації може бути оцінений як такий, що еквівалентний рН $6,71 \pm 0,024$ та знаходиться у діапазоні 5,81–7,05. Умови кислотності в едафотопі сприятливі для нейтрофілів. Сольовий режим сприятливий для мезотрофів, які зростають на небагатих на солі ґрунтах, у ґрунтового розчині яких відсутні SO_4^{2-} , Cl^- та наявні HCO_3^- (Diduh, 2012). Фітоіндикаційна оцінка вказує на наявність солей у ґрунтового розчині в кількості $139,9 \pm 0,6$ мг/л (у діапазоні 125,2–151,4 мг/л). Вміст карбонатних солей в едафотопі формує сприятливі умови для гемікарбонатобів та акарбонатобів. Такі види уникають карбонатних субстратів або зростають у нейтральних екотопах та витримують незначний вміст карбонатів в ґрунті. Фітоіндикаційна оцінка вказує на наявність у ґрунті карбонатів кальцію та магнію у концентрації $0,71 \pm 0,0036$ % (у діапазоні 0,39–1,20 %).

Уміст засвоєваних форм азоту сприяє еунітрофілам, які зростають на добре забезпечених мінеральним азотом ґрунтах (Diduh, 2012). Вміст азоту в ґрунті може бути оцінений як $0,42 \pm 0,0018$ % (у діапазоні 0,38–0,48 %). Режим аерації ґрунтів сприяє субаерофілам. Представники цієї аероморфи займають значно аеровані ґрунти з включенням піску, а також

ростуть за умов помірного промочування кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами (Diduh, 2012). Фітоіндикація дозволила оцінити порозність ґрунту на рівні $64,6 \pm 0,55$ % (у діапазоні 43,3–76,4 %).

Терморезим сприятливий для субмезотермів. Фітоіндикація радіаційного балансу дозволила дістати оцінку $2103,9 \pm 6,91$ мДж·м²·год⁻¹. Оброклімат сприяє субомброфітам. За континентальністю кліматичні умови фітоіндикуються як геміконтинентальні. Кріорезим оцінено як характерний для помірних зим. Температура найхолоднішого місяця становить $-1,66 \pm 0,0034$ °C (у діапазоні -3,20 – +0,93 °C). Умови сприятливі для гемікріофітів (Дідух, 2012). Режим освітлення сприятливий для субгеліофітів.

Багатовимірний факторний аналіз дозволив встановити, що перших п'ять факторів характеризуються власними числами, які переважають 1 (табл. 3). Ці фактори разом пояснюють 76,7 % загальної варіабельності ознак. Фактор 1 пояснює 35,0 % загальної варіабельності. Він найбільш чутливий до варіабельності змінності режиму зволоження, рівня мінерального живлення, аерації, термоклімату, континентальності, режиму освітлення та деяких інших екологічних факторів. Важливо відзначити, що цей фактор характеризується від'ємною кореляцією з часткою у проективному покритті фанерофітів та позитивною – з часткою інших клімаморф. Таким чином, фактор 1 можна інтерпретувати як маркер варіабельності екологічних режимів, обумовлених співвідношенням у проективному покритті деревинних порід та усіх інших.

Фактор 2 описує 18,9 % варіабельності простору ознак. Найбільш чутливий до кислотності ґрунту та індексів вологості та трофності едафотопу за О. Л. Бельгардом. Найбільш вірогідною інтерпретацією фактору 2 є варіабельність екологічних факторів, яка обумовлена мікорельєфними особливостями. Збільшення зволоження едафотопу відбувається в понижених частинах прируслової заплави, яка складена більш важкими механічними компонентами, відповідного до чого трофність стає більшою.

Фактор 3 описує 9,7 % варіабельності простору ознак. Його можна ідентифікувати як варіювання вологості едафотопу.

Фактор 4 описує 6,6 % варіабельності простору ознак та є маркером режимів азотного живлення едафотопу та освітлення. Фактор 5 описує 6,4 % варіабельності простору ознак та є маркером вмісту в ґрунті карбонатів.

Альфа-різноманіття угруповання нульового порядку становить 8,74 (95% довірчий інтервал становить 8,62– 8,91) (рис. 4). Бета-різноманіття знаходиться на рівні 6,86 (6,44– 7,17), а гама-різноманіття – на рівні 60 (56,01– 63,01). Альфа-різноманіття угруповання першого порядку становить 5,19 (95% довірчий інтервал становить 5,08– 5,30) (рис. 2). Бета-різноманіття знаходиться на рівні 1,83 (1,80– 1,87), а гама – на рівні 9,52 (9,23– 9,79).

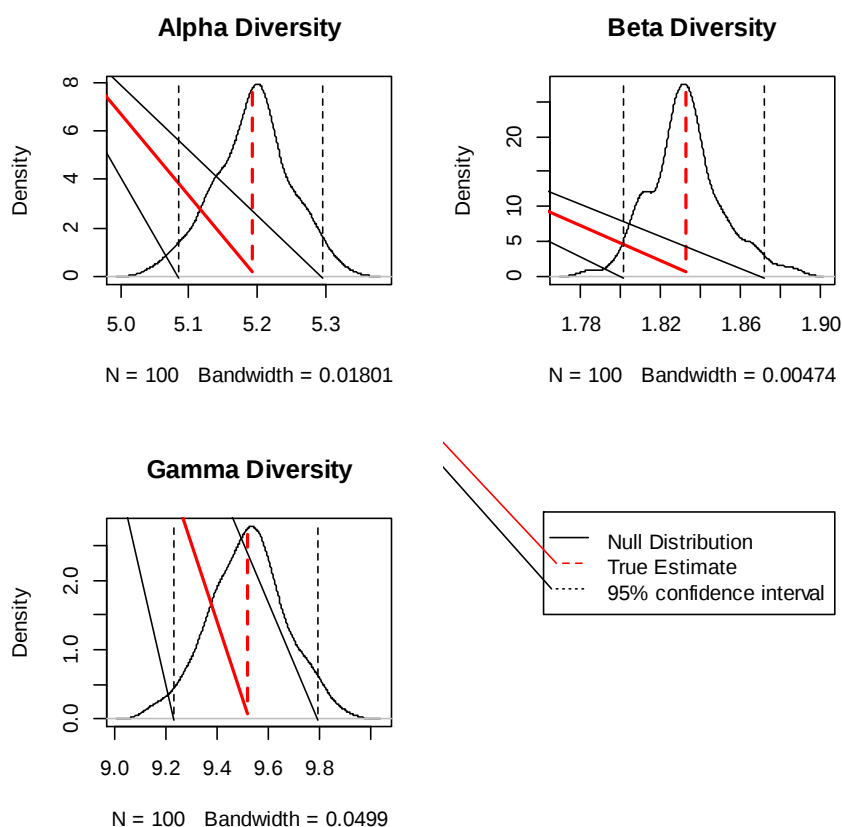


Рис. 4. Рівні різноманіття рослинного угруповання

У рамках MDM-підходу послідовний аналіз ефектів комплексних екологічних факторів на β -різноманіття вказує на те, що фактор 1 пояснює 19,67 % (0,12) доступної ентропії ($2,26 - 1,65 = 0,61$) (табл. 4). Фактор 2 описує 11,48 % доступної ентропії, фактор 3 – 8,20 %, фактор 4 – 9,84 % та фактор 5 – 6,56 %. Сайти (α -різноманіття) охоплюють 44,26 % доступної ентропії. В термінах різноманіття, оцінка коефіцієнту для константи дає γ -різноманіття 9,52 (найбільше можливе – 60), а для сайтів (α -різноманіття) – 5,19 (найменше можливе – 1). На фоні загальної редукції кількості видів 4,33 (9,52–5,19),

ефект фактору F1 становить 1,05. Ефект фактору F2 з урахуванням впливу F1 становить 0,57 видів. Для факторів F3– F5 ці ефекти дорівнюють 0,39, 0,41 та 0,30 відповідно.

Різноманіття може бути структуроване у аспекті видів та у просторовому аспекті. Відповідно до кожної моделі у рамках MDM-підходу може бути оцінена ентропія угруповання, яка складається з внесків у цю ентропію видів угруповання. Цей внесок може варіювати у різних видів. Так, найбільший внесок у ентропію угруповання роблять такі види, як *Quercus robur*, *Ulmus laevis*, *Alliaria petiolata*, *Rubus caesius* та *Anthriscus cerefolium*. Ці види формують 53,0–60,6 % ентропії угруповання. Найменший внесок в ентропію роблять *Poa pratensis*, *Erigeron acris*, *Euonymus europaeus* та *Viola odorata*.

Таблиця 4. Аналіз девіації, ентропії та різноманіття рослинного угруповання за результатами MDM-підходу

Модель	DF	DF-Diff	Dev	Dev-Diff	Ent	Ent-Diff	<i>p</i> -рівень	Div	Div-Ratio
у-різноманіття	6136	–	473,12	–	2,26	–	0,00	9,52	–
F1	6077	59	448,78	24,34	2,14	0,12	0,01	8,47	1,12
F1+F2	6018	59	434,08	14,70	2,07	0,07	0,01	7,90	1,07
F1+F2+F3	5959	59	423,49	10,59	2,02	0,05	0,01	7,51	1,05
F1+F2+F3+F4	5900	59	411,59	11,90	1,96	0,06	0,01	7,10	1,06
F1+F2+F3+F4+F5	5841	59	402,58	9,01	1,92	0,04	0,01	6,80	1,04
α -різноманіття	0	5841	345,92	56,66	1,65	0,27	1,00	5,19	1,31

F1–F5 – багатовимірні фактори, одержані після аналізу фітоінікаційних шкал; DF – ступені свободи; DF-Diff – зміни ступенів свободи; Dev – девіація; Dev-Diff – зміна девіації; Ent – ентропія; Ent-Diff – зміна ентропії; *p*-рівень – рівень значимості, заснований на послідовному пермутаційному тесті; Div – різноманіття; Div-Ratio – зміна різноманіття

Профільний розподіл ентропій вказує на зону найбільшої чутливості виду до дії відповідного комплексу факторів (рис. 5).

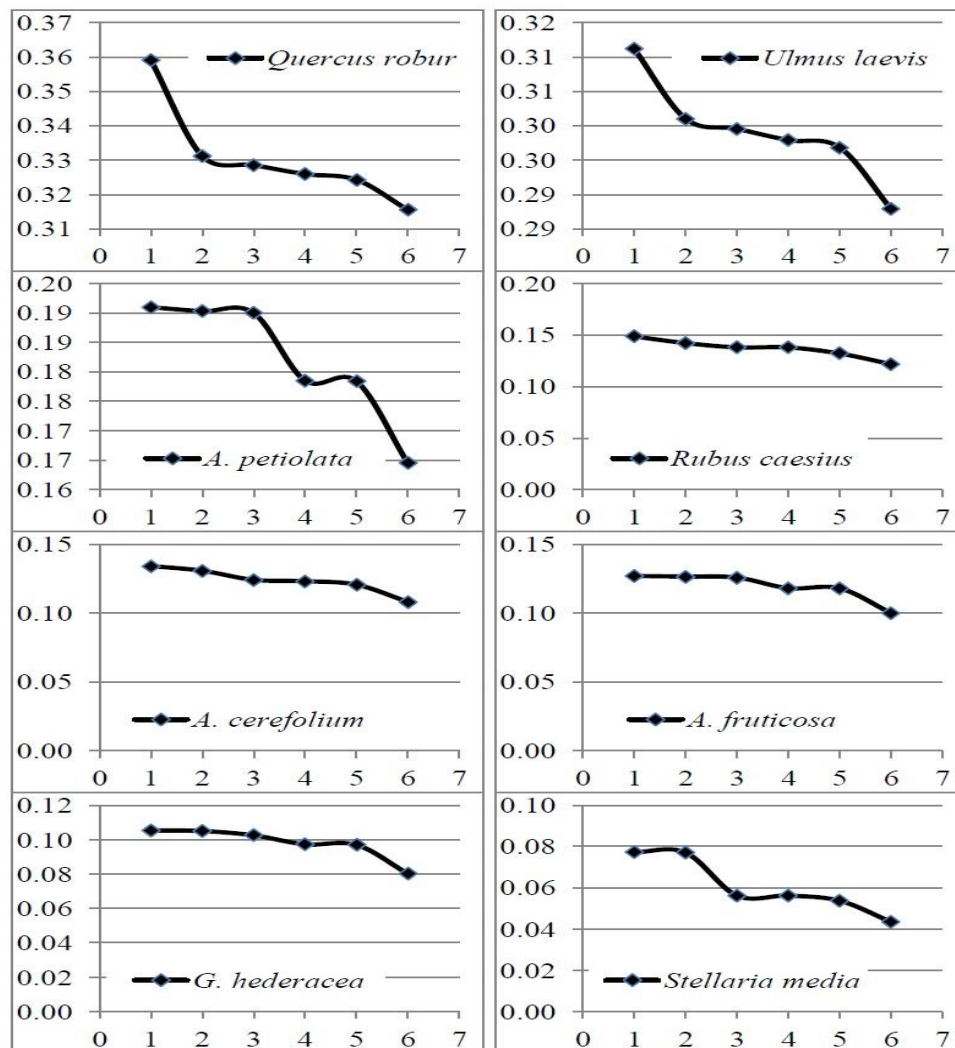


Рис. 5. Внесок видів рослин у формування β -різноманіття за умов впливу різних факторів (ось абсцис – порядок моделей у рамках MDM-підходу; ось ординат – компоненти ентропії)

Так, деревні рослини (*Quercus robur* та *Ulmus laevis*) чутливі до впливу комплексу факторів, які позначаються фактором 1. До фактору 4 демонструють чутливість *Alliaria petiolata* та *Amorpha fruticosa*. До впливу факторів 2–4 чутливі *Rubus caesius* та *Anthriscus cerefolium*. Такі розподіли можна розглядати як патерни, на основі яких види можуть бути класифіковані засобами кластерного аналізу. В якості міри відстані нами застосована метрика, яка базується на коефіцієнті кореляції Пірсона. Такий прийом для класифікації робить найбільший акцент на профільному розподілі, ніж на абсолютних значеннях ознак, на основі яких відбувається класифікація. Саме профільний розподіл ентропії вказує на ті екологічні фактори, які найбільшою мірою впливають на просторовий розподіл рослин та індикатором яких ця рослина може бути. Проведений кластерний аналіз дозволив встановити наявність п'ятих чітко структурованих кластерів (рис. 6).

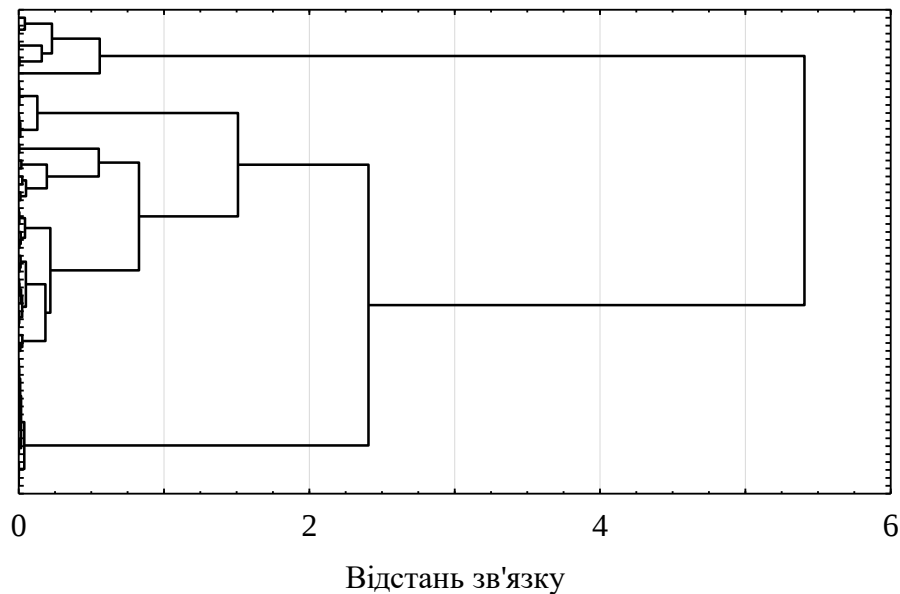


Рис. 6. Кластерний аналіз рослин за патернами розподілу ентропії за умов впливу різних комплексів екологічних факторів. Метод Варда, міра відстані – $1-r^2$, де r^2 – коефіцієнт кореляції Пірсона.

Видовий склад кластерів наведений в таблиці 5. Ці кластери представляють сукупності видів, які характеризуються подібною реакцією на вплив певної сукупності екологічних факторів та володіють найбільшою інформаційною здатністю для їх фітоіндикації.

Таблиця 5. Видовий склад кластерів

Кластер 1 <i>Aristolochia clematitis</i> , <i>Asparagus officinalis</i> , <i>Bidens tripartita</i> , <i>Calystegia sepium</i> , <i>Cardamine parviflora</i> , <i>Chelidonium majus</i> , <i>Crataegus fallacina</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Geum urbanum</i> , <i>Lactuca serriola</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Pyrus communis</i> , <i>Scrophularia</i> <i>nodosa</i> , <i>Taraxacum serotinum</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Vincetoxicum rossicum</i>
Кластер 2 <i>Ballota nigra</i> , <i>Carex caryophylllea</i> , <i>Diplotaxis muralis</i> , <i>Erigeron acris</i> , <i>Festuca drymeja</i> , <i>Myosotis cespitosa</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Vicia tetrasperma</i>
Кластер 3 <i>Alliaria petiolata</i> , <i>Amorpha fruticosa</i> , <i>Anthriscus sylvestris</i> , <i>Arctium lappa</i> , <i>Carex colchica</i> , <i>Elymus repens</i> , <i>Erigeron</i> <i>canadensis</i> , <i>Galium aparine</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Glechoma hederacea</i> , <i>Leonurus cardiaca</i> , <i>Leonurus quinquelobatus</i> , <i>Lysimachia nummularia</i> , <i>Morus nigra</i> , <i>Populus nigra</i> , <i>Sambucus nigra</i> , <i>Symphytum officinale</i> , <i>Viola odorata</i>
Кластер 4 <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Anthriscus cerefolium</i> , <i>Euonymus europaeus</i> , <i>Raphanus raphanistrum</i> , <i>Rubus</i> <i>caesius</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Ulmus laevis</i>
Кластер 5 <i>Acer negundo</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Arctium minus</i> , <i>Atriplex micrantha</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Descurainia sophia</i> , <i>Poa</i> <i>pratensis</i> , <i>Quercus robur</i>

Для рослин, як складають кластер 1, характерне поступове зменшення ентропії за умов дії факторів 1–4 та різке зменшення ентропії під впливом фактору 5 (рис. 7). Таким чином, кластер 1 обіймає види, які в умовах дослідженої ділянки є найбільш чутливими до впливу вмісту в ґрунті карбонатів. Керуючись аналогічними принципами аналізу можна стверджувати, що рослини кластеру 2 найбільш чутливі до дії фактору 4 – тобто до режиму азотного живлення та освітлення. Кластер 3 найбільш чутливий до впливу факторів 3 та 5. Кластер 4 чутливий до фактору 2, а кластер 5 – до фактору 1. Відповідно, рослини, які включені до відповідних кластерів, виступають у якості найбільш чутливих індикаторів відповідних екологічних факторів.

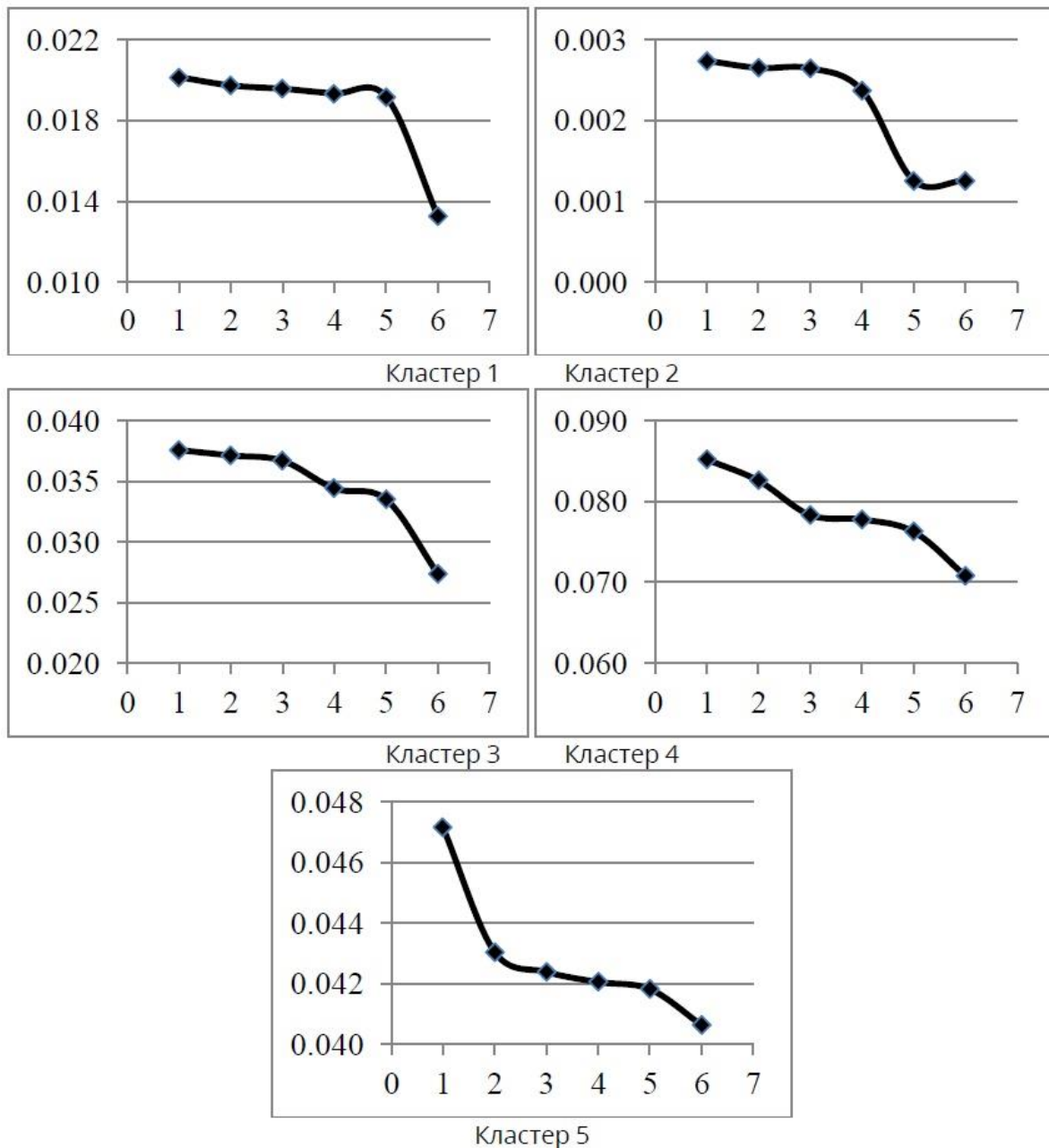


Рис. 7. Типові розподіли внесків видів рослин у формування β -різноманіття за умов впливу різних факторів для кластерів 1–5. ось абсцис – порядок моделей у рамках MDM-підходу; ось ординат – компоненти ентропії

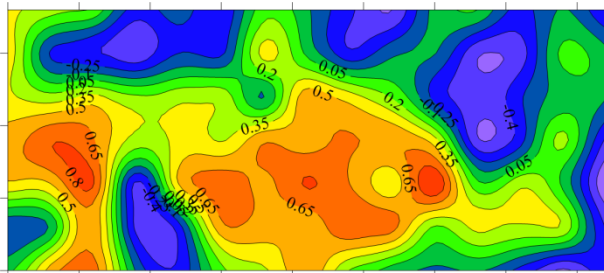
MDM-підхід дозволяє структурувати β -різноманіття і у просторовому аспекті. Найбільш інформативною є карта приросту ентропії Ent-Diff (або диференціальної ентропії) у послідовних моделях MDM-підходу (рис. 7). Позитивний приріст вказує на те, що у певній точці простору під впливом відповідного фактору, який включений до моделі, відбувається зменшення ентропії розподілу видів та зростає інформація. Якщо цей показник має від'ємний знак, то мова йде про дезінформацію.

Це виникає тоді, коли неузгодженість компонентів системи (інформаційний шум) переважає упорядковуючий вплив того або іншого фактору (якщо такий вплив є у загалі). Такі карти дозволяють встановити просторові ділянки, у межах яких відповідний фактор виступає у якості лімітуючого та, таким чином, здатен структурувати угруповання. Також інформаційний обмін саме у такій зоні є основою надійної фітоіндикації відповідного фактору.

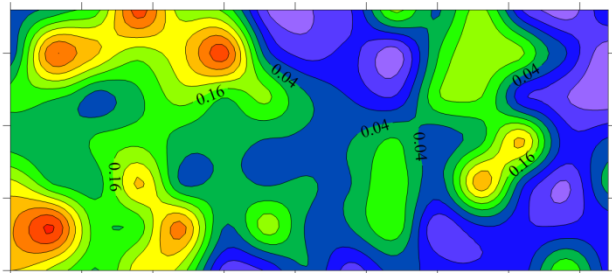
Одержані карти диференціальних ентропій вказують на те, що структуруючий вплив екологічних факторів, який генерує β -різноманіття, має неоднорідний характер у межах дослідженого полігону. Так, для фактору 1 (модель 2), полігон розподіляється на дві більш-менш однакові ділянки, у межах однієї з яких цей фактор здійснює структуруючий вплив на рослинність, а у межах іншої система такий вплив сприймає тільки як шум. Для фактору 2 (модель 3) зона ефективного інформаційного обміну між екологічними факторами досить обмежена та оточена ділянками з нульовим рівнем передачі інформації або з сильною дезінформацією. Для факторів 3–5 навпаки, зона ефективного інформаційного обміну є майже однорідною. Ця однорідність порушується тільки в просторово обмежених ділянках. Для фактору 6 характерна складна конфігурація зон ефективного передачі інформації між екологічними факторами та зон дезінформації.

Обговорення

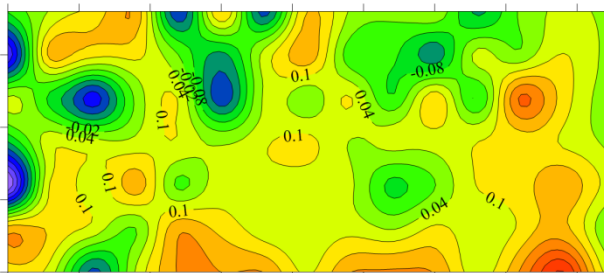
Досліджений полігон розташований у заплаві р. Дніпро. Відповідно до типології степових лісів О. Л. Бельгарда ліси, які формуються у заплавах великих річок, віднесені до категорії тривалозаплавних (Belgard, 1950; 1971), які відповідають підсоюзу *Ulmion minoris* Oberdorfer 1953 союзу *Alnion incanae* Pawlowski 1928. Одержані данні вказують на те, що досліджений лісовий біогеоценоз можна ідентифікувати як в'язо-дубняк з ожиною D_e 2-3 з напівосвітленим світловим режимом, що відповідає асоціації *Quercu roboris-Ulmetum laevis* Issler 1926.



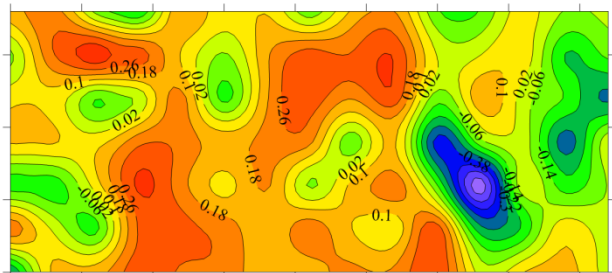
Модель 2



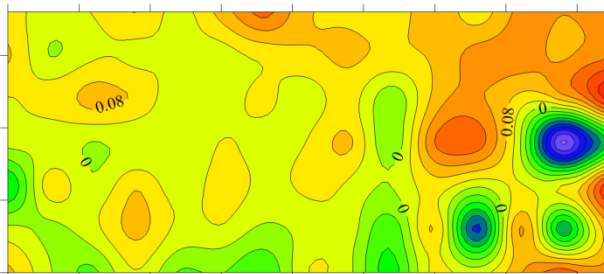
Модель 3



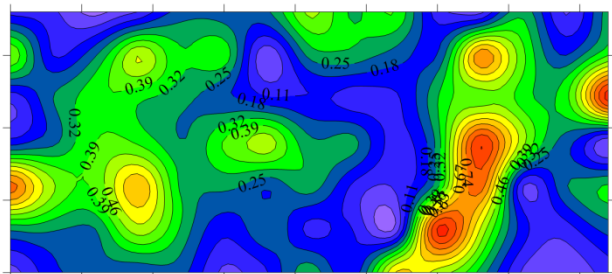
Модель 4



Модель 5



Модель 6



Модель 7

Рис. 6. Просторове варіювання зміни ентропії Ent-Diff для різних моделей структурування β -різноманіття

Фітоіндикаційне оцінювання дозволило надати характеристику екологічним факторам та режимам, які характерні для даного біогеоценозу як цілісному утворенню. У багатьох дослідженнях показано, що фітоіндикаційні оцінки тісно між собою скорельовані (Szymura et al., 2014). Як правило, цей результат розглядається як фактор, який негативно впливає на точність індикації умов середовища (Pakeman et al., 2008).

Також особлива увага приділяється ефекту збереження у фітоіндикаційній оцінці інформації про композицію видів та їх подібність – так звана «проблема подібності» (Zelený, Schaffers, 2012). Ми вважаємо, що природа кореляційного зв'язку полягає не тільки у тому, що самі шкали не є ортогональними (Cornwell, Grubb, 2003), але й у тому, що при формуванні угруповання рослин суттєве значення мають не тільки фактори середовища, що впливає з теорії екологічної ніші (Hutchinson, 1965), але й фактори нейтральної природи (Hubbell, 2001). Крім того, можливий ефект зміни індикаторного змісту для індикаторних шкал на різних рівнях просторової ієрархії. Багатовимірний факторний аналіз показав, що у межах біогеоценозу варіювання екологічних факторів, оцінених за допомогою фітоіндикаційних інструментів, не є випадковим, внаслідок чого формуються регулярні комплекси факторів. Таких комплексів виділено п'ять відповідно до кількості багатовимірних факторів, власні числа яких переважають одиницю. Очевидно, що закономірне варіювання екологічних факторів у межах біогеоценозу є причиною формування β -різноманіття, що є одним з результатів теорії екологічної ніші. У такому випадку β -різноманіття буде також вказувати на фітоіндикаційний потенціал угруповання для оцінки екологічних факторів у межах біогеоценозу.

Просторові і екологічні градієнти впливають на просторову варіацію видового багатства і структури угруповання (Lawton, 1999; Hubbell, 2001). Оцінка ролі кожного з цих факторів знаходить своє вираження в дебатах між теорією

екологічної ніші та теорією нейтрального різноманіття (Hubbell, 2001; Adler et al., 2007; Clark, 2012). Слід відзначити, що фактори нейтральної природи також можуть приводити до формування β -різноманіття.

Але у цьому випадку β -різноманіття не буде пов'язане з дією екологічних факторів і тому не зможе виступати у якості міри фітоіндикаційного потенціалу. Історичні обставини відповідно теорії нейтральності (Ellwood et al., 2009), або стохастичні варіації в історії появи видів в угрупованні (Drake, 1990; Weslien et al., 2011) можуть зробити істотний вплив на угруповання. Однак ідіосинкратичність історичних ефектів представляє значну перешкоду для передбачення динаміки екосистемних функцій (Fukami et al., 2010).

За допомогою MDM-підходу вдалося структурувати β -різноманіття та одержати свідчення того, що екологічні фактори (точніше, комплекси екологічних факторів, які кількісно представлені багатовимірними факторами) володіють статистично вірогідним впливом на цей аспект різноманіття рослинного угруповання. Одержаний результат свідчить про те, що фітоіндикаційне оцінювання екологічних факторів та режимів можливе не тільки на рівні біогеоценозу, а також на рівні у межах біогеоценозу. Але така можливість має свою «ціну». Справа у тому, що на суббіогеоценозному рівні фітоіндикації підлягають не первинні екологічні фактори – вологість, трофічність, режим освітлення та ін., а їх комплекси, які кількісно виражаються багатовимірними факторами.

Існує проблеми адекватності інтерпретації результатів фітоіндикаційних оцінок в термінах реальних екологічних градієнтів (Schaffers, Sýkora, 2000; Wamelink et al., 2002, 2005). Нами встановлено, що найважливіші багатовимірні фактори, які характеризують варіювання основної частини екологічних умов, мають найбільш складну природу, а тому не можуть бути віднесені до жодного з вихідних «ординарних» екологічних факторів. У цьому полягає і складність їх інтерпретації. Тому при їх інтерпретації більш прийнятним буде застосування більш загальних понять. Так, складний характер сукупності екологічних факторів, який описує багатовимірний фактор 1, залежить від співвідношення деревних культур з одного боку та кущів та трав – з іншого. У цьому зв'язку, ідентифікація цього багатовимірного фактору як результату дії лісової пертиненції за Висоцьким (Visotsky, 1960) може виглядати як найбільш прийнятною.

Менш важливі фактори за своїми математичними властивостями наближаються до первинних факторів. Так, фактор 4 віддзеркалює вплив режимів азотного живлення едафотопу та освітлення, а фактор 5 є вже тільки маркером вмісту в ґрунті карбонатів. Відповідно, це дає можливість асоціювати багатовимірні фактори з конкретними первинними екологічними чинниками.

Оцінка зв'язку екологічних факторів та β -різноманіття у рамках MDM-підходу дозволило встановити, що інформаційна цінність рослин для індикації різних факторів є різною. Встановлені кластери рослин представляють собою сукупності видів, які характеризуються найбільшою інформаційною цінністю для індикації певних факторів. При оцінці значень екологічних факторів за допомогою фітоіндикації усі види угруповання визнаються рівнозначними у інформаційному контексті (при застосуванні даних типу присутність/відсутність), або їх значення визнається пропорційним їх участі в угрупованні (середні взважені оцінки). Нами показано, що у індикаційному аспекті види не є рівнозначними та формальні показники ролі рослин в угрупованні не віддзеркалюють їх інформаційного значення.

Також нами показано, що індикаторні можливості рослинного покриття для відображення дії екологічних факторів просторово неоднорідні у межах дослідженого полігону. Вірогідно, за умов, які наближені до екологічного оптимуму видів за відповідним фактором, інформаційний зв'язок настільки слабшає, що фактори нейтральної або випадкової природи викликають дезінформацію про відповідний фактор. Такі зони нами встановлені для усіх визначених факторів. Але існують зони, де індикація базується на стійкому інформаційному зв'язку між екологічними факторами та рослинним покривом. Таким чином, досліджена територія є неоднорідною з боку індикаційної цінності для різних екологічних факторів. Одержаний результат слід розглядати як реалізацію концепції про рівні різноманіття угруповання. Гама-різноманіття відповідає оцінці екологічних режимів, яку ми одержуємо на основі видової композиції усього угруповання. Бета-рівень вказує на наявність регулярної просторової гетерогенності, яка виражається у відхиленнях екологічних факторів від типових для даного полігону. Бета-рівень структурований як у видовому, так і просторовому аспектах. Наявність територій з дезінформацією про значення екологічного фактору може бути пов'язане з дією факторів нейтральної природи. Альфа-рівень залежить від факторів випадкової або нейтральної природи.

Висновки

Екологічні фактори, які ідентифіковані за допомогою фітоіндикаційного підходу, скорельовані між собою, внаслідок чого формуються регулярні комплекси факторів. Найважливіші фактори, які характеризують варіювання основної частини екологічних умов, мають найбільш складну природу. Для їх інтерпретації більш прийнятним є застосування більш загальних понять. Складний характер сукупності екологічних факторів, який описує багатовимірний фактор 1 можна ідентифікувати як результат дії лісової пертиненції. Менш важливі багатовимірні фактори за своїми математичними властивостями наближаються до фітоіндикаційних факторів.

Структурування β -різноманіття вказує на те, що види рослин розрізняються за своєю інформаційною цінністю для індикації різних екологічних факторів. Встановлені кластери рослин представляють собою сукупності видів, які характеризуються найбільшою інформаційною цінністю для індикації певних факторів.

Індикаторні можливості рослинного покриття для відображення дії екологічних факторів просторово неоднорідні. За умов, коли фактори нейтральної або випадкової природи переважають корисну фітоіндикаційну інформацію, то з'являється дезінформація про відповідний фактор. Зони дезінформації нами встановлені для усіх визначених факторів і вони мають специфічний просторовий розподіл.

References

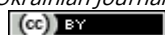
- Adler, P. B., Hillerislambers, J., Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10, 95–104.
- Allen, T.F.H., Sadowsky, D.A., Woodhead, N. (1984). Data transformation as a scaling operation in ordination of plankton. *Vegetatio*, 56, 147–160.
- Axmanová, I., Tichý, L., Fajmonová, Z., Hájková, P., Hettenbergerová, E., Li, C. F., Merunková, K., Najzchlebová, M., Otýpková, Z., Vymazalová, M., Zelený, D. (2012). Estimation of herbaceous biomass from species composition and cover. *Appl Veg Sci*, 15(4), 580–589.
- Balkovič, J., Kollár, J., & Šimonovič, V. (2012). Experience with using Ellenberg's R indicator values in Slovakia: Oligotrophic and mesotrophic submontane broad-leaved forests. *Biologia*, 67(3), 474–482.
- Belgard, A.L. (1950). *Forest vegetation of South-East part of the USSR*. Kiev State University (in Russian).
- Belgard, A.L. (1971). *Steppe Forestry*. Moscow: Forest Industry (in Russian).
- Bennie, J., Hill, M.O., Baxter, R., Huntley, B. (2006). Influence of slope and aspect on long-term vegetation change in British chalk grasslands. *J. Ecol.*, 94, 355–368.
- Bergès, L., Gégout, J. C., & Franc, A. (2006). Can understory vegetation accurately predict site index? A comparative study using floristic and abiotic indices in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) stands in northern France. *Ann For Sci*, 63(1), 31–42.
- Brunet, J., von Oheimb, G., & Diekmann, M. (2000). Factors influencing vegetation gradients across ancient-recent woodland borderlines in southern Sweden. *J Veg Sci*, 11, 515–524.
- Chytrý, M. (1995). Are species with similar ranges confined to similar habitats in a landscape. *Preslia*, 67, 25–40.
- Chytrý, M., Hejčman, M., Hennekens, S. M., & Schellberg, J. (2009). Changes in vegetation types and Ellenberg indicator values after 65 years of fertilizer application in the Rengen Grassland Experiment, Germany. *Appl Veg Sci*, 12(2), 167–176.
- Clark, J. S. (2012). The coherence problem with the unified neutral theory of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 199–203.
- Cornwell, W. K., & Grubb, P. J. (2003). Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos*, 100(3), 417–428.
- De'ath, G. (2012). The multinomial diversity model: Linking shannon diversity to multiple predictors. *Ecology*, 323, 116–119.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., de Foucault, B., Delelis-Dusollier, A., Bardat, J. (2004). Plant diversity in a managed temperate deciduous forests: understorey response to two silvicultural systems. *J. Appl. Ecol.*, 41, 1065–1079.
- Diduh, Y. P. (2012). *The principles of the bioindication*. Kyiv: Naukova dumka (in Ukrainian).
- Diduh, Ya. P., Emshanov, D.G., Schkolnikov, Y.A. (1997). The useage of the phytoindication estimations in the study of the forest ecosystem structure. *Ecology*, 5, 353–360.
- Didukh, Ya.P., Kuzemko, A.A. (2014). Phytoindication assessment of syntaxa, class Molinio-Arrhenatheretea, in Polissya and forest steppe zones of Ukraine. *Ukr. Bot. J.*, 71(2), 140–147.
- Diekmann, M. (2003). Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. *Basic Appl Ecol*, 4(6), 493–506.
- Diekmann, M., (1995). Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests of the Boreonemoral zone in Sweden. *Ecography*, 18 (2), 178–189.
- Diekmann, M., Falkengren-Grerup, U. (1998). A new species index for forest vascular plants: development of functional indices based on mineralization rates of various forms of soil nitrogen. *J. Ecol.*, 86, 269–283.
- Drake, J.A. (1990). Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *TREE*, 5, 159–164.
- Dupré, C., Diekmann, M. (1998). Prediction of occurrence of vascular plants in deciduous forests of South Sweden by means of Ellenberg indicator values. *Applied Vegetation Science*, 1(1), 139–150.
- Dvořáková, J., Horsák, M. (2012). Variation of Snail Assemblages in Hay Meadows: Disentangling the Predictive Power of Abiotic Environment and Vegetation. *Malacologia*, 55(1), 151–162.
- Dzwonko, Z. (2001). Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *J Appl Ecol*, 38(5), 942–951.
- Ejrnæs, R., Hansen, D.N., Aude, E. (2003). Changing course of secondary succession in abandoned sandy fields. *Biol. Cons.*, 109, 343–350.
- Ellwood, M.D., Manica, F.A., Foster, W.A. (2009). Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. *Ecology Letters*, 12, 277–284.
- Emshanov, D.G. (1999). The methods of spatial ecology in the study of forest ecosystems. Ed. D. M. Grodzinsky. Kiev, Mercury Globe's Ukraine, 219 p.
- Erdős L. (2013). Species compositional similarity. *J Veg Sci*, 21(1), 88–95.
- Ewald, J. (2003a). The sensitivity of Ellenberg indicator values to the completeness of vegetation relevés. *Basic Appl Ecol*, 4(6), 507–513.
- Ewald, J. (2003b). The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European flora? *Folia Geobot*, 38(4), 357–366.
- Fukami, T., Dickie, I.A., Wilkie, P., Paulus, B.C., Park, D., Roberts, A., Buchanan, P.K., Allen, R.B. (2010). Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. *Ecology Letters*, 13, 675–684.
- Gégout, J. C., & Eva, K. (2003). Comparison of indicator values of forest understory plant species in Western Carpathians (Slovakia) and Vosges Mountains (France). *Forest Ecol Manage*, 182(1), 1–11.

- Godefroid, S., Dana, E. D. (2007). Can Ellenberg's indicator values for Mediterranean plants be used outside their region of definition? *Journal of Biogeography*, 34, 62–68.
- Golub, V.B., Kuzmina, E.G. (1997). The communities of cl. Quercus-Fagetum Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 of the lower Volga valley. *Berlin: Feddes Repertorium*, 3–4 (108), 205–218.
- Goncharenko, I.V., Senchylo, O.O., Didukh, Ya.P. (2013). A method of quantitative evaluation of plant communities by their phytosociological spectra. *Chornomors'k. bot. z.*, 9 (4), 485–496.
- Hájková, P., Hájek, M., Apostolova, I., Zelený, D., & Dítě, D. (2008). Shifts in the ecological behaviour of plant species between two distant regions: evidence from the base richness gradient in mires. *J Biogeogr*, 35(2), 282–294.
- Häring, T., Reger, B., Ewald, J., Hothorn, T., & Schröder, B. (2013). Predicting Ellenberg's soil moisture indicator value in the Bavarian Alps using additive georegression. *Appl Veg Sci*, 16(1), 110–121.
- Hédl, R. (2004). Vegetation of beech forests in the Rychlebské Mountains, Czech Republic, reinspected after 60 years with assessment of environmental changes. *Pl. Ecol.*, 170, 243–265.
- Hill, M.O., Carey, P.D. (1995). Prediction of yield in the Rothamsted Park Grass Experiment by Ellenberg indicator values. *Journal of Vegetation Science*, 8 (4), 579–586.
- Hill, M.O., Roy, D.B., Mountford, J.O., Bunce, R.G.H. (2000). Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach. *Journal of Applied Ecology*, 37, 3–15.
- Horsák, M., Hájek, M., Tichý, L., Juříčková, L. (2007). Plant indicator values as a tool for land mollusc autecology assessment. *Acta Oecologica*, 32(2), 161–171.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Hutchinson, G. E. (1965). *The niche: an abstractly inhabited hypervolume. The ecological theatre and the evolutionary play*. New Haven, Yale Univ. Press.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427–2439.
- Kelly, V., Canham, C.D. (1992). Resource heterogeneity in old fields. *J. Veg. Sci.*, 3, 545–552.
- Latour, J.B., Reiling, R., Slooff, W. (1994). Ecological standards for eutrophication and desiccation: perspectives for a risk assessment. *Water Air Soil Pollut.*, 78, 265–277.
- Lawton, J. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177–192.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Cimalová, Š., Kropáč, Z., Otýpková, Z., Pyšek, P., Tichý, L. (2004). Weed vegetation of arable land in the Czech Republic and Slovakia: gradients of diversity and species composition. *J. Veg. Sci.*, 15, 415–422.
- Manyuk, V. (2001). By spreading and typology of the middle flooded oak forest within Dnipro–Orilsky reserve and adjacent areas of the river Dnipro valley. *Bulletin of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology*, 1(9), 147–152 (in Ukrainian).
- Manyuk, V. (2005). Structure, typology, dynamics and restoring oak Dnyprovsko–Orylsky Nature Reserve: Dis. candidate. *Biol. Sciences*: 03.00.16. Dnipropetrovsk.
- Manyuk, V.V. (1998). Ecological and floristic features of the Dnipro–Orelsky natural reserve oak forests. *Questions of the steppe forest and forest land reclamation*, 139–146.
- Matveev, N.M. (2011). Professor A. L. Belgard's fundamentals of Forest Steppe science and their modern interpretation. Samara: Samara University.
- Merunková, K., & Chytrý, M. (2012). Environmental control of species richness and composition in upland grasslands of the southern Czech Republic. *Plant Ecol*, 213(4), 591–602.
- Möller, H. (1997). Reactions- und Stickstoffzahlen nach Ellenberg als Indikatoren für die Humusform in terrestrischen Waldökosystemen im Raum Hannover. *Tuexenia*, 17, 349–365.
- Mucina, L., Bültmann, H., Dierßen, K., Theurillat, J.-P., Raus, T., Čarni, A., Šumberová, K., Willner, W., Dengler, J., (...) & Tichý, L. (2016). Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19 (Suppl. 1), 3–264.
- Økland, R.H. (1999). On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. *J. Veg. Sci.*, 10 (1), 131–136.
- Økland, R.H., Eilertsen, O., Økland, T. (1990). On the relationship between sample plot size and beta diversity in boreal coniferous forest. *Vegetatio*, 87, 187–192.
- Otýpková, Z. (2009). The influence of sample plot size on evaluations with Ellenberg indicator values. *Biologia*, 64(6), 1123–1128.
- Otýpková, Z., Chytrý, M. (2006a). Effect of plot size on the ordination of vegetation samples. *J. Veg. Sci.*, 17, 465–472.
- Otýpková, Z., Chytrý, M. (2006b). Effects of plot size and heterogeneity of vegetation data sets on assessment of evenness and β -diversity. Ms. (Ph.D. thesis, Depon. in: Dept. Bot. Zool., MU, Brno).
- Pakeman, R. J., Reid, C. L., Lennon, J. J., & Kent, M. (2008). Possible interactions between environmental factors in determining species optima. *J Veg Sci*, 19(2), 201–208.
- Persson, S. (1981). Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. *J Ecol*, 69, 71–84.
- Raunkier, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford: Clarendon Press.
- Robertson, G.P., Hutson, M.A., Evans, F.C., Tiedje, J.M. (1988). Spatial variability in a successional plant community: Patterns of nitrogen availability. *Ecology*, 69, 1517–1524.
- Rysin, L.P., Comissarov, E.S., Maslov, A.A. (1988). Methodological proposal to create a system of permanent sample plots in protected forest areas. *Moscow. Progress*. 28.
- Schaffers, A. P., & Sýkora, K. V. (2000). Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *J Veg Sci*, 11(2), 225–244.
- Schenková, V., Horsák, M., Plesková, Z., Pawlikowski, P. (2012). Habitat preferences and conservation of *Vertigo geyeri* (Gastropoda: Pulmonata) in Slovakia and Poland. *Journal of Molluscan Studies*, 78, 105–111.

- Smart, S.M., Scott, W.A., Whitaker, J., Hill, M.O., Roy, D.B., Critchley, C.N., Marini, L., Evans, C., Emmet, B.A., Rowe, E.C., Crowe, A., Le Duc, M., Marrs, R.H. (2010). Empirical realised niche models for British higher and lower plants—development and preliminary testing. *J. Veg. Sci.* 21 (4), 643–656.
- Smirnova, O.V., Chistyakov, A.A., Popadyuk, R.V., Evstigneev, O.I., Korotkov, V.N., Mitrofanov, M.V., Ponomarenko, E.V. (1992). Population organization vegetation forest areas (for example, broad-leaved forests of the European part of the USSR). Pushchino, ONTI Scientific Center of Biological Research USSR. 92.
- Solomakha, I. (2015). Forest and shrubs syntaxonomy of the Northern Black Sea coast. *Scientific Bulletin of Chernivtsi University. Biology (Biological Systems)*, 7 (2), 236–243.
- Szymura, T. H., Szymura, M., & Macioł, A. (2014). Bioindication with Ellenberg's indicator values: A comparison with measured parameters in Central European oak forests. *Ecological Indicators*, 46, 495–503. DOI: 10.1016/j.ecolind.2014.07.013
- Tarasov, V.V. (2005). *Dnipropetrovsk an Zaporozhie regions flora*. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Tarasov, V.V. (2012). *Dnipropetrovsk an Zaporozhie regions flora*. Second ed. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Tichý, L., Hájek, M., & Zelený, D. (2010). Imputation of environmental variables for vegetation plots based on compositional similarity. *J Veg Sci*, 21(1), 88–95.
- Tsyganov, D.N. (1983). Phytoindication of ecological factors in the subzone of mixed coniferous–broad-leaved forests. Moscow: Nauka.
- Tuomisto, H. (2011). Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it. *Oecologia*, 167, 903–911.
- Van Dobben, H. F., ter Braak, C. J. F., & Dirkse, G. M. (1999). Undergrowth as a biomonitor for deposition of nitrogen and acidity in pine forest. *For Ecol Manage*, 114(1), 83–95.
- Visotsky, G. N. (1960). *About hydroclimatic value of the forest for the Russia*. Selected whritings. Moscow: Academy press (in Russian).
- Wagner, M., Kahmen, A., Schlumprecht, H., Audorff, V., Perner, J., Buchmann, N., & Weisser, W. W. (2007). Prediction of herbage yield in grassland: How well do Ellenberg N-values perform? *Appl Veg Sci*, 10(1), 15–24.
- Wamelink, G. W. W., Joosten, V., Dobben, H. V., & Berendse, F. (2002). Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements. *J Veg Sci*, 13(2), 269–278.
- Weslien, J., Djupström, L. B., Schroeder, M., Widenfalk, O. (2011). Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *Journal of Animal Ecology*, 80, 1155–1162.
- Whittaker, R. H. (1970). *Communities and Ecosystems*. Macmillan, London: Collier Macmillan.
- Wittig, R., Ballach, H.J., Brandt, C.J. (1985). Increase of number of acid indicators in the herb layer of the Miller grass-beech forest of the Westphalian Bight. *Angewandte Botanik*, 59, 219–232.
- Wittig, R., Durwen, K.-J. (1982). Ecological indicator–value spectra of spontaneous urban floras. In: Bornkamm, R., Lee, J.A. & Seaward, M.R.D. (eds.) *Urban ecology; The second European ecological symposium; Berlin 8–12 September 1980*, 23–31. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Zelený, D., & Schaffers, A. P. (2012). Too good to be true: pitfalls of using mean Ellenberg indicator values in vegetation analyses. *J Veg Sci*, 23(3), 419–431.
- Zhukov, A.V. (2015). Phytoindicator estimation of the multidimensional scaling dimantion of the plant Communities structure. *Chornomors'k. bot. z.*, 11 (1), 84–98 (in Ukrainian). doi:10.14255/2308–9628/15.111/8.
- Zhukov, O.V. (2009). Ecomorphological Analysis of Soil Animal consortia. Dnepropetrovsk: Svidler A.L.
- Zhukov, A. V. (2006). Hierarchy organisation and diversity of the soil animal community of the floodplain. *Issues of steppe forestry and forest edamtion of soils*, 10(35), 170–184 (in Russian).
- Zhukov, A. V., Kunah, O. N., Zadorozhnaya, G.A., Andrushevich, E. V. (2013). Hierarchy of ecological diversity of industrial soil plants. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*, 9 (4), 37–47 (in Russian).
- Zhukov, A. V., Shatalin, D.B. (2016). Hygrotope and trophotope of the steppe pridniprovie biogeocoenosis as determinants of the earthworms (Lumbricidae) communities β -diversity. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*, 6 (2), 129–157.
- Zhukov, A., Zadorozhnaya, G. (2016). Spatial heterogeneity of mechanical impedance of a typical chernozem: the ecological approach. *Ekológia (Bratislava)*, 35, 263–278.
- Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Novikova, V.A., Ganzha, D.S. (2016). Phytoindicacion estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*, 6 (3), 91–117 (in Russian).
- Zonneveld, I. S. (1984). Principles of bioindication. *Ecological Indicators for the Assessment of the Quality of Air, Water, Soil, and Ecosystems* (pp. 207–217). Springer Netherlands.

Citation:

Zhukov, O.V., Kunah, O.M., Dubinina, Y.Y., Ganzha, D.S. (2017). Diversity and phytoindication ability of plant community. *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(4), 81–99.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License