



УДК 631.618:633.2.031

А. В. Жуков<sup>1</sup>, О. Н. Кунах<sup>2</sup>, Г. А. Задорожная<sup>1</sup>, Е. В. Андрусевич<sup>1</sup>**ИЕРАРХИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ  
РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТЕХНОЗЕМОВ**<sup>1</sup>Днепропетровский государственный аграрный университет<sup>2</sup>Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара

В работе обосновано представление о том, что для количественной характеристики экологического разнообразия растительности отношения различия/подобия между видами могут быть оценены с помощью учета экоморфических особенностей растений или их фитоиндикационных свойств. Показано, что сетевая по своей природе организация экологических взаимоотношений может быть представлена в виде иерархической дендрограммы, что дает возможность применять индексы таксономического разнообразия Варвика-Кларка для количественной оценки экологического разнообразия. Предложено расширить объем концепции Уиттекера о  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -разнообразии на экологическое (иерархическое, организационное) разнообразие, что позволило ввести такие понятия, как  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -компоненты экологического разнообразия растительности.

Ключевые слова: экологическое разнообразие, экоморфические особенности, индексы таксономического разнообразия, техноземы, растительность

О. В. Жуков<sup>1</sup>, О. М. Кунах<sup>2</sup>, Г. О. Задорожна<sup>1</sup>, К. В. Андрусевич<sup>1</sup>**ІЄРАРХІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЕКОЛОГІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ  
РОСЛИННОСТІ ТЕХНОЗЕМІВ**<sup>1</sup>Дніпропетровський державний аграрний університет<sup>2</sup>Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара

У роботі обґрунтоване уявлення про те, що для кількісної характеристики екологічного різноманіття рослинності стосунки розбіжності/подібності між видами можуть бути оцінені за допомогою урахування екоморфічних особливостей рослин або їх фитоіндикаційних властивостей. Показано, що сітьова за своєю природою організація екологічних взаємин може бути представлена у вигляді ієрархічної дендрограми, що надає можливості застосовувати індекси таксономічного різноманіття Варвіка-Кларка для кількісної оцінки екологічного різноманіття. Запропоновано розширити обсяг концепції Уїттекера про  $\alpha$ -,  $\beta$ - та  $\gamma$ -різноманіття на екологічне (ієрархічне, організаційне) різноманіття, що дозволило ввести такі поняття, як  $\alpha$ -,  $\beta$ - та  $\gamma$ -компоненти екологічного різноманіття рослинності.

Ключові слова: екологічна різноманітність, екоморфічні особливості, індекси таксономічного різноманіття, техноземи, рослинність.

А. V. Zhukov<sup>1</sup>, O. N. Kunah<sup>2</sup>, G. A. Zadorozhnaya<sup>1</sup>, E. V. Andrusevich<sup>1</sup>

## HIERARCHY OF ECOLOGICAL DIVERSITY OF INDUSTRIAL SOIL PLANTS

<sup>1</sup>Dnepropetrovsk State Agrarian University<sup>2</sup>Oles Honchar Dnepropetrovsk State University

Article presented the conception that for the quantitative characteristic of ecological diversity of vegetation the relation of distinction/similarity between species can be estimated by means ecomorphic features of plants or their phytoindicator properties. It is shown, that the network organization of ecological mutual relations can be presented in the form of hierarchical dendrogram in order to apply Warwick-Clarke taxonomic diversity indexes to a quantitative estimation of an ecological diversity. The idea to expand Whittaker concept of  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$ -diversity on ecological (hierarchical, organizational) diversity was discussed that has allowed to introduce concepts of  $\alpha$ ,  $\beta$ , and  $\gamma$ -components of ecological diversity of plant community.

*Keywords: ecological diversity, ecomorphological features, the indices of taxonomic diversity, industrial soils vegetation*

Рекультивацию можно рассматривать как комплексную научно-практическую задачу по восстановлению функциональности биогеоценотического покрова, нарушенного вследствие техногенного влияния. Необходимо отметить ограничение по фактору времени, так как восстановление функций, утраченных в результате техногенеза, должно произойти в пределах экономически и экологически оправданного промежутка времени.

Актуальной проблемой экологии является выяснение вопроса взаимосвязи разнообразия экологических систем и их функций, а также разнообразия и устойчивости экосистем (Жуков, 2009; Жуков и др., 2007). Поэтому важной задачей является количественная оценка разнообразия сообществ живых организмов (микробоценоза, фитоценоза, зооценоза) как показателя устойчивости и функциональности рекультивируемых территорий.

Классические индексы разнообразия, которые широко используются в экологической практике (Шеннона, Симпсона, Бергера-Паркера, Маргалефа и т. д.) не позволяют установить однозначные зависимости разнообразия с функциональностью и устойчивостью экосистем (Жуков, 2006). Основным недостатком таких показателей является то, что они не учитывают отношения различия/подобия между видами, которые в свою очередь характеризуют организацию сообществ живых организмов (Жуков и др., 2007).

Таксономический аспект разнообразия является наиболее очевидным способом охарактеризовать различие/подобие между видами, что дает возможность для вычисления индексов таксономического разнообразия сообществ (Clarke, Warwick, 1998; 1999; Oksanen et al., 2011; Warwick, Clarke, 1995; 1998; 2001). Однако следует учесть, что таксономическое разнообразие характеризует флору (фауну) как образования, которые существуют в



географическом пространстве и развиваются в геологическом времени (Чернов, 1975). Для характеристики экологических аналогов флоры и фауны – растительности и животного населения – необходимы другие способы оценки различия/подобия между видами (Чернов, 1971). Для животного населения предложено использовать экоморфические матрицы для оценки экологического разнообразия (Жуков, 2009). Экоморфические матрицы представляют собой развитие концепции экоморф А. Л. Бельгарда (Бельгард, Травлеев, 1980), созданной для анализа растительности. Естественным является применение экоморфической структуры растительности для оценки её экологического разнообразия.

Целью исследования является с помощью индексов Варвика-Кларка дать количественную оценку экологического разнообразия растительности, сформированной на различных типах техноземов, представленных на экспериментальном участке научно-исследовательском стационаре Днепропетровского национального аграрного университета в г. Орджоникидзе.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Индексы разнообразия Варвика-Кларка учитывают в количественной оценке разнообразия сложность функционального разнообразия видов, составляющих сообщество, и отражают различные его аспекты. Были предложены четыре индекса таксономического разнообразия, которые учитывают «взвешенные» таксономические различия между видами. Первые два, называемые таксономическим разнообразием ( $\Delta$ ) и таксономическим различием ( $\Delta^*$ ), являются естественным расширением индекса разнообразия Симпсона и используют обилие видов. Два других индекса измеряют среднее значение и вариацию таксономических различий ( $\Delta^+$  и  $\Delta^+$  соответственно) и имеют дело с данными вида присутствие/отсутствие. Комбинация двух последних индексов обеспечивает статистически робастное заключение о таксономической близости в пределах комплекса живых организмов (Oksanen et al., 2011). Эти четыре индекса являются независимыми от размеров выборки, несмещенными, соотносятся с функциональным разнообразием и чувствительны к воздействиям окружающей среды на сообщество.

Если данные представлены в формате присутствие/отсутствие видов, то  $\Delta$  и  $\Delta^*$  сходятся со средним таксономическим различием ( $\Delta^+$ ) и могут быть вычислены по формуле:

$$\Delta^+ = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij}}{S(S-1)}, \quad (1).$$

Где  $S$  – видовое богатство и  $w_{ij}$  – мера таксономического различия, заданная длиной пути, который связывает виды  $i$  и  $j$  в иерархической классификации.

Несколько позже был предложен новый индекс, основанный на выравнивании распределения таксонов в пределах таксономического древа.

Этот индекс называется «вариацией таксономического различия» и может быть выражен следующим образом:

$$\Lambda^+ = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} (w_{ij} - \varpi)^2}{S(S-1)} = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij}^2}{S(S-1)} - \varpi^2, \quad (2).$$

$$\varpi = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij}}{S(S-1)}, \quad (3).$$

Значение индекса  $\Lambda^+$  изменяется в пределах от 0 до 100 и является положительным числом. Если  $\Lambda^+$  является средней длиной связей между видов в таксономическом древе, то  $\Lambda^+$  есть просто дисперсия этих парных длин связи и может рассматриваться как индекс сложности иерархического древа.

Работы были проведены на научно-исследовательском стационаре ДГАУ в г. Орджоникидзе. Отбор проб произведен на вариантах техноземов, сформированных на лессовидных суглинках (Бондарь, Жуков, 2011), серо-зеленых глинах, красно-бурых глинах и на педоземах.

На участке с 1995 до 2003 г. произрастал многолетний бобово-злаковый агрофитоценоз (Шемавнев и др., 2005), после чего начался процесс натурализации растительного покрова.

Учет растительности и измерение фитомассы проводили в пределах квадратов с боковой стороной 0,5 м в повторности 160 образцов (8 трансект по 20 образцов в каждой, расстояние между точками отбора проб – 1,5 м). Материал собирали в июне 2010 г (лессовидные суглинки) и июне 2011 г. (прочие варианты). Проведено таксономическое определение растений до вида. Количественно обилие растений оценено по числу побегов.

Статистические расчеты выполнены с помощью программной среды R-2.12.1 for Windows с применением библиотеки *vegan* (Oksanen et al., 2011).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экологическое разнообразие можно описать с помощью расстояния между видами, оцененное в экологическом пространстве. Положение вида в экологическом пространстве можно установить по индикаторным шкалам (Дидух и др., 1997; Дідух, Плюта, 1994) либо по экоморфической характеристике вида (табл. 1). В нашем случае мы пользовались индикаторными шкалами Д. Н. Цыганова (1983).

**Таблица 1. Индикаторные значения и экоморфы видов растительности участка рекультивации**

Вид	Индикаторные значения (по Цыганову)	Экоморфы (по А. Л. Бельгарду)
-----	--	-------------------------------



	T m	K n	O m	C r	H d	T r	N t	R c	L c	Цено морф а	Гигро морф а	Трофо морфа	Гелио морф а
<i>Achillea nobilis</i>	9	8	8	8	8	5	4	5	3	St	KsMs	MsTr	He
<i>Achillea submillefolium</i>	7, 5	9	7	7	9	5	6	7	3	StPr	KsMs	MgTr	He
<i>Acroptilon repens</i>	0, 5	1	7	8	7	6	6	8	3	St	Ks	MsTr	He
<i>Adonis vernalis</i>	9	8	5	5	8	8	4	8	5	St	MsKs	MgTr	He
<i>Agropyron pectinatum</i>	9	1, 5	5	5	8	9	5	9	2	St	Ks	MsTr	He
<i>Ajuga chia</i>	0	9	8	5	9	8	4	9	3	St	Ks	MsTr	He
<i>Alyssum desertorum</i>	1 0	0, 5	6	8	8	5	5	8	2	St	MsKs	MsTr	He
<i>Anisantha tectorum</i>	1 0	9	7	7	8	9	5	9	2	Ru	KsMs	MgTr	ScHe
<i>Anthemis arvensis</i>	9	7, 5	8	0	9	7	7	4	2	St	MsKs	MsTr	He
<i>Artemisia absinthium</i>	9	9	7	5	9	7	5	7	3	Ru	KsMs	MsTr	He
<i>Artemisia austriaca</i>	8, 5	9	7	5	5	0	5	9	2	St	KsMs	MsTr	He
<i>Avena fatua</i>	5	9	7	7	7	9	5	9	2	Ru	MsKs	MsTr	He
<i>Barbarea vulgaris</i>	7, 5	7, 5	8	7	9	0	7	7	2	Ru	MsKs	MsTr	He
<i>Brassica campestris</i>	9	7	8	9	5	0	6	8	2	Ru	KsMs	MsTr	He
<i>Bromus</i>	9, 9	9	7	9	7	1	6	9	2	St	MsKs	MgTr	ScHe

Вид	Индикаторные значения (по Цыганову)									Экоморфы (по А. Л. Бельгарду)			
	T m	K n	O m	C r	H d	T r	N t	R c	L c	Цено морф а	Гигро морф а	Трофо морфа	Гелио морф а
<i>squrosus</i>	5					1, 5							
<i>Carduus acanthoides</i>	8, 5	8, 5	7, 5	9	9	8	8	7	3	Sil	KsMs	MsTr	ScHe
<i>Centaurea aemulans</i>	8	5	8	9	5	0	6	7	3	St	Ks	MsTr	He
<i>Chamaecytis us</i>	8, 5			7 ,									
<i>ruthenicus</i>	5	9	8	5	9	6	4	6	3	SilSt	KsMs	MsTr	ScHe
<i>Cichorium intybus</i>		9, 5						1					
	9	5	7	9	9	9	5	0	2	StPr	MsKs	MsTr	He
<i>Consolida regalis</i>			7, 5	,									
	8	8	5	5	9	7	6	9	2	Ru	MsKs	MsTr	ScHe
	1			9									
<i>Convolvulus arvensis</i>	0, 5			,									
	5	9	8	5	9	9	5	9	3	Ru	MsKs	MsTr	ScHe
		1											
<i>Crepis rheodifolia</i>	8, 5	0, 5			1	6, 5		1					
	5	5	8	6	1	5	4	0	4	St	MsKs	MsTr	He
				6									
<i>Crepis tectorum</i>	7	9	8	5	9	8	7	7	2	St	MsKs	MsTr	He
				7	1				3				
<i>Dactylis glomerata</i>	8, 5	8, 5	7, 5	,	0, 5							OgMs	
	5	5	5	5	5	7	7	6	5	SilPr	Ms	Tr	ScHe
				7									
<i>Delphinium cuneatum</i>	8, 5	1 0	7, 5	,								OgMs	
	5	0	5	5	8	5	4	8	3	SilPr	MsKs	Tr	ScHe
					1		8						
<i>Elytrigia repens</i>	8	9	8	7	5	0	5	6	3	StPr	KsMs	MsTr	ScHe
					3, 1		1						
<i>Falcaria vulgaris</i>	9, 5	1 0	6, 5			1		1					
	5	0	5	9	8	1	4	1	3	St	KsMs	MgTr	He
<i>Fumaria officinalis</i>	8, 5	9, 5	7, 5				7						
	5	5	5	8	9	8	,	9	2	Ru	KsMs	MsTr	He



Вид	Индикаторные значения (по Цыганову)									Экоморфы (по А. Л. Бельгарду)			
	T m	K n	O m	C r	H d	T r	N t	R c	L c	Цено морф а	Гигро морф а	Трофо морфа	Гелио морф а
							5						
<i>Helichrysum arenarium</i>	9, 5	1 0		7 5		7 6		2 5	2 6	St	MsKs	OgMs Tr	He
<i>Hieracium virosum</i>	6	9	7	8	9	5	8, 5			St	MsKs	MsTr	ScHe
<i>Inula britannica</i>	7, 5	8, 5	7, 5		1 5	1 1		1 6		Pr	Ms	MsTr	He
<i>Kochia prostrata</i>	1 0	1 1		6 5	5 5	1 1		7 9	2	St	Ks	OgMs Tr	He
<i>Lactuca serriola</i>	9, 5	8, 5	7, 5		9 9	8 8		5 6	2 2	Ru	KsMs	MsTr	He
<i>Lappula barbata</i>	8	9, 5		7 5		1 8				St	KsMs	MsTr	He
<i>Leonurus cardiaca</i>	9, 5	7, 5	7, 5			9 7		9 9	3	St	MsKs	MgTr	ScHe
<i>Lepidium perfoliatum</i>	9	7	8	9	5	0	1 6	8 8	2 2	St	MsKs	MsTr	He
<i>Medicago lupulina</i>	1 0									StPr	KsMs	MsTr	He
<i>Medicago sativa</i>	9	9, 5	6, 5							StPr	KsMs	MgTr	He
<i>Melica transsilvanica</i>	9	9, 5	7, 5		8, 5	7, 5				Sil	KsMs	MsTr	ScHe
<i>Melilotus albus</i>	8	0, 5	6, 5							PalPr	HgMs	MsTr	He
<i>Melilotus</i>	8	9	7	9	9	9		5 7	2 2	StPr	KsMs	MsTr	He

Вид	Индикаторные значения (по Цыганову)									Экоморфы (по А. Л. Бельгарду)			
	T m	K n	O m	C r	H d	T r	N t	R c	L c	Цено морф а	Гигро морф а	Трофо морфа	Гелио морф а
<i>officinalis</i>													
<i>Onobrychis</i>		8,	7,	1									
<i>vicifolia</i>	9	5	5	0	9	7	4	9	2	St	KsMs	MsTr	He
				7									
<i>Rumex</i>		1		,	1								
<i>confertus</i>	9	1	8	5	1	9	8	9	2	Pr	KsMs	MsTr	ScHe
		1		7			3						
<i>Seseli</i>		0,		,			,						
<i>campestre</i>	8	5	8	5	9	7	5	9	3	St	MsKs	MgTr	He
						1							
<i>Sonchus</i>	9,				1	0,							
<i>arvensis</i>	5	8	9	8	2	5	6	9	2	Ru	KsMs	MgTr	He
				8					3				
<i>Steris</i>		8,		,					,			OgMs	
<i>viscaria</i>	8	5	8	5	9	7	3	6	5	SilPr	KsMs	Tr	ScHe
									2				
<i>Taraxacum</i>	9,				1				,				
<i>officinale</i>	5	9	8	9	1	9	8	7	5	Pr	KsMs	MsTr	ScHe
<i>Thlaspi</i>	7,												
<i>arvense</i>	5	9	7	7	9	7	8	8	2	St	MsKs	MsTr	He
				7									
<i>Tragopogon</i>	8,	1		,									
<i>major</i>	5	0	7	5	8	8	7	8	2	SilSt	MsKs	MsTr	ScHe
				6									
				,	1								
<i>Vicia cracca</i>	8	9	8	5	3	9	5	6	3	PalPr	HgMs	MsTr	He
				9	1				2				
<i>Xanthium</i>	9,	8,		,	0,	1			,				
<i>strumarium</i>	5	5	7	5	5	1	7	7	5	Ru	KsMs	MsTr	He

Экологическая структура растительности не является по своей природе иерархической, в отличие от структуры таксономической. Иерархическая организация в сообществах живых организмов, если она встречается, является частным случаем более общей формы организации – сетевой. Например, трофическая организация сообществ является иерархической, но она является частным аспектом экологической организации, наряду с топическими



асpekтами (екологічeскими групами, видeленными на основе гeгpопpефeрeндума, тeрмопpефeрeндума, мeста в ярусной организации и т.д.), которые не имеют иерархического соподчинения.

Сетевая организация сообщества может быть представлена в виде древовидного иерархического дерева, подобного таксономической организации (рис. 1).

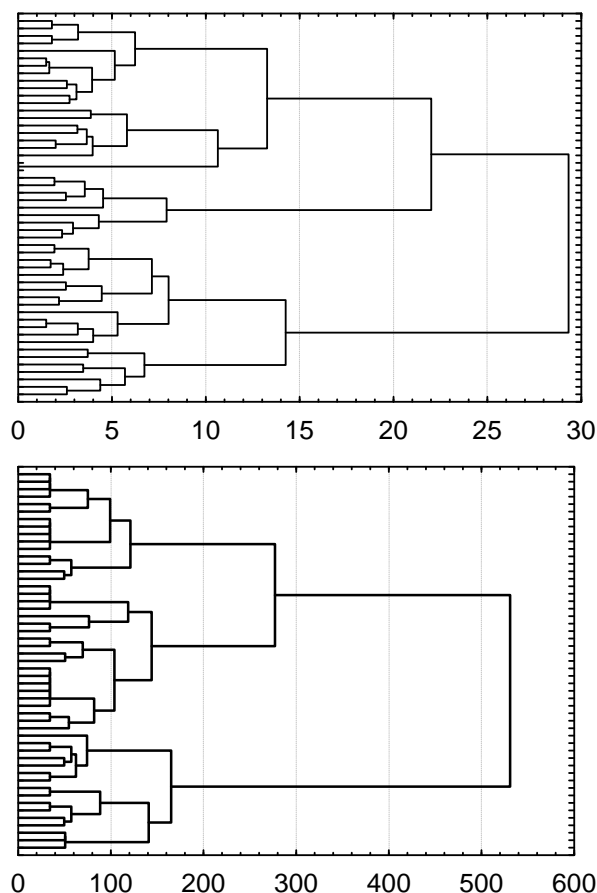


Рис. 1. Функциональная структура растительности, оцененная по индикаторным значениям (слева) и экоморфам (справа)

Древовидное подобие позволяет применить для характеристики экологического (функционального) разнообразия инструменты, которые используются для описания таксономического разнообразия.

Необходимо отметить ряд существенных особенностей между иерархией таксономической и иерархическим представлением экологической организации.

Иерархия таксономическая непосредственно отражает природу изучаемого явления, которая является результатом дихотомического (древовидного) филогенеза таксономических групп живых организмов.

Иерархия экологическая является упрощением структуры, предназначенным для приведения к форме, подобной структуре таксономической. Иерархическая (кластерная) экологическая структура сильно зависит от особенностей проведения кластерного анализа – от выбранной меры расстояния и правила амальгамации. Варьирование этими параметрами анализа можно рассматривать как способ отражения различных аспектов экологической структуры. Множественное кластерное решение не позволяет установить «иерархию иерархий» – т.е. решить вопрос о приоритете того или иного кластерного решения.

Важным является то, что иерархические уровни экологической организации не имеют качественной определенности и инвариантности. Если таксономические уровни «вид», «род», «семейство» и т. д. инвариантны (независимы) относительно других таксонов, входящих в сообщество, а также относительно объективны, то качественное и количественное насыщение уровней экологической иерархии будут изменяться от сообщества к сообществу. Иначе говоря, кластерные решения для экологической структуры будут различны для различных сообществ. Поэтому представители данного вида могут находиться в различных сообществах в различных иерархических отношениях с одними и теми же видами, если общая видовая композиция сообществ изменяется. Еще раз стоит отметить, что иерархические отношения между видами сильно зависят от алгоритма кластерной процедуры (меры расстояния и правила амальгамации).

Число таксономических уровней ограничено правилами таксономической номенклатуры. Это число весьма вариабельно (прежде всего ввиду гибкости системы, что достигается добавлением промежуточных таксонов – над- или подтаксонов), но всегда конечно, и эта ограниченность объективна по отношению к данному сообществу. Максимальное число иерархических уровней экологической организации определяется числом различных компонентов сообщества, что наиболее часто соответствует видовому богатству сообщества за вычетом единицы. Такое иерархическое отображение можно охарактеризовать как *континуальное*, так как длина иерархических связей будет приближаться к таксономическому (экологическому) расстоянию при увеличении числа видов и они совпадут при стремлении числа видов к бесконечности. Континуальная иерархия представляет собой иерархию с индивидуальным включением – каждый вид имеет индивидуальный уровень и отдельно от остальных включается в общую иерархическую структуру.

Количество иерархических уровней экологической организации может быть меньше, чем максимально возможное и определяться степенью однородности кластеров или другими соображениями. Иерархия с числом уровней меньшим (значительно меньшим), чем максимальное, является *дискретной*. Включение видов в такую иерархию происходит не

индивидуально, а коллективно в составе группы соответствующего уровня. Дискретность возникает вследствие пренебрежения различиями между видами, которые входят в одну иерархическую группу.

Очевидно, что существование естественной экологической структурированности сообщества нивелирует различия между двумя подходами.

Кластерная дендрограмма, которая описывает экологическую организацию, может быть основой для построения локальной экологической классификации (табл. 2), подобно тому, как для локальной флоры можно составить таксономическую схему. Данная классификация является континуальной, так как в явном виде не учитывает экологической структурированности (т.е. не выделяются четко обособленные структурные уровни) и она состоит из максимально возможного числа уровней.

**Таблица 2. Кластерная матрица растительности, построенная на основе индикаторных значений и экоморф (N1 – N49 – иерархический уровень)**

Вид	Индикаторные значения									Экоморфы				
	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
	1	2	...	46	47	48	49	1	2	...	46	47	48	49
<i>Achillea nobilis</i>	1	1	...	1	1	1	1	1	1	...	1	1	1	1
<i>Achillea</i>			...							...				
<i>submillefolium</i>	2	2		1	1	1	1	2	2		1	1	1	1
<i>Acroptilon repens</i>	3	3	...	2	2	1	1	3	3	...	1	1	1	1
<i>Adonis vernalis</i>	4	4	...	1	1	1	1	4	4	...	1	1	1	1
<i>Agropyron</i>			...							...				
<i>pectinatum</i>	5	5		2	2	1	1	5	5		1	1	1	1
<i>Ajuga chia</i>	6	6	...	1	1	1	1	6	6	...	1	1	1	1
<i>Alyssum</i>			...							...				
<i>desertorum</i>	7	7		1	1	1	1	7	7		1	1	1	1
<i>Anisantha</i>			...							...				
<i>tectorum</i>	8	8		1	1	1	1	8	8		1	1	1	1
<i>Anthemis</i>			...							...				
<i>arvensis</i>	9	9		3	2	1	1	9	9		1	1	1	1
<i>Artemisia</i>	1	1	...					1	1	...				
<i>absinthium</i>	0	0		1	1	1	1	0	0		1	1	1	1
<i>Artemisia</i>	1	1	...					1	1	...				
<i>austriaca</i>	1	1		1	1	1	1	1	1		1	1	1	1
	1	1	...					1	1	...				
<i>Avena fatua</i>	2	2		1	1	1	1	2	2		1	1	1	1
	1	1	...					1	1	...				
<i>Barbarea vulgaris</i>	3	3		1	1	1	1	3	3		1	1	1	1
<i>Brassica</i>	1	1	...	2	2	1	1	1	1	...	1	1	1	1

<i>campestris</i>	4	4						4	4				
	1	1	...					1	1	...			
<i>Bromus squarrosus</i>	5	5		1	1	1	1	5	5		1	1	1
<i>Carduus</i>	1	1	...					1	1	...			
<i>acanthoides</i>	6	6		1	1	1	1	6	6		2	1	1
<i>Centaurea</i>	1	1	...					1	1	...			
<i>aemulans</i>	7	7		1	1	1	1	7	7		1	1	1
<i>Chamaecytisus</i>	1	1	...					1	1	...			
<i>ruthenicus</i>	8	8		2	2	1	1	8	8		2	1	1
<i>Cichorium</i>	1	1	...					1	1	...			
<i>intybus</i>	9	9		1	1	1	1	9	9		1	1	1
	2	2	...					2	2	...			
<i>Consolida regalis</i>	0	0		1	1	1	1	0	0		2	1	1
<i>Convolvulus</i>	2		...					2	2	...			
<i>arvensis</i>	1	6		1	1	1	1	1	1		2	1	1
<i>Crepis</i>	2	2	...					2	2	...			
<i>rhoeadifolia</i>	2	1		4	3	2	2	2	2		1	1	1
	2	2	...					2	2	...			
<i>Crepis tectorum</i>	3	2		1	1	1	1	3	3		1	1	1
<i>Dactylis</i>	2	2	...					2	2	...			
<i>glomerata</i>	4	3		1	1	1	1	4	4		3	2	1
<i>Delphinium</i>	2	2	...					2	2	...			
<i>cuneatum</i>	5	4		2	2	1	1	5	5		3	2	1
	2	2	...					2	2	...			
<i>Elytrigia repens</i>	6	5		1	1	1	1	6	6		2	1	1
	2	2	...					2	2	...			
<i>Falcaria vulgaris</i>	7	6		2	2	1	1	7	7		1	1	1
<i>Fumaria</i>	2	2	...					2	2	...			
<i>officinalis</i>	8	7		1	1	1	1	8	8		1	1	1
<i>Helichrysum</i>	2	2	...					2	2	...			
<i>arenarium</i>	9	8		2	2	1	1	9	9		1	1	1
<i>Hieracium</i>	3	2	...					3	3	...			
<i>virosum</i>	0	9		5	4	3	1	0	0		2	1	1
	3	3	...					3	3	...			
<i>Inula britannica</i>	1	0		1	1	1	1	1	1		4	3	2
	3	3	...					3	3	...			
<i>Kochia prostrata</i>	2	1		2	2	1	1	2	2		1	1	1
	3	3	...					3	3	...			
<i>Lactuca serriola</i>	3	2		1	1	1	1	3	3		1	1	1
	3	3	...					3	3	...			
<i>Lappula barbata</i>	4	3		1	1	1	1	4	4		1	1	1



	3	3	...					3	3	...				
<i>Leonurus cardiaca</i>	5	4		2	2	1	1	5	5		1	1	1	1
<i>Lepidium</i>	1	1	...					3	3	...				
<i>perfoliatum</i>	4	4		2	2	1	1	6	6		1	1	1	1
<i>Medicago</i>	3	3	...					3	3	...				
<i>lupulina</i>	6	5		1	1	1	1	7	7		1	1	1	1
	3	3	...					3	3	...				
<i>Medicago sativa</i>	7	6		1	1	1	1	8	8		1	1	1	1
<i>Melica</i>	3	3	...					3	3	...				
<i>transsilvanica</i>	8	7		2	2	1	1	9	9		2	1	1	1
	3	3	...					4	4	...				
<i>Melilotus albus</i>	9	8		2	2	1	1	0	0		5	4	3	2
<i>Melilotus</i>	4	3	...					4	4	...				
<i>officinalis</i>	0	9		1	1	1	1	1	1		1	1	1	1
<i>Onobrychis</i>	4	4	...					4	4	...				
<i>vicifolia</i>	1	0		1	1	1	1	2	2		1	1	1	1
	4	4	...					4	4	...				
<i>Rumex confertus</i>	2	1		1	1	1	1	3	3		2	1	1	1
	4	4	...					4	4	...				
<i>Seseli campestre</i>	3	2		2	2	1	1	4	4		1	1	1	1
	4	4	...					4	4	...				
<i>Sonchus arvensis</i>	4	3		1	1	1	1	5	5		1	1	1	1
	4	4	...					4	4	...				
<i>Steris viscaria</i>	5	4		2	2	1	1	6	6		3	2	1	1
<i>Taraxacum</i>	4	4	...					4	4	...				
<i>officinale</i>	6	5		1	1	1	1	7	7		2	1	1	1
	4	4	...					4	4	...				
<i>Thlaspi arvense</i>	7	6		1	1	1	1	8	8		1	1	1	1
<i>Tragopogon</i>	4	4	...					4	4	...				
<i>major</i>	8	7		1	1	1	1	9	9		2	1	1	1
	4	4	...					5	4	...				
<i>Vicia cracca</i>	9	8		1	1	1	1	0	0		5	4	3	2
<i>Xanthium</i>	5	4	...					3	3	...				
<i>strumarium</i>	0	9		1	1	1	1	3	3		1	1	1	1

В экологической классификации вместо иерархических уровней таксономической классификации (вид, род, семейство и т.д.) представлены абстрактные уровни N1, ...N. Уровень N1 занимает низший иерархический уровень, а уровень N49 – высший. Имена таксономической классификации замещены цифровыми кодами в классификации экологической. Кодировки справедливы только в пределах одного столбца, а одноименные элементы из

различных столбцов не указывают на какую-либо связь. Такая форма кодировки экологической классификации может использоваться для оценки экологического разнообразия сообществ, которые являются подмножеством множества локальной флоры, для которой составлена данная экологическая классификация.

Очевидно, что вся совокупность локальной флоры обладает наибольшим экологическим разнообразием. Это разнообразие является своего рода эталоном, по отношению к которому производится оценка экологического разнообразия отдельного сообщества.

Сравнение с помощью теста Мантеля матриц расстояний между видами, оцененных с помощью индикаторных шкал и по экоморфам растений, показало, что эти матрицы не имеют достоверной корреляции (коэффициент корреляции Мантеля = 0,05,  $p = 0,37$ ). Это свидетельствует о том, что индикаторные шкалы и экоморфы отражают различные аспекты экологических особенностей растительности изучаемой территории.

Р. Уиттекер [18] впервые предложил разделить разнообразие на альфа-, бета- и гамма-компоненты для характеристики различных аспектов разнообразия. Альфа разнообразие ( $\alpha$ ) обычно измеряется как число видов в пределах отдельной пробной площади, тогда как гамма разнообразие ( $\gamma$ ) представляет совокупное число видов в пределах определенного географического пространства. Бета разнообразие ( $\beta$ ) представляет собой отношение видового богатства всей территории к среднему значению числа видов в пределах отдельной пробной площади.

Были оценены  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -компоненты экологического разнообразия растительности участка рекультивации. Под  $\gamma$ -компонентой понимается экологическое разнообразие растительности отдельного типа технозема. Под  $\alpha$ -компонентой понимается экологическое разнообразие, оцененное для каждой учетной площадки в пределах соответствующего типа техноземов. Компоненту  $\beta$ -разнообразия можно найти как отношение  $\gamma$ -разнообразия к среднему значению  $\alpha$ -разнообразия, за вычетом 1.

Наибольшим значением  $\gamma$ -экологического разнообразия ( $\Delta$ ), установленного по индикаторным значениям растений, характеризуется растительность, которая сформировалась на педоземах – 48,46 (табл. 3). Несколько ниже разнообразие растительности на серо-зеленых глинах (35,27) и на красно-бурых глинах (29,86). Наименьшим значением  $\gamma$ -разнообразия характеризуется растительность дерново-литогенных почв на лесах (15,23). Подобное соотношение между растительностью техноземов отмечается и по показателю  $\gamma$ -компоненты таксономического различия ( $\Delta^*$ ).

**Таблица 3. Континуальное экологическое разнообразие растительности, оцененное по индикаторным значениям**

Техноземы	$\Delta$	$\Delta^*$	$\Delta^+$	$\Delta^+$	$sd\Delta^+$	$s\Delta^+$
-----------	----------	------------	------------	------------	--------------	-------------



	γ-разнообразие					
Красно-бурые глины	29,86	37,51	731,89	56,77	3,69	1532,77
Лесы	15,23	36,44	486,61	44,15	3,14	1368,55
Серо-зеленые глины	35,27	41,07	469,59	52,43	4,33	1205,78
Педозем	48,76	57,77	473,98	48,33	4,00	1208,34
	α-разнообразие					
Красно-бурые глины	20,47	40,09	271,65	42,39	17,35	157,26
Лесы	12,12	36,22	118,07	37,03	18,39	121,60
Серо-зеленые глины	21,26	40,60	126,20	41,52	20,04	116,39
Педозем	19,35	47,15	124,32	46,73	21,33	124,79
	β-разнообразие					
Красно-бурые глины	0,46	-0,06	1,69	0,34	–	8,75
Лесы	0,26	0,01	3,12	0,19	–	10,25
Серо-зеленые глины	0,66	0,01	2,72	0,26	–	9,36
Педозем	1,52	0,23	2,81	0,03	–	8,68

**Условные обозначения:**  $\Delta$  – индекс таксономического разнообразия Варвика-Кларка;  $\Delta^*$  – индекс таксономического различия Варвика-Кларка;  $\Delta+$  – дисперсия парных длин таксономической связи;  $\Delta+$  – индекс таксономического разнообразия Варвика-Кларка для данных присутствие/отсутствие;  $sd\Delta+$  – стандартное отклонение  $\Delta+$ ;  $s\Delta+$  – произведение численности видов и  $\Delta+$ .

Индекс разнообразия, который не учитывает обилия видов ( $\Delta+$ ), иначе упорядочивает растительные сообщества техноземов. Наибольшим разнообразием характеризуется растительность дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах (56,77), далее следует растительность на серо-зеленых глинах (52,43), педоземах (48,33) и на лесах (44,15). Индекс разнообразия без учета численности видов можно рассматривать как показатель потенциального разнообразия, а с учетом численности – как показатель реализованного. Различная интенсивность использования экологического потенциала местообитания растениями, которые представляют различные фрагменты диапазона экологического разнообразия, приводит к наблюдаемым особенностям показателей экологического разнообразия.

По показателю дисперсии длин экологической связи ( $\Delta+$ ) растительность на красно-бурых глинах значительно превосходит растительные группировки на всех остальных типах техноземов. Прочие участки имеют растительность, которая мало различается по этому показателю. Индекс  $\Delta+$  чувствителен к выравниванию длин экологической связи, которая в свою очередь зависит от равномерности заполнения экологического пространства. Таким образом, можно утверждать, что растительность дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах неоднородно заполняет экологическое пространство этого местообитания.

Компонента  $\alpha$ -разнообразия по индексу  $\Delta$  четко отделяет растительность на лесах, которая характеризуется более низким разнообразием, по сравнению с относительно гомогенной группировкой из растительности на прочих типах техноземов. Поэтому компонента  $\beta$ -разнообразия по индексу  $\Delta$  преимущественно определяется  $\gamma$ -разнообразием. Это иллюстрируется тем, что порядок растительности, сформированных на различных типах техноземов, идентичен для компонент  $\beta$ - и  $\gamma$ -  $\Delta$ -разнообразия.

По индексу  $\Delta^*$  практически нет различий между  $\alpha$ - и  $\gamma$ -разнообразиями, поэтому  $\gamma$ -разнообразие значимо не отличается от нуля. Вероятно, такой результат является следствием свойства независимости данного индекса от объема выборки. Некоторая инвариантность индекса  $\Delta^*$  от особенностей сбора материала делает его предпочтительным для оценки реального экологического разнообразия. Исходя из этого, можно утверждать, что наибольшим экологическим разнообразием характеризуется растительность на педоземах, а растительность на литоземах (на красно-бурых, серо-зеленых глинах и лесах) имеет значительно меньшее экологическое разнообразие.

Неоднородность использования экологического пространства растительностью на красно-бурых глинах отмечается и на уровне  $\alpha$ -разнообразия. По индексу  $\Delta^+$  эта растительная группировка значительно превосходит все остальные, для которых показатель дисперсии длин экологической связи изменяется в узких пределах.

По  $\beta$ -разнообразию индекса  $\Delta^+$  растительность на красно-бурых глинах напротив, характеризуется наименьшим значением. Наибольшее  $\beta$ -разнообразие дисперсии длин экологической связи наблюдается для растительности на лесах и педоземах. Смысл  $\beta$ -разнообразия индекса  $\Delta^+$  состоит в сравнении равномерности экологических связей на глобальном и локальном уровнях. Очевидно, чем ниже  $\beta$ -разнообразие, тем больше подобие части целому. Если речь идет об индексе  $\Delta^+$ , то можно говорить о структурном подобии частей структуре целого. Таким образом, для растительности на красно-бурых глинах характерен гораздо более высокий уровень структурного подобия части целому, чем для растительных группировок на прочих типах техноземов. Для растительности, которая формируется на педоземах, характерно меньшее структурное подобие частей целому, что говорит о более высокой организации экологической структуры.

Наибольшим значением  $\gamma$ -экологического разнообразия ( $\Delta$ ), установленного по экоморфам растений, характеризуется растительность, которая сформировалась на серо-зеленых глинах – 56,24 (табл. 4). Несколько ниже разнообразие растительности на педоземах (50,77) и на красно-бурых глинах (43,68). Наименьшим значением  $\gamma$ -разнообразия характеризуется растительность дерново-литогенных почв на лесах (24,89). Корреляция  $\gamma$ -разнообразия ( $\Delta$ ), установленного по индикаторным значениям и экоморфам





растений, составляет 0,83, что свидетельствует о высоком уровне соответствия этих двух аспектов экологического разнообразия.

**Таблица 4. Континуальное экологическое разнообразие растительности, оцененное по экоморфической структуре**

Техноземы	$\Delta$	$\Delta^*$	$\Delta+$	$\Delta+$	$sd\Delta+$	$s\Delta+$
$\gamma$ -разнообразие						
Красно-бурые глины	43,68	54,86	438,86	63,58	3,06	1716,58
Лесы	24,89	59,55	342,43	58,94	2,60	1827,23
Серо-зеленые глины	56,24	65,49	346,86	59,93	3,59	1378,40
Педозем	50,77	60,15	459,96	63,10	3,31	1577,59
$\alpha$ -разнообразие						
Красно-бурые глины	28,07	55,94	114,32	57,01	14,24	205,97
Лесы	20,13	58,80	71,03	58,88	15,08	191,33
Серо-зеленые глины	36,09	66,40	160,12	66,21	16,41	185,92
Педозем	24,60	59,46	82,13	60,14	17,45	161,74
$\beta$ -разнообразие						
Красно-бурые глины	0,56	-0,02	2,84	0,12	–	7,33
Лесы	0,24	0,01	3,82	0,00	–	8,55
Серо-зеленые глины	0,56	-0,01	1,17	-0,09	–	6,41
Педозем	1,06	0,01	4,60	0,05	–	8,75

Условные обозначения: см. табл. 3

Иное соотношение между растительностью техноземов отмечается по показателю  $\gamma$ -компоненты таксономического различия ( $\Delta^*$ ). Наибольшим значением индекса  $\Delta^*$  характеризуется растительность на дерново-литогенных почвах на серо-зеленых глинах (65,49). Практически одинаковым разнообразием по индексу  $\Delta^*$  характеризуются растительные комплексы на лесах и педоземах (59,55 и 60,15 соответственно). Наименьшее значение индекса  $\Delta^*$  отмечено для растительности красно-бурых глин. Корреляция показателей  $\gamma$ -разнообразия ( $\Delta^*$ ), установленных по индикаторным значениям и экоморфам растений, составляет 0,18, что свидетельствует о не высоком уровне соответствия этих двух аспектов экологического разнообразия.

Наибольшим значением индекс разнообразия, который не учитывает обилия видов ( $\Delta+$ ), характеризуется растительность дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах (63,58), далее следует растительность на педоземах (63,10), серо-зеленых глинах (59,93) и на лесах (58,94). Необходимо отметить, что абсолютные значения индекса  $\Delta+$  очень мало различаются для растительных группировок, сформированных на различных типах техноземов. Корреляция  $\gamma$ -разнообразия ( $\Delta+$ ), установленного по индикаторным значениям и экоморфам растений, составляет 0,61, что свидетельствует об умеренном уровне соответствия этих двух аспектов экологического разнообразия.

По показателю дисперсии длин экологической связи ( $\Delta+$ ), оцененная по экоморфам, растительность педоземов характеризуется наибольшей сложностью экологической связи между видами растений (459,96). Несколько меньше этот показатель у растительности на красно-бурых глинах (438,86). Более низким уровнем  $\Delta+$  характеризуются растительные сообщества на лесах (342,43) и серо-зеленых глинах (346,86). Корреляция  $\gamma$ -разнообразия ( $\Delta+$ ), установленного по индикаторным значениям и экоморфам растений, составляет 0,44, что свидетельствует о слабом уровне соответствия этих двух аспектов экологического разнообразия.

Компонента  $\alpha$ -разнообразия по индексу  $\Delta$ , рассчитанная по экоморфам растений, тесно коррелирует с аналогичным показателем, рассчитанным по индикаторным значениям ( $r = 0,81$ ). Напротив, для  $\alpha$ -разнообразия по индексу  $\Delta^*$  корреляции для двух аспектов экологической структуры не наблюдается ( $r = 0,06$ ). Наибольшим  $\alpha$ -разнообразием по индексу  $\Delta^*$  характеризуется растительность на серо-зеленых глинах (66,4). Промежуточное положение с практически одинаковыми показателями занимают леса и педоземы (58,8 и 59,46 соответственно). Минимальное значения индекса  $\Delta^*$  характерно для растительных сообществ на красно-бурых глинах (55,94).

Динамику  $\alpha$ -разнообразия по индексу  $\Delta^*$  для экоморф точно повторяет индекс  $\Delta+$ , поэтому он также практически не коррелирован с аналогичным показателем, рассчитанным на основе индикаторных значений ( $r = 0,05$ ).

Отличной динамикой индекса  $\Delta+$ , полученного на основании индикаторных значений, характеризуется динамика индекса, полученного по экоморфам растений ( $r = 0,16$ ). Наибольшая дисперсия длин экологических связей наблюдается для растительного сообщества на серо-зеленых глинах (160,12). Несколько меньше этот показатель для растительности красно-бурых глин (114,32). Низкое значение индекса  $\Delta+$  установлено для растительных группировок педоземов (82,13) и лесов (71,03).

Практически нулевой уровень  $\beta$ -разнообразия характерен для индексов  $\Delta^*$  и  $\Delta+$ , очень низкий – для индекса  $\Delta$ . Такая особенность, характерная для обоих аспектов экологического разнообразия (экоморфического и по индикаторным значениям), подчеркивает значительную независимость индексов экологического разнообразия, основанных на индексах разнообразия Варвика-Кларка, от объема выборки. Эта инвариантность приводит к сближению значений  $\alpha$ - и  $\gamma$ -разнообразий, вследствие чего  $\beta$ -разнообразие стремится к нулевому уровню.

## Выводы

1. При количественной характеристике экологического разнообразия растительности отношения различия/подобия между видами могут быть оценены с помощью учета экоморфических особенностей растений или их фитоиндикационных свойств.



2. Сетевая по своей природе организация экологических взаимоотношений может быть представлена в виде иерархической дендрограммы, что дает возможность применять индексы таксономического разнообразия Варвика-Кларка для количественной оценки экологического разнообразия.

3. Предложено расширить объем концепции Уиттекера о  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -разнообразии на экологическое (иерархическое, организационное) разнообразие, что позволило ввести такие понятия, как  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ -компоненты экологического разнообразия растительности.

### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельгард А. Л. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов / А. Л. Бельгард, А. П. Травлеев // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. – М.: Изд-во МГУ. – 1980. – С. 155–163.
- Бондарь Г. А. Экологическая структура растительного покрова, сформированного в результате самозаращения дерново-литогенных почв на лессовидных суглинках / Г. А. Бондарь, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 1. – С. 54–62.
- Дидух Я. П. Использование фитоиндикационных оценок при изучении структуры лесных экосистем / Я. П. Дидух, Д. Г. Емшанов, Ю. А. Школьников // Экология. – 1997, № 5. – С. 353–360.
- Дідух Я. П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – Київ: Наукова думка, 1994. – 280 с.
- Жуков А. В. Иерархическая организация и разнообразие животного населения почвы поймы / А. В. Жуков // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивації земель. – Дніпропетровськ. – 2006. – Вип. 10 (35). – С. 170–184.
- Жуков О. В. Екоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О. В. Жуков. – Д.: Вид-во «Свідлер А. Л.». – 2009. – 239 с.
- 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.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – М.: Наука, 1983. – 198 с.
- Чернов Ю. И. Понятие "животное население" и принципы геоэкологических исследований / Ю. И. Чернов // Журн. общ. биол. – 1971. – Т. 32, № 4. – С. 425–438.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши / Ю. И. Чернов. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
- Шемавнев В. И. Устойчивое развитие сложных экотехносистем / В. И. Шемавнев, Н. А. Гордиенко, В. И. Дырда, В. О. Забалуев – Москва-Днепропетровск, 2005. – 355 с.
- Clarke K. R. A taxonomic distinctness index and its statistical properties / K. R. Clarke, R. M. Warwick // J. Appl. Ecol. – 1998. – Vol. 35. – P. 523–531.

- Clarke K. R. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. / K. R. Clarke, R. M. Warwick // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1999. – Vol. 184. – P. 21–29.
- Oksanen J. Community Ecology Package. R package version 2.0-2. / J. Oksanen, F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. & all.– 2011. – <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Warwick R. M. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress / R. M. Warwick, K. R. Clarke // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – Vol. 129. – P. 301–305.
- Warwick R. M. Taxonomic distinctness and environmental assessment / R. M. Warwick, K. R. Clarke // *J. Appl. Ecol.* – 1998. – Vol. 35. – P. 532–543.
- Warwick, R. M. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species / R. M. Warwick, K. R. Clarke // *Oceanography Mar. Biol.* – 2001. – Vol. 39 (39). – P. 207–231.
- Whittaker R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // *Ecological Monographs.* – 1960. – № 30. – P. 279–338.

## REFERENCES

- Belhard, A.L., Travleev, A.P. (1980). Soil fauna in edaphotope indication. In *Problems and Methods of Biological Diagnostics and Soil Indication*. Moscow: Moscow University Press.
- Bondar, A.G., Zhukov, A.V. (2011). Ecological structure of plant cover formed by Бондарь Г. А. Экологическая структура растительного покрова, сформированного в результате самозарастания дерново-литогенных почв на лессовидных суглинках. *Bulletin of Dnepropetrovsk State Agrarian University*. 1, 54–62.
- Didukh, Ya.P., Emshanov, D.G., Shkolnikov, Yu.A. (1997). Use of phytoindication in study of forest ecosystems. *Ecology*. 5, 353–360.
- Didukh, Ya. P., Plyuta, P.G. (1994). Phytoindication of ecological factors. Kyiv: Naukova Dumka.



- Zhukov, A.B. (2006). Hierarchical organization and animal diversity of river delta soils. *Issues on Steppe Forestry and Forest Recultivation of Soils*. 10(35), 170–184.
- Zhukov, O.V. (2009). *Ecomorphological Analysis of Soil Animal consortia*. Dnepropetrovsk: Svidler A.L.
- Zhukov, O.V., Pakhomov, O.Ye., Kunakh, O.M. (2007). *Biodiversity of Ukraine. Dnepropetrovsk Region. Earthworms (Lumbricidae)*. Dnepropetrovsk: Dnepropetrovsk University Press.
- Tsyganov, D.N. (1983). *Phytoindication of ecological factors in the subzone of mixed coniferous-broad-leaved forests*. Moscow: Nauka.
- Chernov, Yu.I. (1971). The definition of Fauna and principles of geosozological research. *Journal of General Biology*. 32(4), 425–438.
- Chernov, Yu.I. (1975). *Natural zonal sequence and terrestrial fauna*. Moscow: Mysl.
- Shemavnev, V.I., Gordienko, N.A., Dyrda, V.I., & Zabaluev, V.O. (2005). *Sustainable development of complex industrial ecosystems*. Moscow: Dnepropetrovsk.
- Clarke, K. R., Warwick, R.W. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *J. Appl. Ecol.* 35, 523–531.
- Clarke, K. R., Warwick, R.M. (1999). The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 184, 21–29.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P. (2011). Community Ecology Package. R package version 2.0-2. Retrieved from: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Warwick, R. M., Clarke, K.R. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 129, 301–305.
- Warwick, R. M., Clarke, K.R. (1998). Taxonomic distinctness and environmental assessment. *J. Appl. Ecol.* 35, 532–543.
- Warwick, R. M., Clarke, K.R. (2001). Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography Mar. Biol.* 39(39), 207–231.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs.* 30, 279–338.

**Поступила в редакцию 26.05.2013**

**Как цитировать:**

Жуков, А.В., Кунах, О.Н., Задорожная, Г.А., Андрусевич, Е.В. (2013). Иерархическая организация экологического разнообразия растительности техноземов. *Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого*, 9 (3), 48–69. **crossref** [http://dx.doi.org/10.7905/bbmstu.v0i3\(6\).543](http://dx.doi.org/10.7905/bbmstu.v0i3(6).543)

**© Жуков, Кунах, Задорожная, Андрусевич, 2013**

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 3.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/).