

ФИТОИНДИКАЦИОННОЕ ОЦЕНИВАНИЕ КАТЕНЫ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ И ИХ ЭКОМОРФИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

А.В. Жуков, О.Н. Кунах, В.А. Новикова, Д.С. Ганжа

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара.

Email: Zhukov_dnepr@rambler.ru

В работе разработаны подходы для применения катенарного метода изучения разнообразия животного населения почв аренного ландшафта долины р. Днепр (в пределах природного заповедника «Днепроовско-Орельский») с помощью фитоиндикационного оценивания основных трендов изменчивости экологических условий и на основе оценок свойств среды по показателям растительности верифицированы экоморфы почвенных животных. Исследуемый полигон заложен в северо-восточной части природного заповедника «Днепроовско-Орельский». Ширина полигона составляет 3260 м, высота – 2850 м, его общая площадь составляет 930 га. В пределах полигона заложены пять пробных площадей: на склоне песчаной дюны на границе песчаной степи и чернокленового кустарника; на склоне северной экспозиции в балке Орловой в чернокленовой дубраве с ежой; в притеррасной пойме реки Протоць на границе с нижней частью склона арены в вязо-осокорнике с будрой; в заболоченном притоке реки Протоць на границе болотного и лесного биогеоценозов; в пойме реки Протоць в луговом сообществе в градиенте от болотного сообщества до остепненного луга. Каждая пробная площадь представлена 105 квадратами размером 3×3 м. Квадраты расположены в 7 смежных рядов по 15 квадратов в каждом. Пробная площадь в эксперименте имеет размеры 21×45 м. Большая сторона пробной площади располагалась вдоль визуально заметного на местности градиента топографических условий и растительного покрова. В каждом квадрате произведено описание растительности с оценкой проективного покрытия с лагом 10 %. В центре каждого квадрата заложена почвенно-зоологическая проба 0,25×0,25 м. Для ординации сообществ мезопедобионтов была применена процедура многомерного шкалирования на основе метрики Брея-Куртиса с предварительной трансформацией данных по Хеллинджеру. Установлено, что фитоиндикационные оценки экологических режимов являются статистически достоверными предикторами многомерных шкал, полученных при ординации сообществ мезопедобионтов. Измерение 1 в наибольшей степени может быть объяснено градиентом условий трофности эдафотопы, измерение 2 – влажностью, измерение 3 – режимом аэрации почвы, 4 – количеством карбонатов. Измерения 5 и 6 имеют сложную факторную природу, которую сложно интерпретировать содержательно. Оценка экологических режимов с помощью фитоиндикационных шкал позволила установить значение аэрации и карбонатности почв в структурировании сообществ почвенных животных. Полученный результат делает обоснованным выделение новых экоморф почвенных животных – аэроморф и карбонатоморф. Аэроморфы – экологическая группа, которая объединяет почвенных животных, предпочитающих подобные условия аэрации почвы, среди которых выделены аэрофилы, субаэрофилы, гемиаэрофобы и субаэрофобы. Карбонатоморфы – экологическая группа, которая объединяет почвенных животных, предпочитающих подобные условия карбонатности почвы, среди которых выделены карбонатоборы, акарбонатоборы, гемикарбонатоборы, карбонатоборы и гиперкарбонатоборы. Классический катенарный подход для изучения ландшафтного и биогеоценозического разнообразия дополнен оценкой экологических режимов с помощью фитоиндикационного оценивания и экоморфического анализа растительного покрова. Выявленные ординаты экологических режимов выступают в качестве градиентов, в пространстве которых рассматривается варьирование структуры сообществ почвенных животных. Информационно ценные маркеры растительного покрова (фитоиндикационные шкалы и экоморфы) могут использоваться как обучающие переменные для оценки индикаторных свойств животного населения почв. Экоморфы почвенных животных отражают основные аспекты структурной организации их сообществ и могут выступать в качестве информационно ценных индикаторов свойств и режимов почвы как среды обитания живых организмов.

Ключевые слова: катена, биоиндикация, экоморфа, биогеоценоз, почвенная мезофауна

Citation:

Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Novikova, V.A., Ganzha, D.S. (2016). Phytointidacacion estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization.

Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University, 6 (3), 91–117.

Поступило в редакцию / Submitted: 16.09.2016

Принято к публикации / Accepted: 12.10.2016

crossref <http://dx.doi.org/10.15421/201676>

© Zhukov, Kunah, Novikova, Ganzha, 2016

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

ФІТОІНДИКАЦІЙНЕ ОЦІНЮВАННЯ КАТЕНИ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНЫ ТА ЇХ ЕКОМОРФІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ

О.В. Жуков, О.М. Кунах, В.О. Новикова, Д.С. Ганжа

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара.

Email: Zhukov_dnepr@rambler.ru

У роботі розроблені підходи для застосування катенарного методу вивчення різноманіття тваринного населення ґрунтів аренного ландшафту долини р. Дніпро (у межах природного заповідника «Дніпровсько-Орільський») за допомогою фітоіндикаційного оцінювання основних трендів мінливості екологічних умов і на основі оцінок властивостей середовища за показниками рослинності верифіковані екоморфи ґрунтових тварин. Досліджуваний полігон закладений у північно-східній частині природного заповідника «Дніпровсько-Орільський». Ширину полігона – 3260 м, висота – 2850 м, його загальна площа становить 930 га. У межах полігона закладено п'ять пробних площ: на схилі піщаної дюни на границі піщаного степу та чорнокленового чагарнику; на схилі північної експозиції у балці Орловій у чорнокленовій діброві з грязицею; у притерасній заплаві р. Протіч на границі з нижньою частиною схилу арени у в'язо-чорнотопольнику з розхідником; у заболоченому припливі р. Проточи на границі болотного та лісового біогеоценозів; у заплаві р. Протіч у луговому угрупованні в градієнті від болотного угруповання до степового луку. Кожна пробна площа представлена 105 квадратами розміром 3×3 м. Квадрати розташовані в 7 суміжних рядів по 15 квадратів у кожному. Пробна площа має розміри 21×45 м. Більша сторона пробної площі розташовувалася уздовж візуально помітного на місцевості градієнта топографічних умов і рослинного покриття. У кожному квадраті зроблений опис рослинності з оцінкою проективного покриття з лагом 10 %. У центрі кожного квадрата закладена ґрунтово-зоологічна проба 0,25×0,25 м. Для ординації угруповань мезопедобіонтів була застосована процедура багатовимірної шкалювання на основі метрики Брея-Куртиса з попередньої трансформацією даних за Хеллнджером. Установлено, що фітоіндикаційні оцінки екологічних режимів є статистично достовірними предикторами багатовимірних шкал, отриманих при ординації угруповань мезопедобіонтів. Вимір 1 найбільшою мірою може бути пояснений градієнтом умов трофності едафотопу, вимір 2 – вологістю, вимір 3 – режимом аерації ґрунту, 4 – кількістю карбонатів. Виміри 5 і 6 мають складну факторну природу, тому їх важко інтерпретувати змістовно. Оцінка екологічних режимів за допомогою фітоіндикаційних шкал дозволила встановити значення аерації та карбонатності ґрунтів у структуруванні угруповань ґрунтових тварин. Отриманий результат робить обґрунтованим виділення нових екоморф ґрунтових тварин – аероморф і карбонатоморф. Аероморфи – екологічна група, що поєднує ґрунтових тварин, які надають переваги подібним умовам аерації ґрунту, серед яких виділені аерофіли, субаерофіли, геміаерофоби та субаерофоби. Карбонатоморфи – екологічна група, що поєднує ґрунтових тварин, які надають переваги подібним умовам карбонатності ґрунту, серед яких виділені карбонатофоби, акарбонатофіли, гемікарбонатофіли, карбонатофіли та гіперкарбонатофіли. Класичний катенарний підхід для вивчення ландшафтного та біогеоценотичного різноманіття доповнений оцінкою екологічних режимів за допомогою фітоіндикаційного оцінювання та екоморфичного аналізу рослинного покриття. Виявлені ординати екологічних режимів виступають як градієнти, у просторі яких розглядається варіювання структури угруповань ґрунтових тварин. Інформаційно цінні маркери рослинного покриття (фітоіндикаційні шкали та екоморфи) можуть застосовуватися як навчальні змінні для оцінки індикаційних властивостей тваринного населення ґрунтів. Екоморфи ґрунтових тварин відбивають основні аспекти структурної організації їх угруповань і можуть виступати як інформаційно цінні індикатори властивостей і режимів ґрунту як середовища існування живих організмів.

Ключові слова: катена, біоіндикація, екоморфа, біогеоценоз, ґрунтова мезофауна

PHYTOINDICATION ESTIMATION OF SOIL MESOPEDOBIONTS COMMUNITIES CATENA AND THEIR ECOMORPHIC ORGANIZATION

A.V. Zhukov, O.N. Kunah, V.A. Novikova, D.S. Ganzha

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University

Email: Zhukov_dnepr@rambler.ru

The approaches to the use of catena method of studying the diversity of soil animal communities' arena landscape of the Dnieper River Valley (within the natural reserve "Dnieper-Orelysky") using phytoindication estimation have been developed in the present article. Soil animals ecomorphes have been verified on the basis of main trends variability of environmental conditions which evaluated by means of phytoindication approaches. Monitoring polygon situated in the north-eastern part of the natural reserve "Dnieper-Orelysky". The width of the polygon is 3260 m, height – 2850 m, its total area is 930 hectares. Inside the polygon we selected some five plots: on the slope of the sand dunes at the border the sandy steppe and *Acer tataricum* shrub; on the slope of the Northern exposure of the Orlova valley in *Acer tataricum* oak forest with *Dactylis glomerata*; in terrace near the flood plain on the border with the lower part of the slope, in elm-black poplar forest with *Gleboma bederavea*; in the waterlogged tributary of river Protoch on the border of the marsh and forest ecosystems; in river Protoch in grass community, in a gradient from the marsh community to steppe meadows. Each plot was represented by 105 squares of size 3×3 m. Squares arranged in 7 contiguous rows of 15 squares in each. Plot size was 21×45 m. Big side plot was located along the visually discernible gradient terrain topography and vegetation cover. In each square we made a description of the vegetation with the assessment of the projective cover with a lag of 10%. In the center of each square we sampled soil of 0.25×0.25 m from which the soil macroinvertebrates have been extracted by hand sorting. The ordination of mesopedobionts communities has been applied to multidimensional scaling procedure based on metrics of Bray-Curtis with provisional data on transformation

according to Hellinger. The phytoindication estimation of the environmental regimes have been found to be statistically significant predictors of multidimensional scales that obtained after ordination of mesopedobionts communities. Dimension 1 can be explained by edaphotop nutrient status, dimension 2 can be explained by edaphotop humidity, dimension 3 may be explained by soil aeration, dimension 4 may be explained by quantity of carbonates in soil. Dimensions 5 and 6 have a complex factor nature which is difficult to interpret meaningfully. Environmental assessment regimes using phyto-indicative scales enabled set the value of soil carbonate content and aeration in structuring of soil animals communities. The obtained result makes reasonable provision of new ecomorphes of soil animals such as aëromorph and carbonatomorph. Aëromorphes are ecological group that combines soil animals, preferring similar condition of soil aeration, among which are highlighted in aerophyles, sub-aerophyles, hemiaerofobes and subaerofobes. Carbonatomorphes are ecological group that combines soil animals, preferring similar condition of carbonates content in soil, among which are highlighted in carbonatofobes, akarbonatophyles, hemicarbonatophyles, carbonatophyles and hyper-carbonatophyles. Classic catena approach for biogeocenotic and landscape diversity investigation have been supplemented by the assessment of the ecological regimes through phytoindication and ecomorphic analysis of vegetation. Ordinate of ecological regimes are the gradients of variation of soil animal communities. Information and valuable markers of vegetation (phytoindication scale and ecomorphes) can be used as training variables to assess the indicator properties of soil animal communities. Ecomorphes of soil animals reflect the main aspects of the structural organization of their communities and may serve as valuable indicators of the properties and behaviors of soil as environment of living organisms.

Keywords: Catena, bioindication, ecomorphes, biogeocoenoses, soil mesofauna

В пределах ландшафта последовательность хорологических единиц от вершины водораздела до водотока: «сопряженный по рельефу ряд почв, различия между которыми связаны с различиями высотного уровня и уклона, определяющими дренаж» образует сопряженный комплекс, соответствующий катене (Milne, 1935; Заутольнова и др., 2010). Катена является элементарной структурной единицей ландшафта (Бахнов и др., 1988).

Термин «катена» изначально был предложен для почвенного слоя биогеоценотического покрова и в таком узком объеме традиционно используется до настоящего времени (Milne, 1935; Урусевская, 1990). Такие катены предложено называть «почвенная катена» или «педокатена» (Заутольнова и др., 2010). Методологию почвенно-катенарного подхода развивали Т. Башнелл (Bushnell, 1942), Ф. Хоул (Hole, 1953), Д. Яалон (Yaalon, 1971), А. Джеррард (1984). Катены выделяют по таким признакам: а) по их зонально-климатической принадлежности; б) по составу компонентов почвенного покрова; в) в зависимости от генетического типа рельефа; г) по главным факторам дифференциации почв в катене – особенностям литологии, роли эрозионных процессов, уровню увлажнения, характеру перераспределения поверхностных вод (Фридланд, 1972; Караваев, 1982; Урусевская, 1990; Козловский, 2003; Геннадиев, Касимов, 2004).

Катена позволяет в полной мере выразить естественные пространственные и временные свойства экосистем, которые характеризуют их разнообразие и динамику (Ділух, 2008). В растительном покрове соответствующие хорологические единицы называют «фитокатенами» (Катенин, 1988; Холод, 1991; Заутольнова; 2001). В лесоведении аналогичный подход представлен рассмотрением экологических рядов лесных сообществ на разных типах почв (Романовский, 2002).

А.Е. Катенин (1988) допускает использование понятие катена только по отношению к однородным литологическим структурам. Представление о монолитных и гетеролитных геокатенах позволяет использовать понятие катена как к относительно гомогенных, так и гетерогенных территорий (Геннадиев, Касимов, 2004). В зависимости от этого выявленные катены будут более простыми по структуре или более сложными. Усложнение структуры фитокатены происходит также по мере рассмотрения все более крупных водотоков в результате увеличения площади территории водосбора (Заутольнова и др., 2010).

Разработана географо-геохимическая систематика катен, которая включает такие таксономические единицы, как группа, подгруппа, разряд, тип, подтип, семейство, класс, род и вид (Геннадиев, Касимов, 2004).

В практике исследования почвенных животных чаще всего используют катенный подход (Мордкович и др., 1985). Катена – геоморфологический профиль, который проходит от высочайшего места определенной территории к наиболее низкому. Этот профиль градуируется в разрезе рельефа по отдельным факторам (влажность, температура, засолением почвы и др.) или совокупностью ландшафтных условий. Поэтому катена является удобной моделью территории, с помощью которой можно оценить экологические преференции видов вдоль избранного градиента среды (Капрусь, 2011).

С практической точки зрения, катеной считают любую произвольно выбранную часть ландшафтного склона, или весь склон, представляющую собой совокупность местообитаний с закономерным изменением экологических условий, которое обусловлено рельефом местности (Мордкович и др., 1985). В верхней части катены отсутствует привнос вещества (кроме осадков), в нижней – вынос. Начальный элемент катены – элювиальный ландшафт, конечный – аккумулятивный. Между ними располагаются транзитные ландшафты. Стандартная катена состоит из пяти позиций: элювиальной, 1-й,

2-й, 3-й транзитных и аккумулятивной. Компонентом, чутко реагирующим на изменение рельефа, является почва. Увеличение вниз по склону суммарного увлажнения почв, а также их качества, определяет изменение растительных сообществ и их животного населения (Мазей, Ембулаева, 2015).

Элементы катены могут быть объединены в комплексы более высокого иерархического уровня. Отдельные звенья цепи (катены), которые представлены отдельными местообитаниями или растительными сообществами объединяются в мезокомбинации, а последние – в макрокомбинации. Мезокомбинации также интерпретируются как экоморфы и могут охарактеризованы с помощью фитоиндикационного подхода (Didukh et al., 2015).

Целью настоящего исследования является разработать подходы для применения катенарного метода изучения разнообразия животного населения почв ареного ландшафта долины р. Днепр (в пределах природного заповедника «Днепровско-Орельский») с помощью фитоиндикационного оценивания основных трендов изменчивости экологических условий и на основе оценок свойств среды по показателям растительности верифицировать экоморфы почвенных животных.

МЕТОДЫ

Исследуемый полигон заложен в северо-восточной части природного заповедника «Днепровско-Орельский» (рис. 1). Левый нижний угол полигона имеет координаты 48°30'34" с.ш. та 34°48'7" вост. долг. Ширина полигона составляет 3260 м, высота – 2850 м, таким образом его общая площадь составляет 930 га.

В пределах полигона заложены пять пробных площадей: склоне песчаной дюны на границе песчаной степи и чернокленового кустарника; на склоне северной экспозиции в балке Орловой в чернокленовой дубраве с ежой; в притеррасной пойме р. Проточь на границе с нижней частью склона арены в вязо-осокорнике с будрой; в заболоченном притоке р. Проточи на границе болотного и лесного биогеоценозов; в пойме р. Проточь в луговом сообществе в градиенте от болотного сообщества до остепненного луга. Каждая пробная площадь представлена 105 квадратами размером 3×3 м. Квадраты расположены в 7 смежных рядов по 15 квадратов в каждом. Пробная площадь имеет размеры 21×45 м. Большая сторона пробной площади располагалась вдоль визуально заметного на местности градиента топографических условий и растительного покрова. В каждом квадрате произведено описание растительности с оценкой проективного покрытия с лагом 10 % (Воронов, 1973). В центре каждого квадрата заложена почвенно-зоологическая проба 0,25×0,25 м.

Фитоиндикационные шкалы приведены по Я.П. Диду (Diduh, 2011). К эдафическим фитоиндикационным шкалам относятся показатели гидроморф (Hd), переменности увлажнения (fH), аэрации (Ae), режима кислотности (Rc), солевого режима (Sl), содержания карбонатных солей (Ca), содержания усвояемых форм азота (Nt). К климатическим шкалам относят показатели терморегима (Tm), омброрегима (Om), криорегима (Cr) и континентальности климата (Kn). Помимо указанных, выделяется ещё шкала освещения (Lc), которую характеризуют как микроклиматическую шкалу. Фитоиндикационная оценка градиций экологических факторов проведена по Г.Н.Бузук и О.В.Созинову (Бузук, Созинов, 2009).

Экоморфы растений приведены по А. А. Бельгарду (1950) и В. В. Тарасову (2012). Ценоморфы представлены степантами, пратантами, псаммофитами, силвантами и рудерантами. Степанты и силванты составляют основную часть растительного покрова (76,51 и 16,39 % соответственно), поэтому именно эти экоморфы использованы как предикторы твердости почвы (переменные St и Pr – проективное покрытие соответствующих экоморф в %). Гигроморфы представлены ксерофитами (уровень влажности 1), мезоксерофитами (уровень влажности 2), ксеромезофитами (уровень влажности 3), мезофитами (уровень влажности 4), гипромезофитами (уровень влажности 5). Уровень влажности по гипроморфической структуре (Hygr) оценен как:

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

где i – уровень влажности; P_i – проективное покрытие растений соответствующей гипроморфы.

Трофоморфы представлены олиготрофами (уровень трофности 1), мезотрофами (уровень трофности 2) и мегатрофами (уровень трофности 3). Уровень трофности по трофоморфической структуре (Troph_B) оценен как:

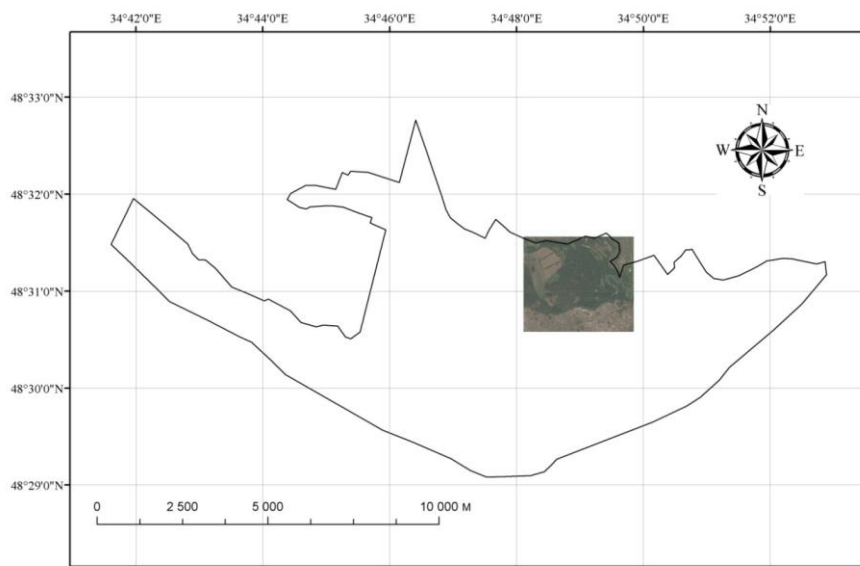
$$Troph_B = \frac{\sum_{j=1}^{j=N} (j \times P_j)}{100},$$

где j – уровень трофности; P_j – проективное покрытие растений соответствующей трофоморфы.

Гелиоморфы представлены гелиосциофитами (уровень освещения 2), сциогелиофитами (уровень освещения 3), гелиофитами (уровень освещения 4). Уровень освещения по гелиоморфической структуре (Hel) оценен как:

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

где z – уровень освещения; P_z – проективное покрытие растений соответствующей гелиоморфы.



А



В

Рис. 1. Расположение полигона и пробных площадей в пределах природного заповедника «Днепро-Орельский». Условные обозначения: А – расположение полигона в пределах территории заповедника (показана контуром); В – размещение пробных площадей; 1 – вязо-осокорник с будрой; 2 – песчаная степь; 3 – луг; 4 – болото; 5 – чернокленовый дубняк с ежой (б. Орлова)

Переменные, которые в сумме составляют фиксированное число (например, 1 или 100 %), называются композитными. Обычно структуру объекта отражают с помощью композитных переменных. В нашем исследовании композитной переменной является ценоморфическая структура – соотношение в сообществе представителей различных ценоморф. Техника композитного анализа данных может быть применена для интеграции распределения долей ценоморф в сообществе в синтетические индексы,

которые могли бы нести информацию о тонких особенностях структуры. В композитной переменной всегда как минимум одна фракция является избыточной, которая вызывает появление ложной корреляции. Осведомленность о проблеме статистического анализа композитных данных восходит к статье Карла Пирсона (Pearson, 1897), название которой начинается словами: «О формах ложной корреляции ...». Тривиальным случаем является двух-композиционная система, в которой коэффициент корреляции между изменяющимися компонентами всегда будет точно -1 , так как любое изменение в одной компоненте влечет точно такое же изменение в другой компоненте (Thomas, Aitchison, 2006).

Так как некоррелированные пропорции не являются обязательно независимыми ввиду вырожденности композитных систем, поэтому корреляции между пропорциями очень сложно интерпретировать (Butler et al., 2005).

Кроме того, композитные данные имеют ненормальное распределение по определению, так находятся в диапазоне от 0 до 100%, тогда как случайно распределенная величина должна быть распределена от $-\infty$ до $+\infty$ (Parent et al., 2011). Нормальный закон распределения Гаусса не может быть применен к распределению композитных переменных, так как невозможно отрицательное значение фракции, или доля, превышающая 100%. В результате, статистические процедуры, которые основаны на предположении о нормальном законе распределения случайной величины, такие как регрессионный, корреляционный, одиночные и множественные статистические анализы, в большинстве случаев приводят к ошибочным выводам (Butler et al., 2005; Жуков и др., 2016).

Логарифмические отношения, которые могут принимать любые реальные значения, способны отобразить композитные данные в реальное евклидово пространство, в котором могут применяться Гауссовы законы (Aitchison, 1986). Применение специального последовательного бинарного разбиения (*sequential binary partition* – SBP) D фракций с ортонормальным базисом дает возможность изометрическому лог-отношению (*isometric log ratio* – *ilr*) композитных переменных отобразить процесс агрегации и фрагментации в $D-1$ измерениях без потери информации (Egozcue, Pawłowsky-Glahn, 2005). Изометрическая лог-трансформация (*ilr*) является специальным случаем лог-трансформации без потери исходной информации в силу её ортогональности (Egozcue, Pawłowsky-Glahn, 2005). Изометрическая лог-трансформация может осуществляться с различными базисами: базовый, балансовый, оптимальный, а также балансовые, аппроксимирующие главные компоненты различными способами (Pbhlust, Pbmaxvar, Pbangprox) (Egozcue et al., 2003).

С математической точки зрения полученные преобразования являются равнозначными. В качестве критерия оптимальности выбора способа трансформации данных должно выступать не математическое ограничение, а какое-либо экологическое свойство объекта (Жуков и др., 2016). В качестве этого свойства мы рассматриваем корреляцию матрицы расстояний, полученной после того либо иного способа трансформации, с матрицей расстояний, полученной на основе фитоиндикационных шкал и прочих экоморф. Корреляция между матрицами установлена с помощью теста Мантеля.

При статистических расчетах использованы методы описательной статистики. Для снижения размерности пространства показателей твердости почвы было применено неметрическое многомерное шкалирование. При этом для получения наибольшей ранговой корреляции проводили выбор меры связи между объектами, а также предварительное преобразование первичных данных (Legendre, Gallagher, 2001). В качестве мер связи использовали следующие метрики: евклидова, манхеттеновская, Гувера, Брея-Куртиса, Кульчинского, Морисита, Горна-Морисита, биномиальная, Као, Жаккара, Маунфорда, Рауп-Крика, Канберра, Чао (Oksanen, 2011). Использовали следующие варианты преобразования данных: извлечение логарифма, корня квадратного, χ -квадрат преобразование, трансформация Хеллинджера и висконсианская трансформация (Штирц и др., 2013; Zhukov, Zadorozhnaya, 2015). Оценка разнообразия метасообщества мезопедобионтов проведена с помощью библиотеки DivEst (Marcon, Herault, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценивание экологических градиентов по свойствам растительного покрова

Результаты фитоиндикационного оценивания эдафических и климатических условий в исследованных биогеоценозах, представлены в таблице 1. Её анализ позволяет составить представление о диапазоне изменчивости экологических режимов в пределах изученной катены. Эдафические шкалы характеризуются большим уровнем вариабельности (коэффициент вариации находится в диапазоне 8,84–43,35 %), чем климатические (4,47–16,93 %).

Наиболее типичные условия увлажнения соответствуют лугово-степному/сухолесолуговому режиму. Условия увлажнения варьируют от сухостепного (5,76) до болотно-лесолугового (17,72) режимов.

Условия солевого режима позволяют отнести почвы изучаемой катены к категории небогатых почв. Этот режим меняется от бедных (4,18) до богатых/слабозасоленных почв (10,59).

Таблица 1. Статистические характеристики фитоиндикационных оценок и экоморфической структуры растительности

Показатель	Среднее	CV, %	Диапазон		Персентиль	
			Минимум	Максимум	2,5 %	97,5 %
Фитоиндикационные шкалы по Я. П. Дидуху (2011)						
Hd	10,50±0,11	23,64	5,76	17,72	7,01	16,54
ffl	6,72±0,08	25,62	4,18	10,59	4,56	9,62
Rc	7,58±0,03	8,84	6,08	11,30	6,39	8,84
Sl	5,94±0,03	12,98	2,89	7,66	4,30	7,09
Ca	7,18±0,04	12,02	4,62	9,51	5,74	8,89
Nt	8,14±0,15	43,35	2,01	12,51	2,49	12,18
Ae	5,39±0,06	26,59	1,49	10,41	3,62	9,11
Tm	10,05±0,03	6,48	8,61	11,64	8,92	11,28
Om	12,50±0,05	9,04	10,13	15,05	10,42	14,58
Kn	8,64±0,06	16,93	5,55	11,49	6,36	10,91
Cr	9,21±0,02	4,47	8,50	10,64	8,66	10,14
Lc	8,25±0,05	13,03	5,05	9,67	5,47	9,36
Индексы, основанные на экоморфах по А. А. Бельгарду (1950)						
Troph_B	2,06±0,02	22,66	1,02	3,00	1,13	2,72
Hygr_B	3,07±0,03	25,09	1,11	5,73	1,60	4,61
Hel_B	3,32±0,02	11,81	2,65	4,00	2,84	4,00
Доля ценоморф по А. А. Бельгарду (1950)						
Pal	0,03±0,005	296,87	0,00	0,73	0,00	0,37
Pr	0,16±0,01	161,00	0,00	0,90	0,00	0,76
Ps	0,12±0,01	226,83	0,00	1,00	0,00	0,90
Ru	0,09±0,005	128,07	0,00	0,58	0,00	0,40
Sil	0,47±0,02	80,29	0,00	1,00	0,00	1,00
St	0,13±0,01	105,08	0,00	0,75	0,00	0,49

Размещение геоботанических описаний в пространстве шкал влажности и солевого режима представлены на рис. 2. Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале влажности статистически достоверны ($F=391,06$, $p=0,00$). Наиболее засушливыми являются почвы песчаной степи, а наиболее влажными являются почвы болота. Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале солевого режима статистически достоверны ($F=165,53$; $p=0,00$). Для песчаной степи характерен широкий диапазон изменчивости солевого режима, тогда как для болотного местообитания характерен широкий диапазон изменчивости условий влажности. Наиболее благоприятные условия для мезотрофной группы растений формируются в почвах луга и чернокленового дубняка с ежой, а для семнолиготрофной – в вязо-осокорнике с будрой. Лесные биогеоценозы в пределах катены характеризуются подобием водных условий. В них благоприятны условия для субсерофитных – мезофитных видов растений.

По переменности условий увлажнения наиболее типичные биотопы можно отнести категории слабо переменного увлажнения/умеренно переменного увлажнения с диапазоном варьирования от относительно устойчивого увлажнения/слабо переменного увлажнения (4,18) до резко переменного увлажнения (11,30). Соответственно, типичной экологической группой в пределах катены являются гемигидроконстрактофобы. Они характерны для свежих лесолуговых экотопов с умеренно неравномерным увлажнением корнеобитаемого слоя почвы (Дидух, 2012).

Наиболее типичный кислотный режим в пределах катены можно оценить как характерный для слабокислых почв/нейтральных почв. Он варьирует от кислых почв/слабокислых почв до слабощелочных почв ($pH=7,2-8,0$), но в 95 % случаях находится в пределах от кислых почв/слабокислых почв до слабокислых почв/нейтральных почв.

Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале переменности условий увлажнения статистически достоверны ($F=1325,71$; $p=0,00$). Экотопы песчаной степи в изучаемой

катене характеризуются наибольшей изменчивостью условий увлажнения. В пределах данного биогеоценоза формируются условия, благоприятные для гидроконтрастофилов. Характерны для сухих степных экотопов, которые формируются в условиях чрезвычайно неравномерного увлажнения корнеобитаемого слоя почвы и очень незначительного его промачивания осадками или талыми водами (Дідух, 2012). В противоположном участке градиента условий изменчивости увлажнения находится экотоп вязо-осокорника с будрой. В этом экотопе преимущество имеют гидроконтрастофобы. Они характерны для сырых или влажных лесолуговых биогеоценозов с равномерным стойким увлажнением (Дідух, 2012).

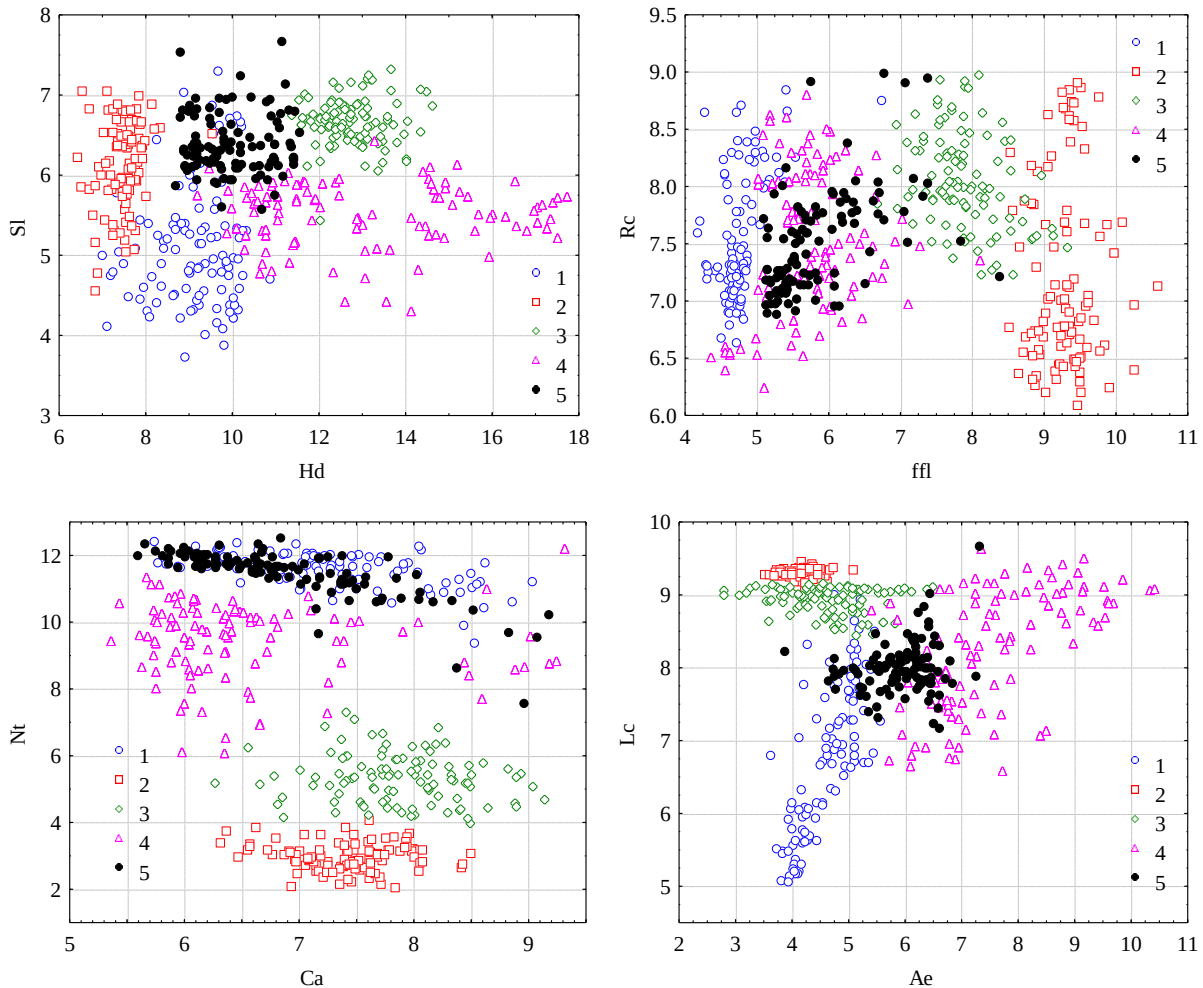


Рис. 2. Расположение геоботанических описаний в пространстве эдафических фитоиндикационных шкал и микроклиматическая шкала освещенности.

Условные обозначения: 1 – вязо-осокорник с будрой; 2 – песчаная степь; 3 – луг; 4 – болото; 5 – чернокленовый дубняк с ежой (б. Орлова); Hd – увлажнение эдафотопы, ffl – переменность увлажнения, Ae – аэрация, Rc – режим кислотности, Sl – солевой режим, Ca – содержание карбонатных солей, Nt – содержания усвояемых форм азота.

Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале кислотности почвы статистически достоверны ($F=25,59$; $p=0,00$). Наименьшим уровнем кислотности почвы характеризуется песчаная степь, а наибольшим – луговое сообщество. Для песчаной степи характерны субацидофилы, которые произрастают на слабокислых почвах. Для луговых и болотных сообществ характерны нейтрофилы.

Содержание карбонатов в почвах катены варьирует от уровня, благоприятного для карбонатофобов до уровня, благоприятного для гемикарбонатофилов. Наиболее типичными для изученной катены являются акарбонатофилы. Растения этой экологической группы обитают в нейтральных экотопах и выдерживают незначительное содержание карбонатов в почве. Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале содержанию карбонатов в почве статистически достоверны ($F=50,03$; $p=0,00$). Наименьшим уровнем карбонатов характеризуется болотный биогеоценоз, а наибольшим – луговой. Необходимо отметить, что эта фитоиндикационная шкалы существенно варьирует в пределах всех изученных биогеоценозов.

Важным аспектом трофности эдафотопа является содержание усвояемых форм азота, которые индицируются шкалой Nt. Наиболее типичными для катены являются экотопы, в которых условия благоприятны для нитрофилов, которые произрастают на достаточно обеспеченных минеральным азотом почвах. Условия азотного питания варьируют от благоприятных для анитрофилов до благоприятных для гипернитрофилов. Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале содержания усвояемых форм азота статистически достоверны ($F=2727,98$; $p=0,00$). Наименьший уровень азотного питания установлен для песчаной степи, а наибольший – для лесных биогеоценозов (вязо-осокорник с будрой и чернокленовый дубняк с ежой).

Аэрация – показатель, который отражает роль обеспечения почвы воздухом и роль этого фактора в протекании химических процессов (окисление/восстановление), в формировании состава и развития почвенной микрофлоры и может лимитировать распространение многих видов растений. Наиболее типичными для изученной катены являются субаэрофилы – занимают значительно аэрированные почвы в условиях незначительного или умеренного промачивания корнеобитаемого слоя почвы осадками или талыми водами. Условия аэрации почвы в пределах катены варьируют в пределах от благоприятных для гипераэрофилов до благоприятных для субаэрофобов. Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале аэрации статистически достоверны ($F=391,24$; $p=0,00$). Значительно ухудшенными условиями аэрации отличается болотный биогеоценоз. В нём формируются условия, благоприятные для субаэрофобов–аэрофобов. Так, аэрофобы произрастают на влажных оглееных почвах с максимальным капиллярным увлажнением корнеобитаемого слоя. Почвы песчаной степи, луга и вязо-осокорника большей частью благоприятны для субаэрофилов. Почвы в лесном биогеоценозе балки Орлова занимают промежуточное положение между болотными и прочими и благоприятны для гемиаэрофобов.

Наиболее типичный режим освещенности в пределах катены формирует условия, благоприятные для субгелиофитов (рис. 3). Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале освещенности статистически достоверны ($F=265,52$; $p=0,00$). Минимальный уровень освещенности характерен для вязо-осокорника с будрой. В этом биогеоценозе благоприятные условия находят субгелиофиты – растения светлых лесов. Наиболее освещенный режим характерен для песчаной степи, где благоприятные условия формируются для гелиофитов. Следует отметить, что вариабельность режима освещенности в песчаной степи минимальная, тогда как в вязо-осокорнике условия варьируют от благоприятных для гемисциофитов до благоприятных для гелиофитов.

Терморегим характеризует количество тепла, которое получает некоторая территория поверхности за определенный период (радиационный баланс – $\text{мДж} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{год}^{-1}$) (Дідух, 2012). Для изученной территории средняя оценка терморегима составляет 10,05, что соответствует оптимуму для субмезотермов. Радиационный режим может быть оценен равным $2103,9 \text{ мДж} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{год}^{-1}$. Фитоиндикационное оценивание указывает на то, что в пределах катены терморегим изменяется в пределах от 8,61 до 11,64. Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале терморегима статистически достоверны ($F = 258,41$, $p = 0,00$).

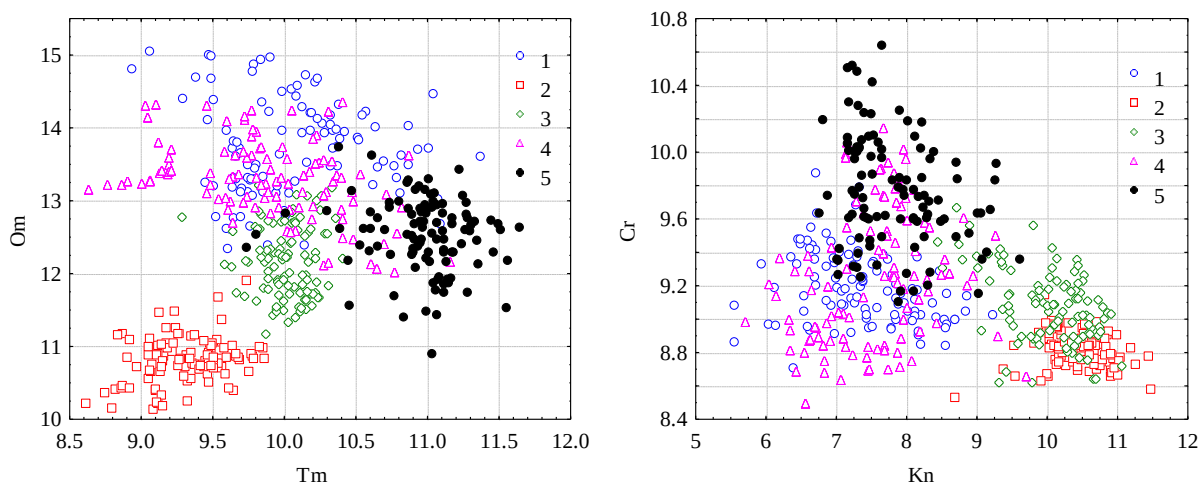


Рис. 3. Расположение геоботанических описаний в пространстве климатических фитоиндикационных шкал. Условные обозначения: обозначение биогеоценозов – см. рис. 1; Tm – терморегим, омбросрежима (Om), криорежима (Cr) и континентальности климата (Kn).

Минимальным уровнем теплообеспеченности характеризуется песчаная степь (9,32). В её пределах формируются условия, благоприятные для субмезотермов. Наибольшим уровнем теплообеспеченности

характеризуется чернокленовый дубняк в балке Орловой (10,96). В пределах этого биогеоценоза условия благоприятны для мезотермов.

Шкала омброрежима отражает степень аридности-гумидности климата, что определяется влажностью воздуха и связана с количеством осадков, стоком, испаряемостью, транспирацией, влажностью почв (Константинов, 1968). Показатель омброрежима интегрирует отношения воздействия осадков и термических ресурсов (Дідух, 2012). Показатель омброрежима O_m оценивается как разница между количеством атмосферных осадков и испаряемостью. В пределах изучаемой катены среднее значение фитоиндикационной шкалы омброклимата равно 12,50, что позволяет оценить указанное отношение, как равное $-85,33$ мм. Такой режим омброклимата благоприятен для субаридофитов. Фитоиндикационные оценки омброклимата варьируют в пределах от 10,13 ($-550,13$ мм, зона оптимума мезоаридофитов) до 15,05 (416,82 мм, оптимум мезоомброфитов). Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале терморегима статистически достоверны ($F=506,60$, $p=0,00$). Наибольшими показателями по омброшкале характеризуются лесные биогеоценозы (вязо-осокорник, чернокленовый дубняк и болото, в пределах которого частично находятся древесные растения). Наименьшие показатели по шкале омброклимата установлены для песчаной степи.

Шкала континентальности климата отражает сложный характер влияния больших площадей моря и суши на атмосферу и климатообразующие процессы (центры атмосферного давления, характер циркуляции атмосферы, концентрации и распределения влаги, количества и периодичности осадков, амплитуды температур и т.д.) (Дідух, 2012). Усредненная оценка шкалы континентальности по катене составляет 8,64, что соответствует гемиконтинентальному типу. Этот показатель варьирует от 5,55 (субокеанический тип) до 11,49 (субконтинентальный тип). Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале континентальности статистически достоверны ($F=553,96$; $p=0,00$). Наиболее высокими значениями показателями континентальности характеризуются песчаная степь и луг, а наименьшими – прочие типы биогеоценозов.

Криорежим отражает степень морозности климата – среднюю температуру самого холодного климата. Средняя оценка шкалы криоклимата по изученной катене составила 9,21, что соответствует температуре самого холодного месяца $-2,89^{\circ}\text{C}$. Такой режим благоприятствует гемикриофитам. Шкала криоклимата варьирует от 8,49 ($-5,65^{\circ}\text{C}$, оптимум для субкриофитов) до 10,64 ($2,58^{\circ}\text{C}$, оптимум гемикриофитов). Различия между изученными типами биогеоценозов по фитоиндикационной шкале криоклимата статистически достоверны ($F=163,14$; $p=0,00$). Наименьшее значение шкалы криоклимата установлено для песчаной степи, а наибольшее – для чернокленового дубняка в балке Орлова.

Оценка режима влажности эдафотопы по экоморфам А.А. Бельгарда (1950) указывает на то, что по этому показателю наблюдается вариабельность от суховатых условий, которые благоприятны для мезоксерофитов, до мокрых условий, благоприятных для ультрагигрофитов (рис. 4).

Различия между изученными типами биогеоценозов по гигротопу статистически достоверны ($F=39,75$; $p=0,00$). Наиболее сухие условия характерны для псамофильной степи, а наиболее влажные – для болота. Луг и лесные сообщества находятся на одном уровне режима влажности (влажные условия, благоприятные для мезогигрофитов).

Оценка трофности эдафотопы по экоморфам А.А. Бельгарда (1950) указывает на то, что по этому показателю наблюдается вариабельность от бедных малопродородных почв, которые благоприятны для олиготрофов до богатых плодородных почв, благоприятных для мегатрофов (рис. 4). Различия между изученными типами биогеоценозов по трофности эдафотопы статистически достоверны ($F=21,69$; $p=0,00$). Наименьшая трофность эдафотопы характерна для псамофильной степи, а наибольшая – для вязо-осокорника с будрой.

Световой режим варьирует в пределах от полутеневого, который создает оптимальные условия для гелиосциофитов, до освещенного, благоприятного для гелиофитов. Различия между изученными типами биогеоценозов по световому режиму статистически достоверны ($F=275,52$; $p=0,00$). Закономерно, наиболее освещенный режим характерен для песчаной степи. Затененные условия представленные в лесных сообществах, промежуточное положение занимают луговые и болотные биогеоценозы. Экоморфы А.А. Бельгарда (1950) и фитоиндикационные шкалы Я.П. Дідуха 2012) на различной методологической основе позволяют оценить некоторые аналогичные свойства экотопа. Нами было проведено сравнение некоторых из них.

Сравнение фитоиндикационной шкалы I_s и оценки светового режима на основе структуры гелиоморф показало, что эти два показателя тесно позитивно между собой коррелируют ($r=0,72$; $p=0,00$). Однако следует отметить, что в более затененных условиях фитоиндикационная шкала оказывается более чувствительной, тогда как в условиях большей освещенности большей информационной ценностью обладает гелиоморфическая структура.

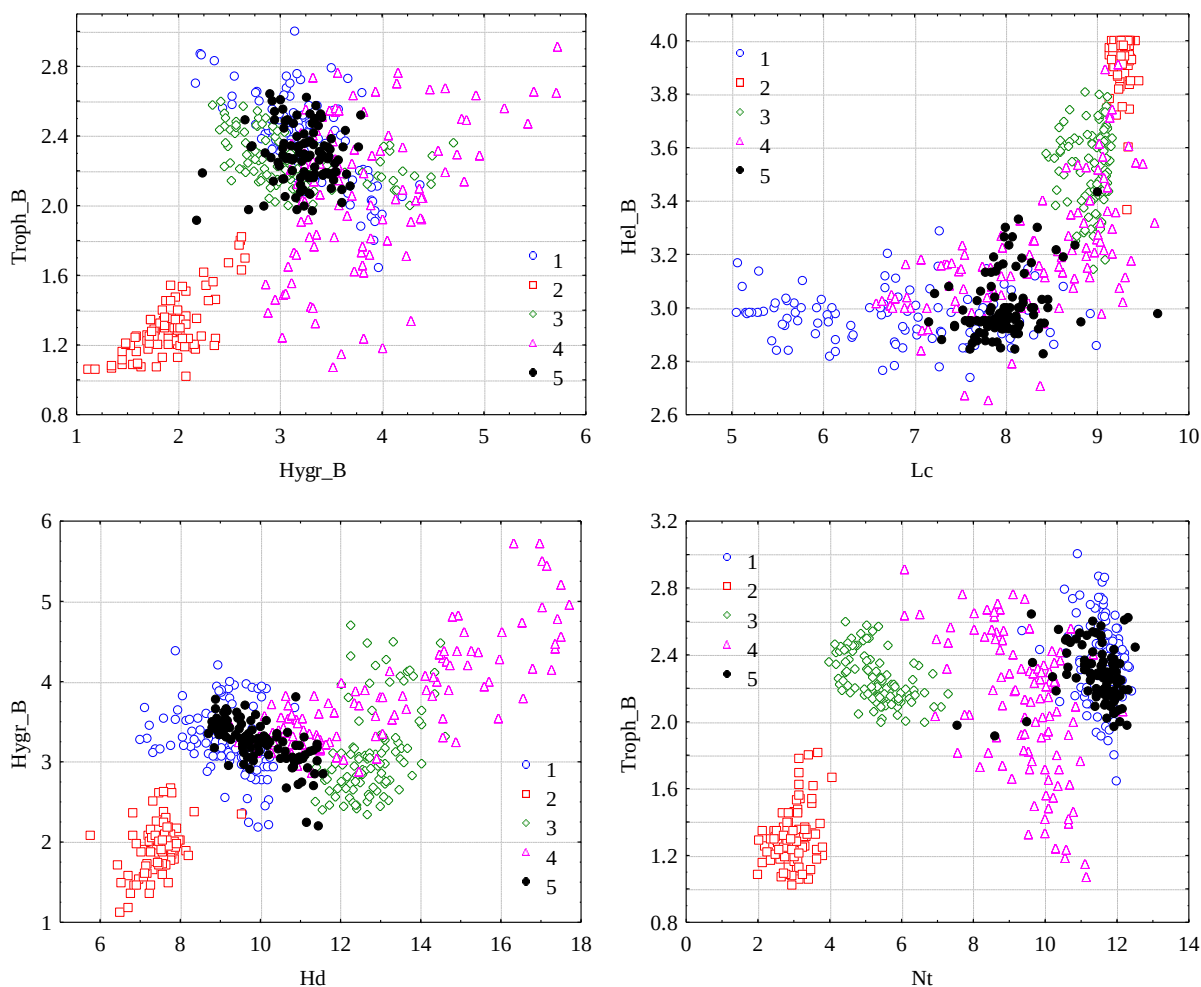


Рис. 4. Расположение геоботанических описаний в пространстве оценок гигротопы и трофотопы по экоморфам А. Л. Бельгарда и сравнение фитоиндикационных шкал с аналогичными оценками по экоморфам. Условные обозначения: обозначение биогеоценозов – см. рис. 1; Hygr_B – оценка гигротопы; Troph_B – оценка трофотопы; Hel_B – оценка гелиотопы; прочие обозначения – см. рис. 1 и 2.

Фитоиндикационная шкала влажности и бальная характеристика гигротопы также сильно статистически достоверно коррелируют между собой ($r=0,66$; $p=0,00$). Однако анализ диаграммы рассеивания (рис. 1) свидетельствует о том, что при общем тренде позитивной корреляции на уровне отдельных биогеоценозов связь имеет противоположный характер. Так, для песчаной степи, луга и болота ($r=0,40$, $p=0,00$; $r=0,43$, $p=0,00$; $r=0,79$, $p=0,00$ соответственно), а для вязо-осокорника с будрой и чернокленового дубняка ($r=-0,29$, $p=0,003$ и $r=-0,65$, $p=0,003$ соответственно). Таким образом, для травянистых сообществ наблюдается позитивная корреляционная связь между фитоиндикационными оценками влажности и бальной характеристикой гигротопы, а в лесных сообществах связь обратная.

Показатель трофности отображается различными фитоиндикационными шкалами: Rc, Sl, Ca, Nt. Показатель содержания карбонатов Ca не коррелирует с трофностью по трофоморфам ($r=-0,01$; $p=0,88$). Незначительная отрицательная корреляция установлена между бальной оценкой трофотопы и фитоиндикационной оценкой содержания солей ($r=-0,07$; $p=0,01$), а с оценкой кислотности установлена позитивная корреляция ($r=0,24$; $p=0,00$). Наибольшая корреляция установлена между бальной оценкой трофотопы и фитоиндикационной оценкой содержания усвояемых форм азота ($r=0,60$; $p=0,00$). Таким образом, в пределах изученной катены оценка трофотопы в наибольшей степени отражает обеспеченность растений доступными формами азота. В различных биогеоценозах корреляция между этими показателями существенно различна. Так, для песчаной степи корреляция позитивная ($r=0,31$; $p=0,001$), для вязо-осокорника, луга и болота – отрицательная ($r=-0,19$, $p=0,05$; $r=-0,53$, $p=0,00$; $r=-0,51$, $p=0,00$ соответственно), а для черно-кленового дубняка в балке Орловой связи не установлено ($r=-0,06$; $p=0,53$).

Анализ корреляций между матрицами, полученных после различных способов трансформации данных по ценоморфической структуре растительных сообществ и матрицами расстояний

фитоиндикационных шкал и экоморф показал, что оптимальным способом трансформации является балансовый (табл. 2).

Таблица 2. Тест Мантеля между матрицей, полученной после лог-трансформации композитных данных по ценоморфической структуре растительных сообществ и матрицами расстояний фитоиндикационных шкал и экоморф

Базисы трансформации	Тест Мантеля	<i>p</i> -уровень
Базовый	0,17	0,001
Балансовый	0,23	0,001
Оптимальный	0,17	0,001
Pbhclust	0,15	0,001
Pbmaxvar	0,16	0,001
Pbangprox	0,11	0,001

Примечание – * матрица географических расстояний в качестве управляющей переменной

Матрица вкладов переменных в вычисление лог-трансформированных переменных по балансовому алгоритму дает возможность содержательно интерпретировать новые переменные, которые получены после трансформации композитных данных (табл. 3).

Таблица 3. Матрица вкладов переменных в вычисление лог-трансформированных переменных по балансовому алгоритму

Переменные	Лог-трансформированные переменные					
	ilr1	ilr2	ilr3	ilr4	ilr5	ilr6
Pal	–0,71	0,00	0,00	0,00	0,50	0,33
Pr	0,71	0,00	0,00	0,00	0,50	0,33
Ps	0,00	–0,71	0,00	0,00	–0,50	0,33
Ptr	0,00	0,71	0,00	0,00	–0,50	0,33
Ru	0,00	0,00	–0,71	0,41	0,00	–0,44
Sil	0,00	0,00	0,71	0,41	0,00	–0,44
St	0,00	0,00	0,00	–0,82	0,00	–0,44

Катенный подход предполагает упорядочивание пробных площадей вдоль существенного градиента, очевидного в пределах данного ландшафта. Маркером такого градиента обычно выступает высота рельефа. Пробные площади располагают от наиболее возвышенных позиций (как правило, это плакор), до наиболее пониженных – участки вблизи русла реки. Аналогичное расположение пробных площадей имеет место и в нашем исследовании. Пробная площадь «Песчаная степь» расположена на вершине дюнного холма, а пробные площади «Лу» и «Болото» – вблизи р. Проточь. Для выявления реальной природы экологических градиентов нами проведен дискриминантный анализ фитоиндикационных шкал и экоморфических характеристик растительности, который позволяет выявить те факторы, которые приводят к экологическим различиям изученных типов биогеоценозов в пределах катены (табл. 4).

Канонический корень 1 наиболее чувствителен к противоположной взаимосвязи переменности увлажнения и обеспеченности почвы доступными формами азота. По этой оси четко противопоставляются сообщества песчаной степи как такие, для которых характерна значительная вариабельность режима увлажнения и низкий уровень обеспеченности почвы азотом с одной стороны и лесные и болотные сообщества – с другой (рис. 5).

Канонический корень 2 отражает дифференцирование биогеоценозов по градиенту влажности и минерального питания. Эта ось позитивно коррелирует с показателями влажности эдафотопы (Hd, Nugt_B) и трофности (Rc, Sl, Troph_B). Также эта ось чувствительна к ценотическим особенностям растительного покрова. Она позитивно коррелирует с ilr_1 (соотношение палюдантов и пратантов) и ilr_5 (соотношение палюдантов и пратантов к псаммофитам и петрофитам), а негативно – с ilr_3 (соотношение рудерантов и силвантов) и ilr_4 (соотношение степантов к рудерантам и силвантам). По этой оси существенно различается луговой биогеоценоз от всех прочих.

Таблица 4. Объединенная межгрупповая корреляционная матрица канонических корней, полученных после дискриминантного анализа и фитоиндикационных шкал и показателей экоморфической структуры растительности

Показатели	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4
<i>Фитоиндикационные шкалы по Я. П. Дидуку (2011)</i>				
Hd	-0,07	0,47	-0,34	0,04
ffl	0,43	0,10	0,07	-0,19
Rc	-0,01	0,14	0,03	0,04
Sl	0,08	0,20	0,11	-0,38
Ca	0,05	0,08	0,18	0,07
Nt	-0,61	-0,23	0,03	-0,25
Ae	-0,12	0,06	-0,60	-0,23
Tm	-0,13	0,08	0,16	-0,48
Om	-0,25	0,06	-0,10	0,35
Kn	0,27	0,15	0,20	-0,02
Cr	-0,11	0,02	0,02	-0,40
Lc	0,17	0,14	-0,14	-0,22
<i>Индексы, основанные на экоморфах по А. А. Бельгарду (1950)</i>				
Troph_B	-0,18	0,23	0,15	0,03
Hygr_B	-0,15	0,18	-0,21	0,04
Hel_B	0,34	0,01	-0,05	0,10
<i>Лог-трансформированная ценоморфическая структура</i>				
ilr_1	0,00	0,33	0,08	0,09
ilr_2	-0,08	0,18	0,00	0,00
ilr_3	-0,08	-0,14	0,01	0,03
ilr_4	-0,04	-0,17	-0,16	-0,10
ilr_5	-0,03	0,34	0,09	0,12
ilr_6	0,06	0,17	0,10	0,14
<i>Статистические характеристики канонических корней</i>				
Собственное число	54,04	9,24	5,63	3,53
Лямбда Уилкса	0,00	0,00	0,03	0,22
p-уровень	0,00	0,00	0,00	0,00

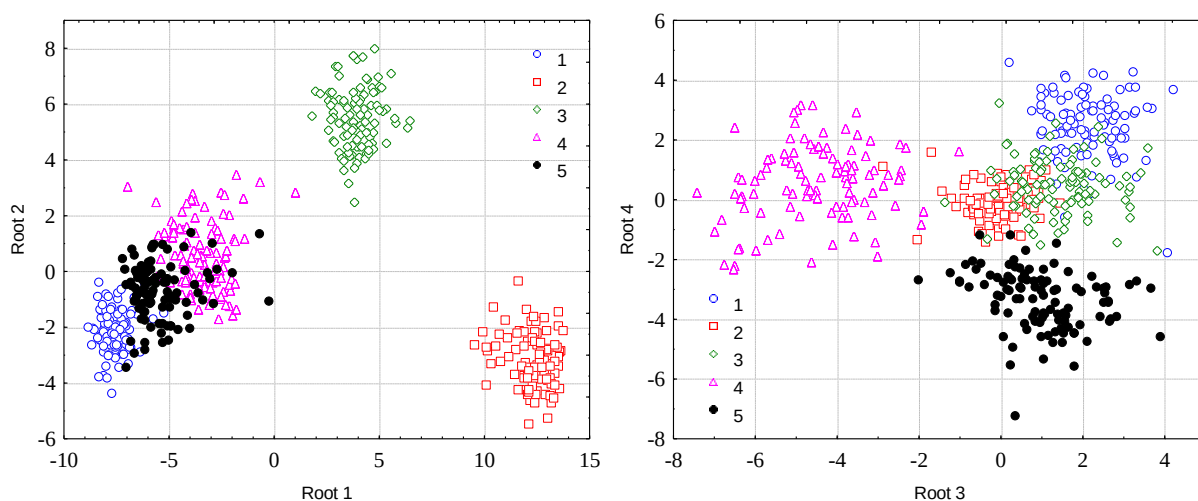


Рис. 5. Расположение геоботанических описаний в пространстве дискриминантных функций

Канонический корень 3 чувствителен к аэрации почвы и к её влажности, а также к ценоморфической структуре. Наибольшей корреляцией отличается переменная *ilr_4*, которая отражает соотношение степантов с одной стороны рудерантов и силвантов – с другой. По измерению 3 существенно отличается болото от всех остальных биогеоценозов. Канонический корень 4 чувствителен к комплексу климатических фитоиндикационных шкал – термоклимата, омброклимата, криоцимата и освещенности, а также к минерализации почвенного раствора и обеспеченности почвы доступными формами азота. По этой оси дифференцируются такие биогеоценозы, как вязо-осокорник с будрой и чернокленовый дубняк.

Таким образом, в пределах изученной катены могут быть выделены четыре дифференцирующих градиента факторов среды: градиент трофности, влажности, аэрации и микроклиматических особенностей. Эти градиенты, количественно выраженные как значения канонических осей, можно использовать как маркеры факторов среды, влияние которых на структуру и разнообразие метасообщества мезопедобионтов может быть оценено.

Разнообразие метасообщества мезопедобионтов

Оценки α -, β - и γ -разнообразия метасообщества почвенных беспозвоночных на основе числа видов приведены на рисунке 1. Общее α -разнообразие составляет 5,25 видов (2,5 %-й квантиль – 5,19 видов, 97,5-й квантиль – 5,32 видов). Общее γ -разнообразие составляет 108 видов (2,5 %-й квантиль – 103,33 видов, 97,5-й квантиль – 112,33 видов). Общее β -разнообразие составляет 20,55 (2,5 %-й квантиль – 19,71, 97,5-й квантиль – 21,36).

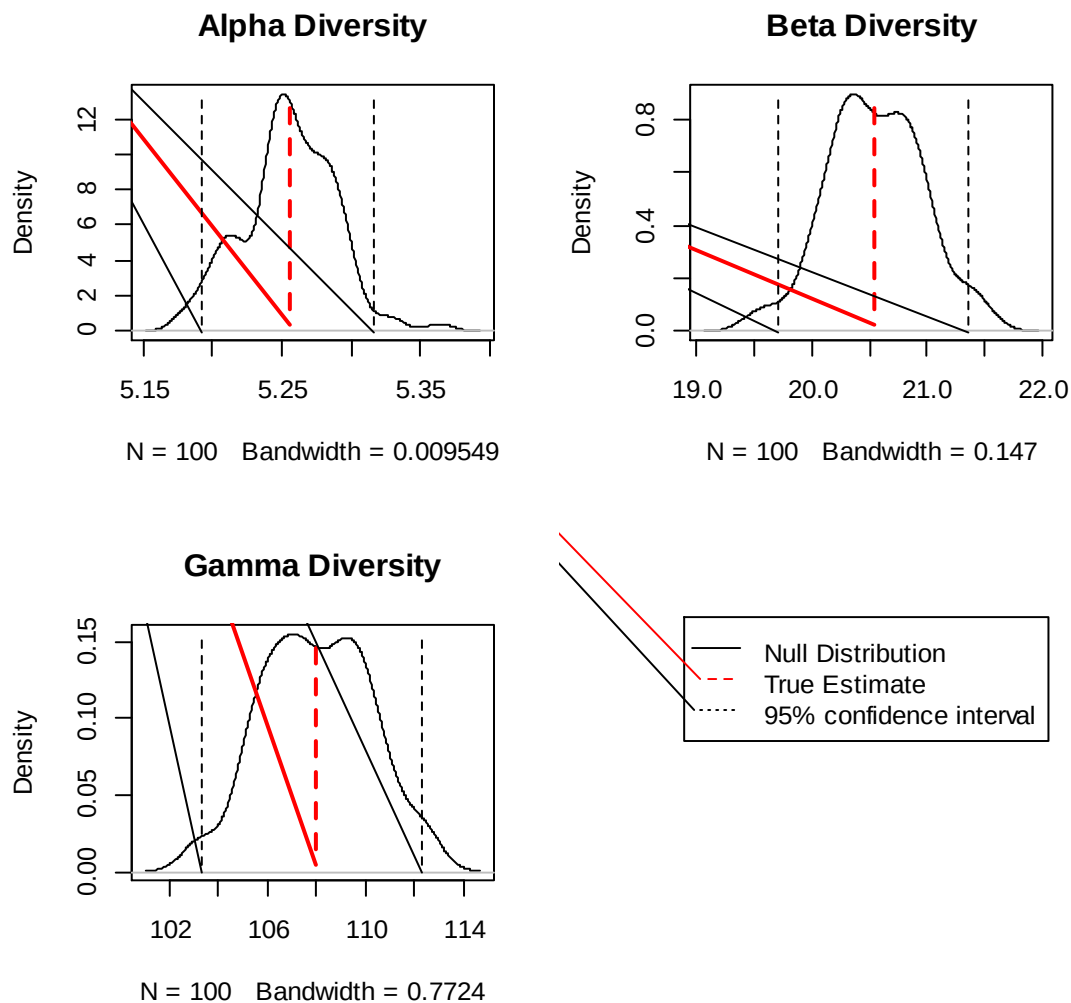


Рис. 6. Оценки α -, β - и γ -разнообразия метасообщества почвенных беспозвоночных на основе числа видов

Оценки α -, β - и γ -разнообразия метасообщества почвенных беспозвоночных на основе индекса Шеннона приведены на рис. 7. Общее α -разнообразие составляет 3,63 бит/вид (2,5 %-й квантиль – 3,58 бит/вид, 97,5-й квантиль – 3,71 бит/вид). Общее γ -разнообразие составляет 31,73 бит/вид (2,5 %-й квантиль – 30,77 бит/вид, 97,5-й квантиль – 32,61 бит/вид). Общее β -разнообразие составляет 8,73 (2,5 %-й квантиль – 8,47, 97,5-й квантиль – 9,02).

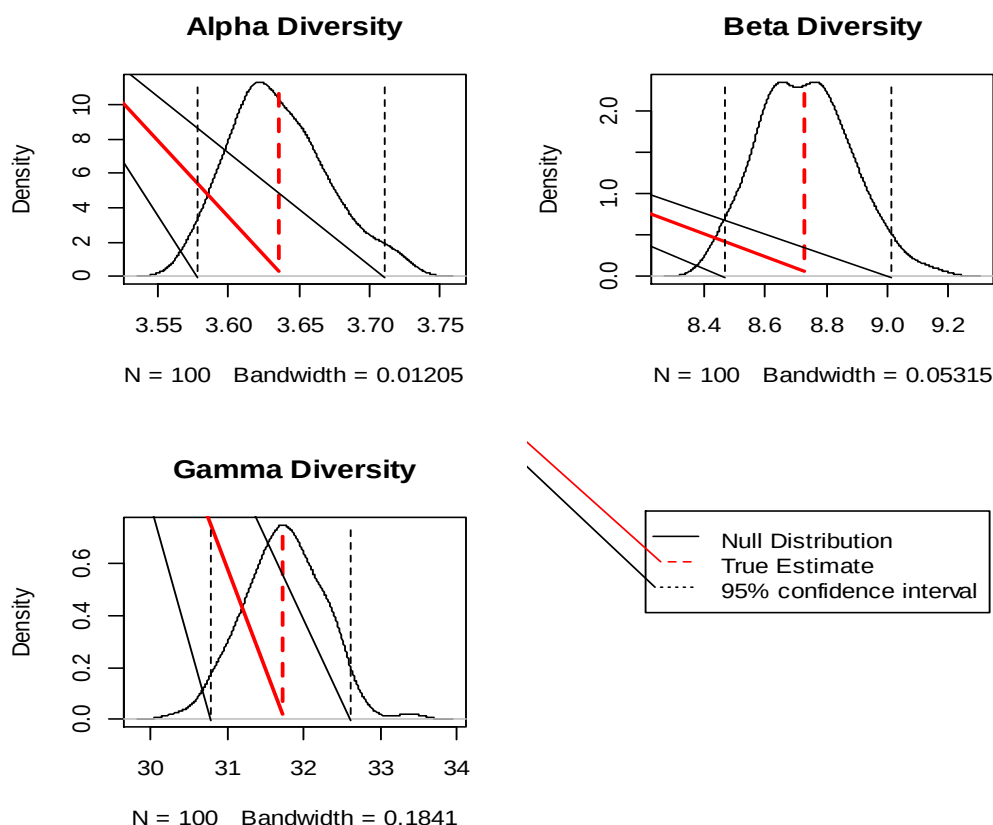


Рис. 7. Оценки α -, β - и γ -разнообразия метасообщества почвенных беспозвоночных на основе индекса Шеннона

Таблица результатов анализа девиации включает перевод девиации в 1H (энтропия) и 1D (разнообразие), что позволяет произвести ряд интерпретаций и сравнений (табл. 5).

Таблица 5. Анализ девиации, энтропии и разнообразия метасообщества почвенной мезофауны в соответствии с MDM-подходом

Модель	DF	DF-Diff	Dev	Dev-Diff	Ent	Ent-Diff	p -уровень	Div	Div-Ratio
γ -разнообразие	56068	—	3630.2	—	3.46	—	—	31.73	—
R1	55961	107	3180.1	450.06	3.03	0.43	0.00	20.67	1.54
R1+R2	55854	107	3053.7	126.43	2.91	0.12	0.01	18.33	1.13
R1+R2+R3	55747	107	2889.4	164.28	2.75	0.16	0.01	15.67	1.17
R1+...+R4	55640	107	2755.4	134.00	2.62	0.13	0.01	13.79	1.14
R1+...+R4+N	55212	428	2625.6	129.77	2.50	0.12	0.01	12.19	1.13
α -разнообразие	0	55212	1355.3	1270.37	1.29	1.21	1.00	3.64	3.35

Условные обозначения: R1, ..., R4 – канонические корни, полученные по результатам дискриминантного анализа фитоиндикационных и экоморфических характеристик растительности; N – категориальная переменная, которая указывает на типы изученных биогеоценозов; DF – степени свободы; DF-Diff – изменение степеней свободы; Dev – девиация; Dev-Diff – изменение девиации; Ent – энтропия; Ent-Diff – изменение энтропии; p -уровень – уровень значимости, оцененный по пермутационному тесту; Div – разнообразие; Div-Ratio – изменение разнообразия

Модель MDM включает константу (γ -разнообразие), канонические переменные 1–4, полученные при дискриминантном анализе фитоиндикационных и экоморфических показателей растительности и сайты (α -разнообразие). Как показал пермутационный тест, влияние изученных факторов на разнообразие метасообщества мезопедобионтов является статистически достоверным. Последовательный анализ эффектов свидетельствует о том, что каноническая переменная 1 определяет 19,8% (0,43) всей

присутствующей энтропии (3,43–1,29), каноническая переменная 2 определяет 5,5% (0,12), переменная 3 – 7,7% (0,16), переменная 4 – 6,0% (0,13). Прочие особенности биогеоценозов, которые не описываются выбранными характеристиками растительного покрова, описывают 5,53% (0,12) энтропии. На долю α -разнообразия приходится 55,8% (1,21) энтропии. Это свидетельствует о том, что на разнообразие метасообщества мезопедобионтов оказывают влияние также другие факторы.

Если полученные результаты выразить в терминах разнообразия, то γ -разнообразие равно 31,73 (возможное максимальное значение равно 108), а α -разнообразие равно 3,64 (возможное минимальное значение равно 1). Отношение этих значений дает β -разнообразие 8,72 (возможный диапазон – 1–108). В общей редукции числа видов $31,73 - 3,64 = 28,09$, фактором R1 обусловлена редукция 11,06 видов, фактором R2 – 2,34 видов, R3 – 2,66 видов, R4 – 1,88 видов, а фактором типа биогеоценоза – 1,60 видов.

Ординация сообщества мезопедобионтов средствами неметрического шкалирования

Для ординации метасообщества мезопедобионтов было применено неметрическое многомерное шкалирование, которое считается одной из самых лучших и робастных процедур непрямо́й ординации (Oksanen, 2011). Под робастностью понимается способность метода давать надежные результаты даже тогда, когда нарушаются предположения, лежащие в его основе. Неметрическое шкалирование может применяться для ситуаций с любым характером отклика сообществ живых организмов на факторы окружающей среды. Однако применение этого метода сопряжено с некоторыми особенностями. Прежде всего, это выбор матрицы мер расстояния между объектами. Известен широкий перечень мер расстояния и в зависимости от выбора результат проведенного анализа может сильно различаться. Кроме того, расчетная процедура выполнения неметрического шкалирования является итерационной без гарантированного сходящегося решения. Это значит, что пользователь должен рассмотреть несколько альтернативных результатов и некоторым образом распознать и выбрать лучшее решение.

Решение для каждого числа измерений не является подмножеством решения большей размерности, т.е. является в некотором смысле самостоятельным вариантом ординации сообщества (Oksanen, 2011). Для определения лучшей метрики различия-подобия можно исходить из предположения о том, что полученная на её основе матрица должна характеризоваться наибольшей ранговой корреляцией с факторами внешней среды (Штирц и др., 2013). Выбор был сделан среди следующих метрик: эвклидова, манхеттенская, Гувера, Брея-Куртиса, Кульчинского, Морисита, Горна-Морисита, биномиальная, Као, Жаккара, Маунфорда, Рауп-Крика, Канберра, Чао.

Предварительное преобразование экспериментальных данных также влияет на результаты анализа (Legendre, Gallagher, 2001). Наряду с непосредственным использованием полученных данных практикуются такие формы преобразования, как извлечение логарифма либо корня квадратного, χ^2 -квадрат преобразование, трансформация Хеллинджера и висконсианская трансформация.

Таблица 6. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена матриц мер различия-подобия между сайтами отбора проб по таксономической матрице растений и переменных окружающей среды

Метрика	Способ трансформации данных										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Эвклидова	0.07	0.16	0.17	0.23	0.13	0.12	0.34	0.13	0.36	0.29	0.19
Манхеттенская	0.09	0.15	0.15	0.36	0.15	0.13	0.28	0.15	0.30	0.31	0.36
Гувера	0.15	0.16	0.17	0.22	0.15	0.15	0.23	0.15	0.22	0.22	0.19
Брея-Куртиса	0.37	0.38	0.38	0.37	0.37	0.36	0.36	0.37	0.41	0.39	0.37
Кульчинского	0.35	0.36	0.36	0.37	0.36	0.35	0.36	0.36	0.39	0.39	0.37
Морисита	–	–	–	–	0.00	0.08	–	0.00	–	0.29	–
Горна-Морисита	0.35	0.36	0.37	0.35	0.36	0.35	0.35	0.36	0.37	0.38	0.36
Као	0.33	0.36	0.37	0.15	0.15	0.28	0.20	0.15	0.22	0.24	0.05
Жаккара	0.37	0.38	0.38	0.37	0.37	0.36	0.36	0.37	0.39	0.39	0.37
Моунфорда	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37
Рауп-Крика	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37
Канберра	0.36	0.37	0.38	0.39	0.36	0.36	0.38	0.36	0.39	0.39	0.37
Чао	0.38	0.38	0.39	0.37	0.37	0.37	0.37	0.37	0.39	0.39	0.37
Махаланобиса	0.08	0.08	0.08	0.09	0.08	0.08	0.09	0.08	0.08	0.09	0.06

Условные обозначения: 1 – данные не трансформированы; 2 – логарифмированные данные; 3 – корень квадратный; 4 – данные, деленные на маргинальную сумму; 5 – данные, деленные на маргинальный максимум; 6 – данные, деленные на маргинальную сумму и умноженные на число ненулевых значений; 7 – нормализованные данные (маргинальная сумма квадратов значений равна 1); 8 – стандартизовано к диапазону 0–1; 9 – преобразование Хеллинджера; 10 – χ^2 -трансформация; 11 – висконсианская трансформация.

В табл. 6 приведены результаты вычисления корреляции Спирмена с матрицами дистанций между сайтами отбора проб, установленными по видовой структуре сообществ мезопедобионтов и матрицами дистанций, найденными на основе факторов окружающей среды.

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что наибольшей корреляцией с факторами среды характеризуется матрица на основе метрики Брея-Куртиса с предварительной трансформацией данных по Хеллинджеру (Legendre, Gallagher, 2001).

Многомерное шкалирование позволяет в пространстве меньшей размерности отобразить исходный многомерный массив данных. Стресс является мерой точности отображения исходных данных в пространстве меньшей размерности – чем меньше эта статистика, тем лучше отображение. Вопрос о числе измерений может быть решен путем оценки скорости изменения стресса при увеличении числа измерений.

Если при увеличении числа измерений уменьшение стресса происходит медленно, то такой прирост числа не дает существенного улучшения качества отображения. Таким образом, резкий перегиб кривой стресс-число измерений может указывать на оптимальное число измерений. Резкость перегиба усиливается, если использовать дифференциальный стресс (Штирц, 2013) – разницу значений стресса между соседними числами измерений (рис. 8).

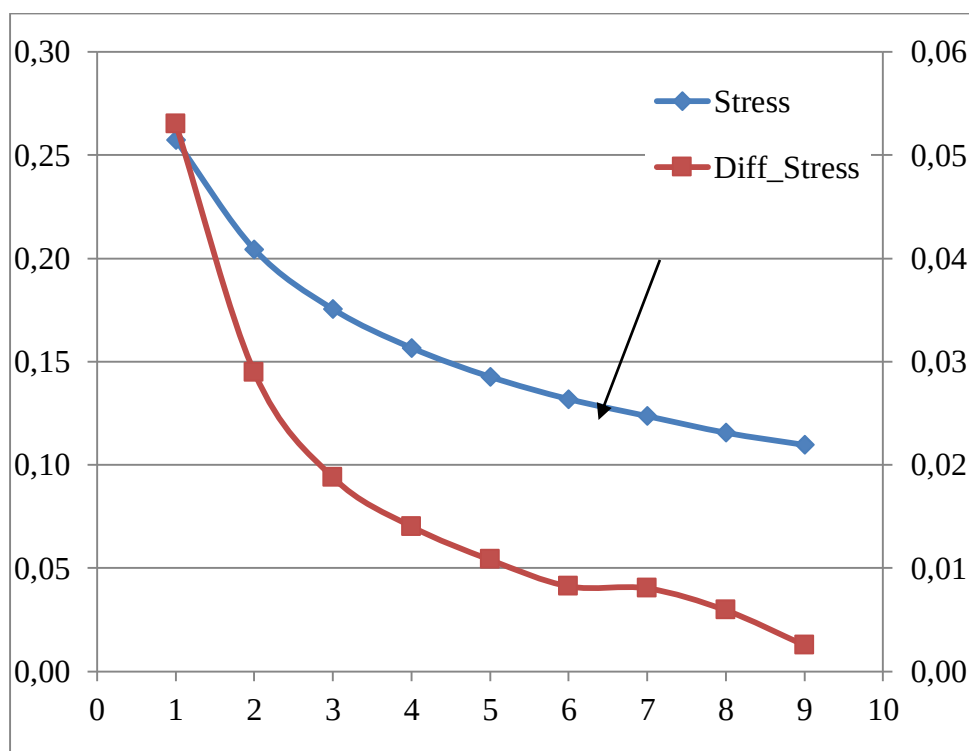


Рис. 8. Зависимость стресса и дифференциального стресса от числа измерений

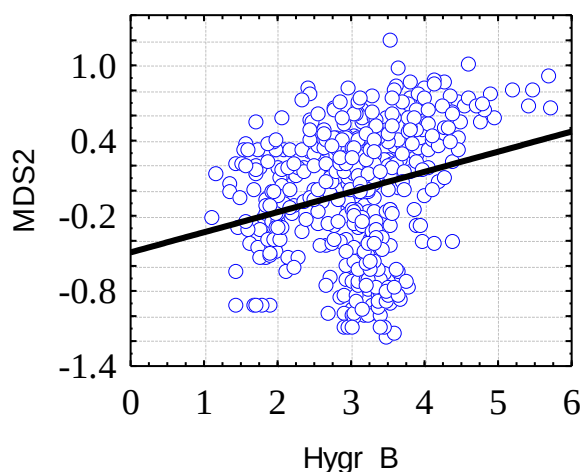
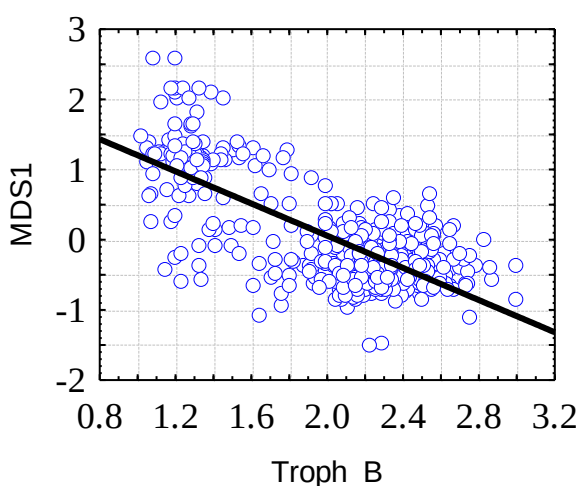
Условные обозначения: ось абсцисс – число измерений; ось ординат – стресс (Stress, слева) и дифференциальный стресс (Diff_Stress, справа). Стрелка указывает на зону резкого перегиба дифференциального стресса.

Проведенные расчеты свидетельствуют о том, что вариант многомерного шкалирования с шестью многомерными измерениями достаточен для точного отображения исходного массива данных о структуре сообщества мезопедобионтов. Многомерные измерения отражают существенные тренды изменчивости сообщества мезопедобионтов и они могут быть объяснены с помощью факторов среды, которые маркируются фитоиндикационными шкалами и экоморфическими характеристиками среды (табл. 7).

Измерение 1 в наибольшей степени может быть объяснено градиентом условий трофности эдафотопы, измерение 2 – влажностью, измерение 3 – режимом аэрации почвы, 4 – количеством карбонатов. Измерения 5 и 6 имеют сложную факторную природу, которую сложно интерпретировать содержательно. Зависимость многомерных шкал 1–4 от наиболее информативных для их определения факторов среды представлены на рис. 9.

Таблица 7. Доля объясненной фитоиндикационными шкалами и экоморфическими характеристиками растительности дисперсии осей и распределение информационной значимости между многомерными шкалами

Показатели	NMDS1	NMDS2	NMDS3	NMDS4	NMDS5	NMDS6	R ²	Pr(>r)
<i>Фитоиндикационные шкалы</i>								
Hd	-0,40	0,62	-0,41	-0,37	0,34	0,17	0,50	0,001
ffl	0,73	-0,01	-0,15	-0,64	-0,16	-0,04	0,57	0,001
Rc	-0,45	0,43	-0,13	-0,53	-0,56	0,03	0,15	0,001
Sl	0,09	-0,41	-0,37	-0,81	-0,13	0,11	0,24	0,001
Ca	0,12	0,16	0,47	-0,83	-0,19	-0,08	0,21	0,001
Nt	-0,72	-0,30	0,02	0,63	0,05	0,05	0,63	0,001
Ae	-0,31	0,25	-0,67	0,38	0,46	0,20	0,33	0,001
Tm	-0,63	-0,76	-0,09	0,01	-0,13	0,04	0,53	0,001
Om	-0,73	0,36	0,07	0,52	0,20	0,16	0,51	0,001
Kn	0,59	0,08	0,09	-0,79	-0,10	-0,09	0,48	0,001
Cr	-0,67	-0,64	-0,28	-0,02	0,08	0,24	0,35	0,001
Lc	0,53	0,13	-0,40	-0,71	0,09	0,16	0,43	0,001
<i>Индексы, основанные на экоморфах</i>								
Troph_B	-0,92	-0,01	0,28	-0,20	0,10	0,16	0,57	0,001
Hygr_B	-0,67	0,43	-0,41	0,22	0,23	0,30	0,48	0,001
Hel_B	0,77	0,21	-0,05	-0,60	0,00	-0,03	0,62	0,001
<i>Лог-трансформированная ценоморфическая структура</i>								
ilr_1	-0,17	0,36	0,10	-0,91	0,09	-0,07	0,43	0,001
ilr_2	-0,85	0,34	0,02	-0,37	0,08	0,13	0,29	0,001
ilr_3	-0,18	-0,23	0,30	0,90	-0,01	-0,13	0,19	0,001
ilr_4	0,00	-0,27	-0,34	0,88	0,16	0,10	0,25	0,001
ilr_5	-0,12	0,46	0,26	-0,83	0,11	0,07	0,46	0,001
ilr_6	0,10	0,46	0,10	-0,86	0,07	0,12	0,37	0,001



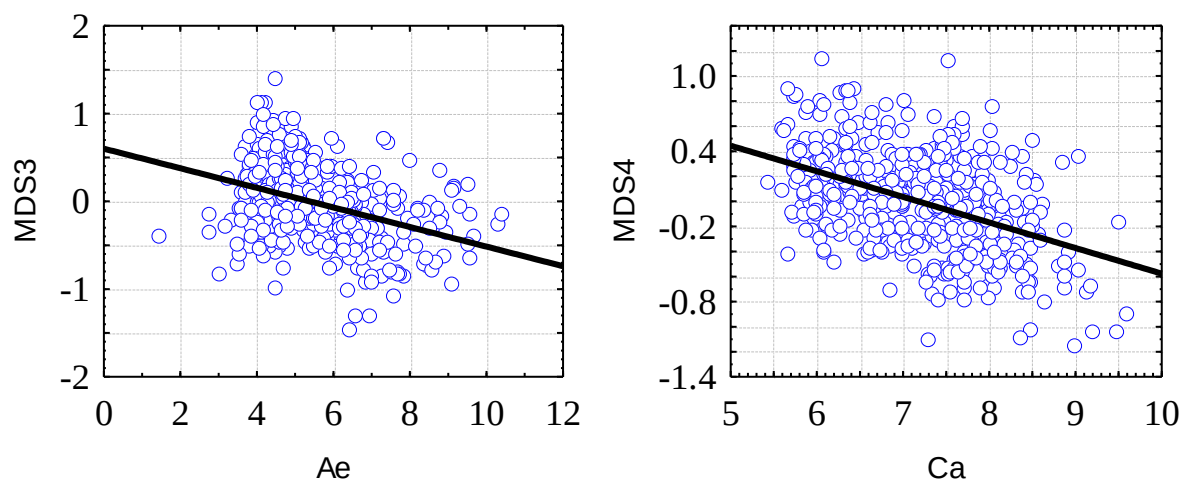


Рис. 9. Зависимость многомерных шкал 1–4 от наиболее информативных для их определения факторов среды

Таким образом, тренды изменчивости структуры метасообщества мезопедабионтов четко зависят от таких градиентов, как трофность и влажность эдафотопы. Группы мезопедабионтов, которые находят оптимальные условия при тех или иных режимах трофности и влажности обозначаются как трофоценоморфы и гигроморфы соответственно (Жуков, 2006, 2007).

Многомерные измерения 3 и 4 показывают актуальность в структурировании метасообщества мезопедабионтов таких факторов, как режим аэрации эдафотопы и карбонатность почв. Соответственно, можно выделить такие экоморфы почвенных животных, как аэроморфы и карбонатоморфы.

Уточнение структуры трофоценоморф и гигроморф и установление аэроморф и карбонатоморф может быть проведено по следующей методике.

Использованная процедура неметрического многомерного шкалирования позволяет в одном пространстве отобразить как расположение видов (рис. 10А), так и расположение сайтов (рис. 10В). Многомерные шкалы одновременно измеряют как свойства видов, так и свойства сайтов.

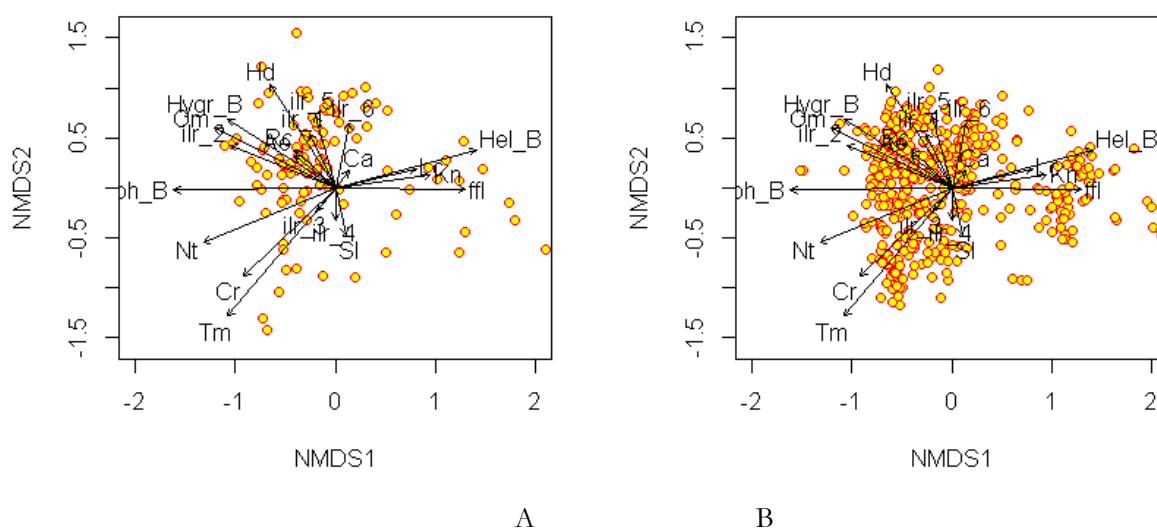


Рис. 10. Размещение в пространстве измерений 1 и 2 видов (А) и сайтов (В). Векторами показаны статистически достоверные факторы, объясняющие многомерные измерения. Координаты вершины вектора – см. табл. 7

Каждый сайт характеризуется вектором из шести значений каждого из измерений. В свою очередь каждый из видов также характеризуется вектором из шести значений каждого из измерений. Каждый из сайтов также характеризуется некоторыми значениями факторов среды, выраженных с помощью фитоиндикационных шкал и экоморфических характеристик растительного покрова. Значения этих

факторов могут быть индифицированы с помощью многомерных измерений, отражающих тренды изменчивости метасообщества мезопедобионтов. Задача индикации может быть выполнена с помощью множественного регрессионного анализа. В такой модели зависимой переменной выступают значения факторов среды, а предикторами – многомерные измерения. Регрессионные модели строятся на основе матрицы данных сайтов. Эти модели позволяют оценить значения соответствующих факторов на основе свойств животного населения почв в каждом сайте.

В матрице данных видов представлены только значения многомерных измерений. Значения факторов среды могут быть оценены на основе ранее полученных регрессионных моделей, так как и сайты и виды характеризуются однотипными переменными – значениями многомерных шкал. Эти оценки будут определять наиболее типичные значения факторов среды для каждого вида. Основываясь на этих оценках виды могут быть сгруппированы, а полученные группы есть ничем иным, как экоморфами почвенных животных.

Регрессионные модели для оценки трофности, влажности, аэрации и карбонатности эдафотопов с помощью многомерных измерений, полученных в результате многомерного шкалирования метасообщества мезопедобионтов, представлены в табл. 8.

Предсказательные свойства моделей убывают в порядке их представления, который соответствует порядку многомерных измерений. Наибольшей предсказательной способностью характеризуется модель для трофности эдафотопов ($R^2_a=0,57$), а наименьшей – для карбонатности почв ($R^2_a=0,31$).

Таблица 8. Регрессионная модель для оценки экологических факторов с помощью многомерных измерений, полученных в результате многомерного шкалирования метасообщества мезопедобионтов

Предиктор	Констант а	MDS1	MDS2	MDS3	MDS4	MDS5	MDS6
<i>Индекс трофности, $R^2 = 0,75$, $R^2_a = 0,57$</i>							
Бета±ст. ошибка	–	– 0,74±0,03	– 0,01±0,03	0,13±0,03	– 0,08±0,03	0,04±0,03	0,06±0,03
В±ст. ошибка	2,05±0,01	– 0,47±0,02	– 0,01±0,03	0,14±0,03	– 0,10±0,04	0,05±0,04	0,08±0,04
p-уровень	0,00	0,00	0,83	0,00	0,00	0,15	0,03
<i>Индекс влажности, $R^2 = 0,48$, $R^2_a = 0,47$</i>							
Бета±ст. ошибка	–	– 0,58±0,03	0,25±0,03	– 0,21±0,03	0,10±0,03	0,10±0,03	0,12±0,03
В±ст. ошибка	3,06±0,02	– 0,61±0,03	0,39±0,05	– 0,37±0,06	0,20±0,06	0,21±0,07	0,27±0,07
p-уровень	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Аэрация почвы, $R^2 = 0,33$, $R^2_a = 0,32$</i>							
Бета±ст. ошибка	–	– 0,28±0,04	0,15±0,04	– 0,37±0,04	0,18±0,04	0,22±0,04	0,09±0,04
В±ст. ошибка	5,38±0,05	– 0,55±0,07	0,44±0,10	– 1,20±0,12	0,68±0,13	0,82±0,14	0,36±0,14
p-уровень	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
<i>Карбонатность почвы, $R^2 = 0,32$, $R^2_a = 0,31$</i>							
Бета±ст. ошибка	–	0,17±0,04	0,10±0,04	0,25±0,04	– 0,44±0,04	– 0,12±0,04	– 0,05±0,04
В±ст. ошибка	7,18±0,03	0,19±0,04	0,17±0,06	0,49±0,07	– 0,95±0,08	– 0,26±0,08	– 0,12±0,08
p-уровень	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17

Условные обозначения: Бета – стандартизированные регрессионные коэффициенты; В – регрессионные коэффициенты; R^2_a – скорректированный R^2

Стандартизированные регрессионные коэффициенты позволяют оценить вклад различных предикторов в регрессионную модель. Так, для индекса трофности наибольшую роль играет многомерное измерение 1, для индекса влажности – измерения 1–3, для аэрации почвы – измерение 3, а для карбонатности почвы – измерение 4.

Если в качестве предикторов использовать значения многомерных измерений, которые характеризуют каждый отдельный вид, то по соответствующим регрессионным моделям мы сможем получить оценки зоны оптимума для каждого вида по соответствующему фактору – индексы трофности, влажности, аэрации и карбонатности этого вида. Эти индексы имеют самостоятельное индикаторное значение и могут использоваться для получения интегральной (точнее – средней взвешенной) оценки по сообществу мезопедобионтов того или иного фактора как результата зооиндикации.

Континуальные по своей природе индексы ключевых экологических факторов почвенных беспозвоночных могут быть сгруппированы с выделением экологических групп почвенных животных – экоморф: трофоценоморфы, гигроморфы, аэроморфы и карбонатоморфы (рис. 11). Следует отметить, что трофоценоморфы и гигроморфы выделялись для мезопедобионтов ранее (Жуков, 2006, 2007, 2009; Жуков и др., 2007). Аэроморфы и карбонатоморфы выделяются впервые.

Мы можем сравнить между собой результативность отнесения к трофоценоморфам и гигроморфам по существующему и новому алгоритмам (рис. 12, 13). Очевидно, что точность оценки принадлежности по предложенному алгоритму гораздо выше, чем по ранее существовавшему.

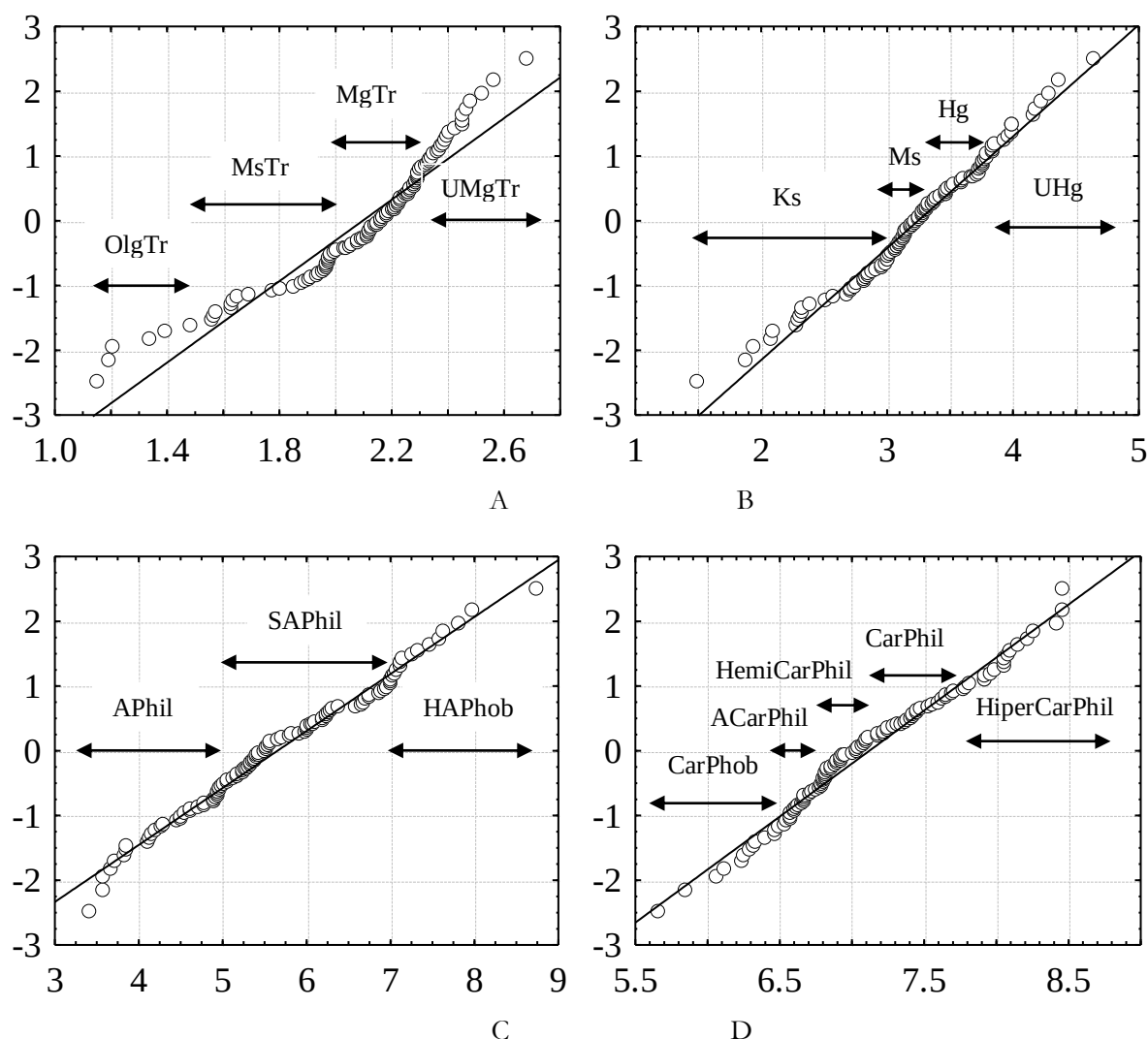


Рис. 11. Категоризация значений индексов трофности (А), влажности (В), аэрации (С) и карбонатности почв (D) соответственно на трофоценоморфы, гигроморфы, аэроморфы и карбонатоморфы.

Условные обозначения: ось абсцисс – значения индексов, ось ординат – ожидаемое нормальное z -значение; трофоморфы: OlgTr – олиготрофоценоморфы; MsTr – мезотрофоценоморфы; MgTr – мегатрофоценоморфы; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы; гигроморфы: Ks – ксерофилы; Ms – мезофилы; Hg – гигрофилы; UHg – ультрагигрофилы; аэроморфы: APhil – аэрофилы; SAPHil – субаэрофилы; HAPHob – гемиаэрофобы; SAPHob – субаэрофобы (в катене не представлены), APhob – аэрофобы (в катене не представлены); карбонатоморфы: CarPhob – карбонатфобы; ACarPhil – акарбонатфилы; HemiCarPhil – гемикарбонатфилы; CarPhil – карбонатфилы, HiperCarPhil – гиперкарбонатфилы

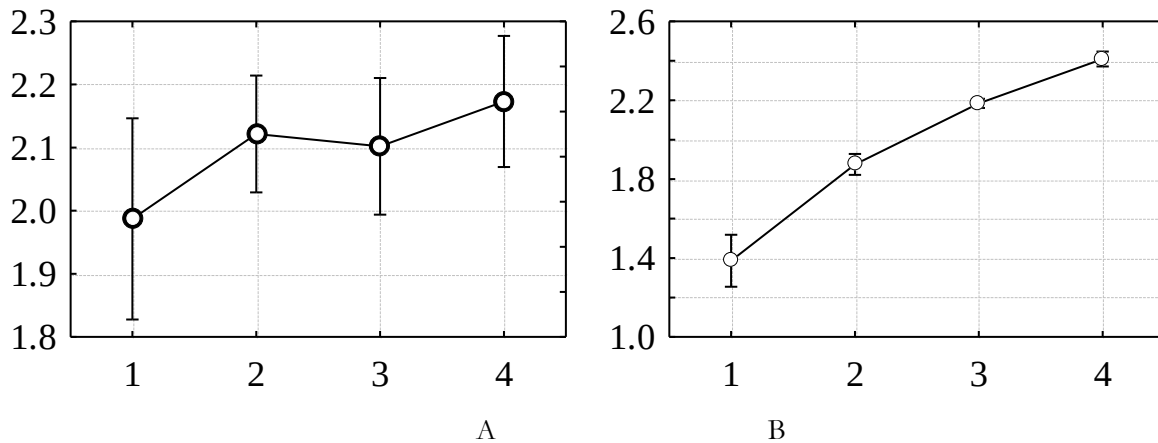


Рис. 12. Зависимость индекса трофности (ось ординат) от трофоценоморф (ось абсцисс)
 Условные обозначения: А – трофоценоморфы по А. В. Жукову и соавт. (2007); В – наш вариант;
 1 – олиготрофоценоморфы; 2 – мезотрофоценоморфы; 3 – мегатрофоценоморфы;
 4 – ультрамегатрофоценоморфы

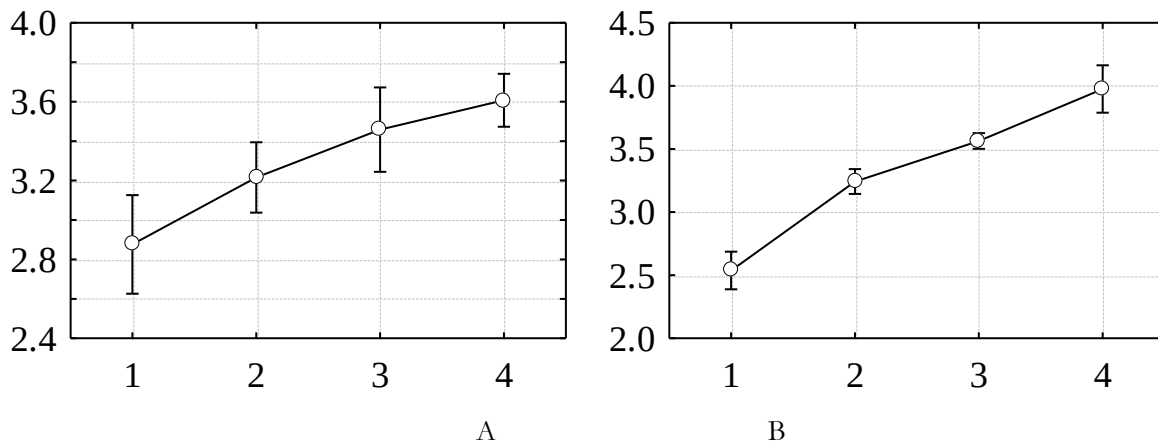


Рис. 13. Зависимость индекса влажности (ось ординат) от гигроморф (ось абсцисс)
 Условные обозначения: А – гигроморфы по А. В. Жукову и соавт. (2007); В – наш вариант; 1 – ксерофилы;
 2 – мезофилы; 3 – гигрофилы; 4 – ультрагигрофилы

ОБСУЖДЕНИЕ

И.А. Жирков (2010) отмечает: «Введение пространства в классические законы экологии изменяет их нетривиальным образом». В условиях эксперимента в природе главная идея изучения состоит в оценке состояния биологических систем во всем диапазоне режимов, представленных в пределах данной местности. Методологическим выражением данного принципа является концепция катены (Milne, 1935). На суше основным фактором, по градиенту которого формируются ценоотические системы, является температура, а в пределах одной ценоотической системы ассоциации формируются в градиенте влажности, причем сама система в большей степени контролирует условия влажности, чем ближе ассоциация в сукцессионном ряду находится ближе к климаксу (Разумовский, 1999, 2011). Рельеф является информативным маркером режима влажности в последовательном ряду экосистем, которые формируют катену. Однако не только режим влажности может выступать в качестве существенного ординирующего фактора. Так, типологическая система лесов степной зоны А. А. Бельгарда (1950) наряду с фактором влажности в качестве ординат рассматривает режим трофности, аллювиальности и поемности. Усложнение структуры фитокалены происходит также по мере рассмотрения все более крупных водотоков в результате увеличения площади территории водосбора (Заутольнова и др., 2010). Следует отметить, что при увеличении детализации рассмотрения структуры живого покрова роль различных факторов может изменяться и в этом смысле также будет наблюдаться усложнение катены. Таким образом, только в некотором числе вариантов рельеф может рассматриваться как оптимальный маркер катенарной организации структуры биогеоценоотического покрова.

Фитоиндикация является инструментом, который позволяет сделать обоснованную оценку экологических режимов в пределах ландшафта (Дідух, 2012). При этом классический катенарный подход не уменьшает своего значения, являясь отправной точкой для поиска оптимальной стратегии организации исследования биогеоценотического и ландшафтного покрова. Размещение пробных полигонов в пределах изучаемого ландшафта должно охватывать все рельефное разнообразие данной территории. Но помимо рельефного разнообразия должно учитываться ещё и разнообразие растительного покрова. Растительный покров, с одной стороны, чутко реагирует на особенности структуры почвенного покрова и катенарную гетеролитность. С другой стороны, сукцессионное развитие растительности приводит к трансформации среды обитания – пертиненции (Высоцкий, 1960). Таким образом, в аналогичных геоморфологических позициях биогеоценозы, находящиеся на различных этапах сукцессионной динамики, будут формировать различные экологические условия. Очевидно, что наиболее адекватным способом оценки этих условий, является биоиндикация. Интеграция катенарного и биоиндикационного подходов показала свою эффективность при зоологической диагностики почв (Мордкович, 1977) и при исследовании растительного покрова долин рек (Didukh et al., 2015).

Для оценки экологических режимов нами были применены фитоиндикационные шкалы Я.П. Дидуха (2011), а для биогеоценотической характеристики растительного покрова – экоморфы А.А. Бельгарда (1950). В пределах изученной катены наибольшей вариабельностью характеризуется режим азотного питания эдафотоп (CV=43,35%), тогда как режим влажности в меньшей степени вариабелен (CV=23,64%). В свою очередь, оценки варьирования гигротоп и трофотоп по А.А. Бельгарду указывает на соразмерный уровень варьирования этих режимов (22,66 и 25,09% соответственно). Полученные результаты свидетельствуют о важной роли не только режима влажности в организации сообществ живых организмов изучаемой территории, но и прочих экологических режимов.

Дискриминантный анализ позволил установить, что факторы, которые дифференцируют экологические условия для различных пробных площадей, имеют сложную природу. Так, ключевой аспект дифференциации чувствителен к уровню азотного питания эдафотоп и режиму переменности увлажнения (дискриминантная функция 1). Роль влажности как дифференцирующего фактора тесно переплетена с условиями минерального питания эдафотоп (дискриминантная функция 2). Важное значение имеют также градиенты аэрации (функция 3) и микроклиматических особенностей (функция 4). Эти градиенты, количественно выраженные как значения канонических осей, можно использовать как маркеры факторов среды, влияние которых может быть оценено на структуру и разнообразие метасообщества мезопедобионтов.

Наряду с фитоиндикацией для оценки экологических режимов может быть применена зооиндикация. Однако в методическом отношении этот подход гораздо меньше разработан. Из объективных обстоятельств такого положения дел следует указать значительно большую таксономическую и экологическую гетерогенность сообществ почвенных животных, не равную изученность различных таксонов. Сведения о экологических особенностях и индикативных свойствах почвенных животных крайне неполны. Экоморфический анализ животного населения почв является методическим решением для разработки зооиндикационного инструментария (Жуков, 2009).

Высокий уровень разнообразия делает сообщества мезопедобионтов важным источником информации о свойствах среды, в которых они обитают. Общее γ -разнообразие сообществ мезопедобионтов исследуемого полигона составляет 108 видов, а α -разнообразие – 5,25 видов. Общее β -разнообразие составляет 20,55 видов и может быть объяснено с помощью канонических переменных, которые были установлены при анализе растительного покрова в качестве маркеров наиболее существенных экологических градиентов. Все канонические переменные являются статистически значимыми предикторами β -разнообразия, однако их значимость несколько отлична от значимости в растительном покрове. Приоритет в определении β -разнообразия имеет каноническая переменная 1 (19,8% всей энтропии метасообщества мезопедобионтов), затем следует каноническая переменная 3 (7,7% энтропии), переменная 4 (6,0%) и переменная 2 (5,5%). Такой результат свидетельствует о специфичности той информации, которую может передать об экологической обстановке животное население почвы в сравнении с растительным покровом.

Для ординации сообществ мезопедобионтов была применена процедура многомерного шкалирования. Она предполагает различные варианты, нами было обосновано в качестве оптимального решения подход на основе метрики Брея-Куртиса с предварительной трансформацией данных по Хеллинджеру (Legendre, Gallagher, 2001). Проведенные расчеты свидетельствуют о том, что вариант многомерного шкалирования с шестью многомерными измерениями достаточен для точного отображения исходного массива данных о структуре сообщества мезопедобионтов. Установлено, что фитоиндикационные оценки экологических режимов являются статистически достоверными предикторами многомерных шкал, полученных при ординации сообществ мезопедобионтов. Это

результат позволяет нам содержательно интерпретировать природу выявленных трендов изменчивости сообществ мезопедобионтов. Измерение 1 в наибольшей степени может быть объяснено градиентом условий трофности эдафотопы, измерение 2 – влажностью, измерение 3 – режимом аэрации почвы, 4 – количеством карбонатов. Измерения 5 и 6 имеют сложную факторную природу, которую сложно интерпретировать содержательно.

Роль влажности и трофности эдафотопы вполне вписывается в существующие представления об организации сообществ мезопедобионтов (Жуков, 2006, 2007). Оценка экологических режимов с помощью фитоиндикационных шкал позволила установить значение аэрации и карбонатности почв в структурировании сообществ почвенных животных. Полученный результат делает обоснованным выделение новых экоморф почвенных животных – аэроморф и карбонатоморф.

Аэроморфы – экологическая группа, которая объединяет почвенных животных, предпочитающих подобные условия аэрации почвы. Аналогично классификации растений (по Дідух, 2012), мы выделяем аэрофилов, субаэрофилов, гемиаэрофилов и субаэрофилов.

Карбонатоморфы – экологическая группа, которая объединяет почвенных животных, предпочитающих подобные условия карбонатности почвы. Аналогично классификации растений (по Дідух, 2012), мы выделяем карбонатофилов, акарбонатофилов, гемикарбонатофилов, карбонатофилов и гиперкарбонатофилов.

ВЫВОД

Таким образом, классический катенарный подход для изучения ландшафтного и биогеоценотического разнообразия дополнен оценкой экологических режимов с помощью фитоиндикационного оценивания и экоморфического анализа растительного покрова. Выявленные ординаты экологических режимов выступают в качестве градиентов, в пространстве которых рассматривается варьирование структуры сообществ почвенных животных. Информационно ценные маркеры растительного покрова (фитоиндикационные шкалы и экоморфы) могут использоваться как обучающие переменные для оценки индикационных свойств животного населения почв. Экоморфы почвенных животных отражают основные аспекты структурной организации их сообществ и могут выступать в качестве информационно ценных индикаторов свойств и режимов почвы как среды обитания живых организмов.

ПЕРЕЧЕНЬ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бахнов В.К. Методологические и методические аспекты почвоведения / В.К. Бахнов, Г.П. Гамзиков, В.Б. Ильин и др. – Новосибирск, 1988. – 168 с.
- Бельгард А.А. Степное лесоведение / А. А. Бельгард // М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 С.
- Бельгард А.А. Лесная растительность юго-востока УССР / А. А. Бельгард // Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
- Бузук Г.Н. Регрессионный анализ в фитоиндикации (на примере экологических шкал Д.Н. Цыганова) / Г.Н. Бузук, О.В. Созинов // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. / Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск: Право и экономика, 2009. – Вып. 37. – С. 356–362.
- Воронов А.Г. Геоботаника / А.Г. Воронов – М.: Высшая школа, 1973. – 384 с.
- Высоцкий Г.Н. О гидроклиматическом значении лесов для России / Г.Н. Высоцкий – Избр. соч. – М.: АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 125–150.
- Геннадиев А.Н. Латеральная миграция вещества в почвах и почвенно-геохимические геокалены / А.Н. Геннадиев, Н.С. Касимов // Почвоведение. – 2004. № 12. – С. 1447–1461.
- Джеррард А.Дж. Почвы и формы рельефа / А.Дж. Джеррард – Л.: Недра. – 1984. – 208 с.
- Дідух Я.П. Основи біоіндикації / Я.П. Дідух. – К.: Наукова думка, 2012. – 344 с.
- Дідух Я.П. Етюдн фітоекولوії / Я.П. Дідух. – К.: Арістей, 2008. – 286 с.
- Жирков И.А. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса / И.А. Жирков. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – 453 с.
- Жуков А.В. Гипроморфы почвенных животных и их диагностическое значение для установления гипротопов / А.В. Жуков // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2006. – Вып. 6. – С. 113–130.
- Жуков А.В. Геостатистическое оценивание агрегатной структуры почвы как композитной переменной / А.В. Жуков, Е.В. Андруевич, Е.В. Лапко, В.О. Сиротина // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. – 2015. – № 3. – С. 101–121.
- Жуков О.В. Екоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О.В. Жуков // Д.: Вид-во «Свідлер А. А.». – 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.
- Жуков О.В. Екоморфи Бельгарда–Акімова та екологічні матриці / О.В. Жуков // Екологія та ноосферологія, 2010. – Т. 21, № 3–4. – С. 109–111.
- Жуков О.В. Трофоценоморфи ґрунтових тварин та їх діагностичне значення для встановлення трофотопів / О. В. Жуков // Вісник Донецького університету. – Серія А. Природничі науки. – 2007. – С. 277–291.
- Зауольнова Л.Б. Характеристика лесных фитокатен в подзвоне хвойно–широколиственных лесов / Л.Б. Зауольнова // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. – 2001. – Т. 106, вып. 5. – С. 43–51.
- Зауольнова Л.Б. Пространственная структура биогеоценотического лесного покрова / Л.Б. Зауольнова, Н.В. Лукина, Е.В. Тихонова // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Л.Б. Зауольнова, Т.Ю. Браславская (отв. ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. – 2010. – С. 10–19.
- Капрусь І.Я. Порівняльний аналіз фаун Collembola на території України / І.Я. Капрусь // Біологічні Студії. – 2011. – Том 5, №3. – С. 135–154
- Караваева Н.А. Заболачивание и эволюция почв / Н.А. Караваева – М.: Наука. – 1982. – 296 с.
- Катенин А.Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундры / А.Е. Катенин // Ботан. журн. – 1988. – Т. 73, №2. – С. 186–197.
- Козловский Ф.И. Теория и методы изучения почвенного покрова / Ф.И. Козловский. М.: ГЕОС, 2003. – 536 с.
- Константинов А.Р. Испарение в природе / А. Р. Константинов. – Л.: Гидрометеиздат. – 1968. – 532 с.
- Мазей Ю. А. Изменения сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль катен в лесостепной зоне / Ю.А. Мазей, Е. А. Ембулаева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. Экология. – 2015. – № 1 (9). – С. 98–114.
- Мордакович В.Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири / В.Г. Мордакович – Новосибирск: Наука, 1977. – 110 с.
- Мордакович В.Г. Степные катены / В.Г. Мордакович, Н.Г. Шатохина, А.А. Титлянова. – Новосибирск: Наука. – 1985. – 118 с.
- Мордакович В.Г. Зоологическая диагностика почв: императивы, предназначение и место в составе почвенной зоологии и почвоведения / В.Г. Мордакович // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74, № 6. – С. 463–471
- Разумовский С.М. Избранные труды / С.М. Разумовский. – сост. К.В. Киселева, О.Г. Чертов, Е.М. Веселова; под ред. и с предисл. К.В. Киселевой, О.Г. Чертова. – М.: КМК Scientific Press. – 1999. – 560 с.
- Разумовский С.М. Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений) / С.М. Разумовский. – М.: КМК Scientific Press. – 2011. – 722 с.
- Романовский М.Г. Продуктивность, устойчивость и биоразнообразие равнинных лесов европейской России / М.Г. Романовский. – М.: МГУЛ. – 2002. – 92 с.
- Урусевская И.С. Почвенные катены Нечерноземной зоны РСФСР / И.С. Урусевская // Почвоведение. – 1990. – №9. – С. 12–26.
- Фридланд В.М. Структура почвенного покрова / В.М. Фридланд. – М.: «Мысль», 1972. – 424 с.
- Штирц А.Д. Пространственная организация сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины [Текст] / А.Д. Штирц, Г.А. Задорожная, О.Н. Кунах, А.В. Жуков // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2013. — Т. XXI, вып. 1. – С. 49–60.
- Aitchison J. The statistical analysis of compositional data / J. Aitchison. – London. – Chapman and Hall. – 1986. – 416 p.
- Bushnell T.M. Some aspects of the soil catena concept / T.M. Bushnell // Soil Sci. Soc. Am. Proc. – 1942. – Vol. 7. – P. 466–476.
- Butler A. Statistical methods for environmental risk assessment. Compositional data module / A. Butler, S. Bierman G. Marion. Biomathematics and Statistics Scotland, The University of Edinburgh, James Clerk Maxwell Building, The King's Buildings, Edinburgh EH9 3JZ. – 2005. (<http://www.bioss.ac.uk/staff.html>).
- Didukh Ya.P. River valleys as the object of ecological and geobotanical research / Ya.P. Didukh, O.O. Chusova, I.A. Olshevska, Yu.V. Polishchuk // Ukr. Bot. J. – 2015. – Vol. 72(5). – P. 415–430.
- Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya.P. Didukh. – Kyiv: Phytosociocentre, 2011. – 176 p.
- Egozcue J.J. Groups of parts and their balances in compositional data analysis / J.J. Egozcue, V. Pawlowsky-Glahn // Mathematical Geology. – 2005. – Vol. 37. – P. 795–828.
- Egozcue J.J. Isometric logratio transformations for compositional data analysis / J.J. Egozcue, V. Pawlowsky-Glahn, G. Mateu-Figueras, C. Barcelo-Vidal // Mathematical Geology. – 2003. – Vol. 35(3). – P. 279–300.

- Hole F.D. Suggested terminology for describing soils as three-dimensional bodies / F.D. Hole // *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* – 1953. – Vol. 17. – P. 131–135.
- Legendre P. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data / P. Legendre, E.D. Gallagher // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 129. – P. 271–280.
- Marcon E. Entropart: An R Package to Measure and Partition Diversity / E. Marcon, B. Herault // *Journal of Statistical Software*. – 2015. – Vol. 67(8). – P. 1–26. <doi:10.18637/jss.v067.i08>
- Milne G. Some suggested units for classification and mapping, particularly for East African soils / G. Milne // *Soil Research*. – 1935. – Vol. 4. – P. 183–198.
- 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>.
- Parent L. Compositional analysis for an unbiased measure of soil aggregation / L. Parent, C. de Almeida, A. Hernandez, J.J. Egozcue, C. Gülsler, M.A. Bolinder, T. Kätterer, O. Andrén, S.E. Parent, F. Ancil, J.F. Centurion, W. Natale // *Geoderma*. – 2012. – Vol. 179–180. – P. 123–131.
- Pearson K. Mathematical contributions to the theory of evolution. On a form of spurious correlation which may arise when indices are used in the measurement of organs / K. Pearson // *Proceedings of the Royal Society of London*. – 1896. – LX. – P. 489–502.
- Thomas C.W. Log-ratios and geochemical discrimination of Scottish Dalradian limestones: a case study / C.W. Thomas, J. Aitchison // Buccianti, A., Mateu-Figueras, G., Pawlowsky-Glahn, V. (Editors). *Compositional data analysis in the geosciences: from theory to practice*. Geological Society, London, Special Publication. – 2006. – Vol. 264. – P. 25–41.
- Yaalon D.H. Soil-Forming Processes in Time and Space / D.H. Yaalon. // *Paleopedology: Origin, Nature and Dating of Paleosols*. Israel University Press, Jerusalem, Israel. – 1971. – P. 29–39.
- Zhukov A. Spatial heterogeneity of mechanical impedance of a typical chernozem: the ecological approach / A. Zhukov, G. Zadorozhnaya // *Ekologia (Bratislava)*. – 2016. – Vol. 35, No. 3. – P. 263–278.

REFERENCES

- Aitchison, J. (1986). *The statistical analysis of compositional data*. London: Chapman and Hall.
- Ammer, S., Weber, K., Abs, C., Ammer, C., Prietzel, J. (2006). Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands. *Appl. Soil Ecol*, 33, 10–21.
- Bahnov, V.K., Gamsikov, G.P., Ilin, V.B. (1988). *Methodological and methodic aspects of the pedology*. Novosibirsk (in Russian).
- Belgard, A.L. (1950). *Forest vegetation of South-East part of the USSR*. Kiev: Kiev State University (in Russian).
- Belgard, A.L. (1971). *Steppe Forestry*. Moscow: Forest Industry (in Russian).
- Bushnell, T.M. (1942). Some aspects of the soil catena concept. *Soil Sci. Soc. Am. Proc*, 466–476.
- Butler, A., Bierman, S., Marion G. (2005). Statistical methods for environmental risk assessment. Compositional data module. *Biomathematics and Statistics Scotland*, The University of Edinburgh, James Clerk Maxwell Building, The King's Buildings, Edinburgh EH9 3JZ.. (<http://www.bioss.ac.uk/staff.html>).
- Buzuk, G.N., Sozinov, O.V. (2009). Regression analysis in the bioindication. *Botany*. Minsk: Pravo i ekonomika (in Russian).
- Diduh, Y.P. (2008). *Etudes of the phytocology*. Kyiv: Apistey (in Ukrainian).
- Diduh, Y.P. (2012). *The principles of the bioindication*. Kyiv: Naukova dumka (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P. (2011). *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre.
- Didukh, Ya.P., Chusova, O.O., Olshevska, I.A., Polishchuk, Yu.V. (2015). River valleys as the object of ecological and geobotanical research. *Ukr. Bot. J.*, 415–430.
- Egozcue, J.J., Pawlowsky-Glahn, V. (2005). Groups of parts and their balances in compositional data analysis. *Mathematical Geology*, 37, 795–828.
- Egozcue, J.J., Pawlowsky-Glahn, V., Mateu-Figueras, G., Barcel'ó-Vidal, C. (2003). Isometric logratio transformations for compositional data analysis. *Mathematical Geology*, 35(3) 279–300.
- Eric Marcon, Bruno Herault (2015). entropart: An R Package to Measure and Partition Diversity. *Journal of Statistical Software*, 67(8), 1–26. doi:10.18637/jss.v067.i08
- Fridland, V.M. (1972). *Structure of the soil cover*. Moscow: Misl (in Russian).
- Gennadiev, A.N., Kasimov, N.S. (2004). Lateral migration of the substances and soil and geochemical catenas. *Soil Science*, 12, 1447–1461 (in Russian).
- Gerard, A.G. (1984). *Soils of forms of relief*. Leningrad: Nedra (in Russian).
- Hole, F.D. (1953). Suggested terminology for describing soils as three-dimensional bodies. *Soil Sci. Soc. Am. Proc*, 17, 131–135.
- Kaprus, I.Y. (2011). Comparative analysis of the Collembola faunas within Ukraine territory. *Studia Biologica*, 5(3), 135–154 (in Ukrainian).
- Karavaeva, N.A. (1982). *Water logging and soil evolution*. Moscow: Nauka (in Russian).

- Katenin, A.E. (1988). The classification of the uneven territory units of the plant cover as an example tundra vegetation. *Botanical Journal*, 73(2), 186–197.
- Konstantinov, A.P. (1968). *Evaporation in the nature*. Leningrad: Gidrometeoizdat (in Russian).
- Kozlovsky, F.I. (2003). *Theory and methods of the soil cover investigation*. Moscow: GEOS (in Russian).
- Legendre, P., Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species. *Oecologia*, 271–280.
- Mazey, Y.A., Embulaeva, E.A. (2015). Soil testacea community changes along catenas in foreststeppe zone. *University proceedings. Volga region. Natural Science. Ecology*, 1(9), 98–114 (in Russian).
- Milne, G. (1935). Some suggested units for classification and mapping, particularly for East African soils. *Soil Research*, 4, 183–198.
- Mordkovich, V.G. (1977). *Zoological diagnostics of the soil in forest steppe and steppe zones of the Sibiria*. Novosibirsk: Nauka (in Russian).
- Mordkovich, V.G. (2013). Zoological diagnostic of the soils: imperatives, function and place in the soil science and pedology. *Journal of General Biology*, 74(6), 463–471 (in Russian).
- Mordkovich, V.G., Shatohina, N.G., Titlanova, A.A. (1985). *Steppe catenas*. Novosibirsk: Nauka (in Russian).
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P. (2011). *Community Ecology Package*. R package version 2.0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Parent, L., de Almeida, C.X., Hernandez, A., Egozcue, J.J., Gülsér, C., Bolinder, M.A., Kätterer, T., Andrén, O., Parent, S.E., Antil, F., Centurion, J.F., Natale, W. (2012). Compositional analysis for an unbiased measure of soil aggregation. *Geoderma*, 179–190, 123–131.
- Pearson, K. (1896). Mathematical contributions to the theory of evolution. On a form of spurious correlation which may arise when indices are used in the measurement of organs. *Proceedings of the Royal Society of London*, LX, 489–502.
- Rasumovsky, S.M. (1999). *Selected writings*. Moscow: KMK Scientific Press (in Russian).
- Rasumovsky, S.M. (2011). *Works in the fields of ecology and biogeography*. Moscow: KMK Scientific Press (in Russian).
- Romanovsky, M.G. (2002). *Productivity, stability and biological diversity of plateau forests of the european Russia*. Moscow: MGUL (in Russian).
- Shtirtz, A.D., Zadorozhnaya, G.A., Zhukov A.V. (2013). Spatial organization of oribatid mites community (Acari: Oribatida) in soil of an agricultural field in conditions of steppe zone of Ukraine. *The Kharkov Entomol. Soc. Gaz.*, XXI, 1, 49–60 (in Russian).
- Thomas, C.W., Aitchison, J. (2006). *Log-ratios and geochemical discrimination of Scottish Dalradian limestones: a case study*. Compositional data analysis in the geosciences: from theory to practice. Geological Society, London, Special Publication, 264, 25–41.
- Urusevskaya, I.S. (1990). Soil catenas of the Non-Black Soil Zone of the RSFSR. *Soil Science*, 9, 12–26 (in Russian).
- Voronov, A.G. (1973). *Geobotany*. Moscow: Vyschaya shola (in Russian).
- Vosotsky, G.N. (1960). *About hydroclimatic value of the forest for the Russia*. Selected writings. Moscow: Academy press (in Russian).
- Yaalon, D.H. (1971). *Soil-Forming Processes in Time and Space*. Paleopedology: Origin, Nature and Dating of Paleosols. Israel University Press, Jerusalem, Israel.
- Zaugolnova, L.B. (2001). Characteristic of the forest phytocatenas in subzone of the coniferous-broadleaves forests. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*, 106(5), 43–51 (in Russian).
- Zaugolnova, L.B. (2010). *Spatial structure of the biogeocoenotic soil cover*. Methodical approaches for ecological assessment of the forest cover in small river basin. Moscow: KMK Scientific Press, 10–19 (in Russian).
- Zhirkov, I.A. (2010). *Life on the bottom. Bio-geography and bio-ecology of the bentos*. Moscow: KMK Scientific Press (in Russian).
- Zhukov, A.V. (2006). Hygromorphes of the soil animals and their purpose for hygrotopes assessment. *The problems of the ecology and natura conservation of the technogenic region*, 6, 113–130 (in Russian).
- Zhukov, A.V. (2007). Soil animal trophocoenomorphes and their diagnostic importance for gygrotops indicating. *Visnyk of Donetsk University. A. Natural Science*, 277–291 (in Russian).
- Zhukov, A.V. (2010). Belgard – Akimov's ecomorphes and ecological matrix. *Ecology and Noospherology*, 21(3–4), 109–111 (in Ukrainian).
- Zhukov, A.V., Kunakh, O.N., Pahomov, A.Y. (2007). *Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Earthworms (Lumbricidae)*. Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Zhukov, A., Zadorozhnaya, G. (2016). Spatial heterogeneity of mechanical impedance of a typical chernozem: the ecological approach. *Ekológia (Bratislava)*, 263–278.
- Zhukov, A.V., Andrushevich, K.V., Lapko, K.V., Sirotina, V.O. (2015). Geostatistical estimation of soil aggregate structure as a composite variable. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University*, 5(3), 101–121 (in Russian).
- Zhukov, O.V. (2006). *The ecomorphic analysis of the soil animals consortia*. Dnipropetrovsk: Svidler press.