

Міністерство освіти і науки України
Мелітопольський державний педагогічний університет
імені Богдана Хмельницького

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

БУДАКОВА ВІКТОРІЯ СЕРГІЇВНА

УДК 634.0.15 + 631.4.

ДИСЕРТАЦІЯ
ЕКОМОРФІЧНА СТРУКТУРА
УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ
ЗЕЛЕНИХ НАСАДЖЕНЬ ЗАГАЛЬНОГО КОРИСТУВАННЯ

Спеціальність 091 – Біологія

Галузь знань 09 – Біологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____ Будакова В.С.

(підпис, ініціали та прізвище здобувача)

Науковий керівник: Жуков Олександр Вікторович,
доктор біологічних наук, професор

Запоріжжя – 2023

АНОТАЦІЯ

Будакова В.С. Екоморфична структура угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – біологія. – Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, Запоріжжя, 2023.

У міській екосистемі зелені насадження загального користування надають широкий комплекс екосистемних сервісів, таких як очищення води і повітря, зменшення швидкості вітру та звукового забруднення, секвестрація вуглецю, регуляція мікроклімату, створюють умови для підтримання біологічного різноманіття, забезпечують умову соціального та психологічного добробуту мешканців міста. Ґрунти відіграють фундаментальну роль в забезпеченні численних життєво важливих екосистемних сервісів. Важливість ґрунту в забезпеченні екосистемних сервісів в містах набуває дедалі більшого визнання. Ґрунтова фауна є одним з ключових екологічних регуляторів в екосистемах. Макрофауна є однією з найрізноманітніших компонент біоти в ґрунті. Вона залишається дуже численною навіть після інтенсивного антропогенного впливу і включає багато важливих функціональних груп, званих екосистемними інженерами. Збереження біорізноманіття ґрунту визнано важливим для підтримки екологічних процесів, таких як розкладання органічної речовини і формування ґрунту. Ці послуги особливо необхідні в міському середовищі, де ґрунтова біота здатна поліпшити якість довкілля за рахунок деградації забруднюючих речовин і зменшення поверхневого стоку води завдяки розвитку і збереженню структури ґрунту. Однак міське біорізноманіття зазнає впливу як ряду природних процесів, так і антропогенної діяльності, що ускладнює визначення загальної його стратегії збереження. Антропогенний вплив може різко змінювати відносну чисельність ґрунтових тварин в угрупованні, які належать до різних функціональних груп або володіють різними

функціональними ознаками. Ознаковий підхід дозволяє виявити більш тонкі відмінності, які не виявляються при оцінці чисельності та таксономічного різноманіття ґрунтової фауни. Останні часто використовуються в якості індикаторів різних порушень, але не завжди здатні вказати на причини змін. Системи з високим різноманіттям, якою є ґрунтова фауна, не можуть порівнюватися за кількістю видів, оскільки існують таксони, які легко замінюють один одного після збурень. На відміну від цього, підхід, заснований на ознаках, фактично моделює кількість екологічних ніш, які існують в екосистемі, оскільки всі таксони одного виду об'єднуються і аналізуються як єдине ціле. Таким чином, ознаковий підхід є більш тонким інструментом для відстеження не завжди помітних змін в угрупованні. Ознаковий підхід є одним з найбільш популярних індикаторів біорізноманіття та функціональних реакцій як на антропогенні збурення, так і на природні градієнти. У вітчизняній традиції функціональні групи, або так звані ознаковий підхід, розвивався відповідно до екоморфічної парадигми О. Л. Бельгарда. Таким чином, вивчення функціонального і екоморфічної структури ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування є важливим для виявлення природних і антропогенних трендів в міському середовищі.

Метою роботи є встановити закономірності просторової організації угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування в містах Дніпро та Мелітополь. В роботі встановлені таксономічне різноманіття угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування, надана екоморфічну характеристику угрупованням ґрунтової макрофауни, за допомогою екоморфічного аналізу оцінено роль ґрунтових безхребетних в ґрунтотворних процесах, оцінено роль факторів навколишнього середовища у формуванні екоморфічної структури ґрунтової макрофауни, розрізнено природні та антропогенні тренди мінливості організації ґрунтової макрофауни в умовах рекреаційного навантаження, оцінено роль рекреаційного навантаження на ґрунтову макрофауну в техноземах, які знаходяться в паркових насадженнях,

встановлені маркери сприятливих та екстремальних умов для існування ґрунтової макрофауни в технозомах за умов рекреаційного навантаження.

Об'єкт дослідження є угруповання ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування в містах Дніпро та Мелітополь. Предметом вивчення є просторове варіювання екоморфічної організації угруповань ґрунтової макрофауни за умов рекреаційного навантаження. Дослідження проводились у зелених насадженнях загального користування в місті Дніпро (Ботанічний сад Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара) та у місті Мелітополь (міський комунальний парк Новоолександрівський) протягом 2018–2020 років. Було досліджено 4 експериментальних полігонів (по два у кожному місті). Кожний полігон представляв собою сукупність пробних 105 точок, які були зібрані уздовж 7 трансект, розміщених паралельно, по 15 пробних точок в кожній трансекті. Між найближчими трансектами відстань була 3 метри та 3 метри була відстань між найближчими точками відбору проб в трансекті. Таким чином, точки відбору проб представляють собою регулярну сітку з лагом 3 метри розміром 7×15 точок відбору проб (24×45 метрів). У кожній точці експериментальних полігонів були зроблені ґрунтово-зоологічні проби для збору ґрунтової макрофауни, проведено вимірювання температури, електропровідності, вологості та твердості ґрунту, потужності підстилки та висоти травостою. Облік ґрунтової макрофауни було здійснено у 420 ґрунтово-зоологічних пробах, в яких було знайдено 7689 екземплярів ґрунтових тварин. Приналежність ґрунтових тварин до екоморф була визначена або уточнена нами на основі літературних даних. Ординацію угруповань тварин здійснено за допомогою ОМІ- та RLQ-процедур.

В роботі уперше встановлена екоморфічна структура угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування, визначені тренди трансформації угруповань ґрунтової макрофауни, які обумовлені природними градієнтами та рекреаційним навантаженням, встановлені особливості екоморфічної структури ґрунтової макрофауни техноземів за умов

рекреаційного навантаження. Удосконалено та доповнено відомості про показники видового та таксономічного різноманіття угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування міст Дніпро та Мелітополь. Уточнені екоморфічні характеристики видів ґрунтової макрофауни (додані ідентифікації карбонатofilів та аерофілів). Набула подальшого розвитку концепція екоморфічної організації екосистем О. Л. Бельгарда.

В результаті роботи у досліджених екосистемах в межах зелених насаджень загального користування м. Дніпро та Мелітополь виявлено 53 видів ґрунтової макрофауни з 48 родів та 32 родин, 13 порядків, 7 класів та 3 типів. У ценоморфічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни переважають сильванти, у трофічній структурі переважають сапрофаги та хижаки, у топоморфічній структурі переважають епігейні форми. Гігроморфічне різноманіття ценоморф забезпечує стійкість перебігу різних типів кругообігу речовин та потоку енергії за різних умов вологості середовища. В угрупованні переважають мезофіли. Показано, що трофоценоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни індикує високий рівень родючості ґрунтів, у межах яких розміщені зелені насадження загального користування. В угрупованні переважають тварини, які переміщуються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, а також аерофіли та субаерофіли. Переважання аероморф, які чутливі до забезпечення повітрям для дихання, свідчить про задовільний повітряний режим в ґрунті зелених насаджень загального користування. Доведено, що в угрупованні ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування найбільш представлені карбонатofilи. Це вказує на високий рівень забезпечення ґрунту сполуками кальцію, що є важливою умовою структуроутворення та формування водостійкої агрегатної структури. У поєднанні з відомостями про трофічну структуру, це свідчить про сприятливі умови для утворення гумусу та підтримання родючості ґрунту. Встановлено, що між факторами навколишнього середовища в зелених насадженнях загального користування, структурою угруповання ґрунтової макрофауни і його екоморфічною організацією існує зв'язок. Екоморфічний

аспект структури угруповання ґрунтової макрофауни є більш чутливим до рекреаційного навантаження, ніж розподіл екологічних ніш між видами в екологічному просторі. Це вказує на те, що перебудови екоморфічної структури угруповання є умовою стійкості його організації. Одержані свідчення того, що природна варіабельність ґрунтових умов в зелених насадженнях загального користування проявляє себе на рівні ґрунтової макрофауни у зміні співвідношення ксерофілів, фітофагів, карбонатofilів з одного боку та пратантів, палюдантів та гіперкарбонатofilів – з іншого. Менший рівень рекреаційного навантаження є сприятливим для сапрофагів та акарбонатofilів. До високого рівня рекреаційного навантаження толерантними є зоофаги, геміаерофоби та мегатрофи. Найбільш трансформовані рекреаційні ділянки випадково заселяються представниками різних екологічних груп. Доведено, що варіювання екологічних режимів техноземів у зоні рекреації обумовлено суперпозицією строкатості, яка виникла внаслідок особливостей технології створення техноземів та рекреаційного навантаження. Конструктивні особливості технозему, які проявляють себе через варіабельність твердості в горизонтальному та вертикальному напрямку, призводять до значної диференціації тваринного населення ґрунту. Знайдено, що маркерами локацій зі сприятливими ґрунтовими умовами в техноземах за умов рекреаційного навантаження є ендегейні мезофіли, мезотрофоценоморфи, тварини, які здатні формувати ґрунтові ходи та переміщуються зі зміною товщини тіла. Локації з екстремальними умовами маркуються епігейними ксерофілами різноманітного ценотичного складу. Локації з меншим рівнем рекреаційного навантаження маркуються сапрофагами, з більшим – зоофагами, оліготрофоценоморфами, які рухаються використовуючи існуючу шаруватість ґрунту або підстилкі.

Ключові слова: біологічне різноманіття, екосистемні сервіси, ґрунтові тварини, рекреація, ординація угруповань, екологічна структура

SUMMARY

Budakova V.S. Ecomorphic structure of soil macrofauna communities of public green spaces. – Qualification scientific work on the right of manuscript.

Dissertation for the scientific degree of Doctor of Philosophy in the specialty 091 – Biology. – Bogdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Zaporizhzhia, 2023.

In the urban ecosystem, green habitats provide a wide range of ecosystem services such as water and air purification, - reducing wind speed and noise pollution, carbon sequestration, microclimate regulation, create conditions for sustaining biodiversity, provide the conditions for the social and psychological well-being of the citizens of the city. Grounds play a fundamental role in providing numerous vital ecosystem services. The importance of land in providing ecosystem services in cities is much more recognizable. Ground fauna is one of the key ecosystem regulators. Macrofauna is one of the most diverse components of the biota on the ground. It remains very numerous even after intense anthropogenic influence and includes many important functional groups called ecosystem engineers. The preservation of soil biodiversity is recognised as important for supporting ecological processes such as the degradation of organic matter and soil formation. These services are particularly needed in the urban environment, – where soil biota can improve the quality of the environment by degrading pollutants and reducing surface water by developing and maintaining soil structure. However, urban biodiversity is influenced both by a series of natural processes and by anthropogenic activity, which makes it difficult to define its overall conservation strategy. Anthropogenic impact can dramatically change the relative number of soil animals in a group that belong to different functional groups or have different functional characteristics. The characteristic approach allows to reveal more subtle differences which are not revealed at an estimation of number and taxonomic diversity of soil fauna. The latter are often used as indicators of various violations, but are not always able to indicate the causes of change. Systems with a high diversity, such as soil fauna, cannot be compared in number of species, as there

are taxa that easily replace each other after disturbances. In contrast, the trait-based approach actually simulates the number of ecological niches that exist in an ecosystem, as all taxa of the same species are combined and analyzed as a whole. So, the sign approach is a more subtle tool for tracking not always noticeable changes in the group. The sign approach is one of the most popular indicators of biodiversity and functional responses to both anthropogenic disturbances and natural gradients. In the domestic tradition, functional groups, or the so-called feature approach, developed in accordance with the ecomorphic paradigm of OL Belgard. Thus, the study of the functional and ecomorphic structure of the soil macrofauna of public green spaces is important for the identification of natural and anthropogenic trends in the urban environment. In the domestic tradition, functional groups, or the so-called feature approach, developed in accordance with the ecomorphic paradigm of OL Belgard. Thus, the study of the functional and ecomorphic structure of the soil macrofauna of public green spaces is important for the identification of natural and anthropogenic trends in the urban environment. In the domestic tradition, functional groups, or the so-called feature approach, developed in accordance with the ecomorphic paradigm of OL Belgard. Thus, the study of the functional and ecomorphic structure of the soil macrofauna of public green spaces is important for the identification of natural and anthropogenic trends in the urban environment.

The purpose of this work is to establish the laws of the spatial organisation of groundwater macrophones in the cities of Dnipro and Melitopol. There's a taxonomic diversity of groupings of ground-based green seed macrophones, The ecological characteristics of groupings of soil macrophones are evaluated by ecological analysis to assess the role of soil-free spineless in soil processes; The role of environmental factors in shaping the ecomorphic structure of the ground macrophane has been assessed, different natural and anthropogenic trends in the variability of the groundmicrophone organisation under recreational loading conditions, The role of recreational loading on ground macrophones in parked technologies has been assessed, the establishment of favourable and extreme markers for the existence of ground macrophones in technology under recreational loading conditions.

The object of the study is the grouping of the ground-based green microphone of general use in the cities of Dnipro and Melitopol. The purpose of the study is the spatial variation of the eco-morphic organisation of groundwater macrophones under recreational loading conditions. Research was carried out in the green community in the city of Dnipro (the Botanical Garden of the National University of Dnipro named Olé Gonchar) and in the city of Melitopol (Municipal Park Novoleksandrijski) for 2018-2020. Four experimental polygons were studied (two in each city). Each polygon represented a set of 105 test points that were collected along 7 transects parallel to 15 test points in each transect. The distance between the nearest transits was 3 meters and 3 meters was the distance between the nearest sampling points in the transit. So the sampling points represent a regular grid of 3 meters in size 7×15 sampling points (24×45 meters). At each point of the experimental polygons, ground-zoological tests were done to collect the ground-microphone, measured temperature, electricity, The moisture and hardness of the soil, the strength of the substrate and the height of the grass. The area of the ground macrophane was taken in 420 soil-zoological samples, which found 7689 samples of soil animals. Ground animal ownership was determined or determined by literature. Animal groupings are authorised using OMI and RLQ procedures.

For the first time the ecomorphic structure of soil macrofauna groups of public green plantations is established, the trends of transformation of soil macrofauna groups, which are caused by natural gradients and recreational load, are determined, the peculiarities of ecomorphic structure of soil macrofauna conditions are established. The information on the indicators of species and taxonomic diversity of groups of soil macrofauna of green plantations of public use of the cities of Dnipro and Melitopol has been improved and supplemented. Ecomorphic characteristics of soil macrofauna species have been clarified (identifications of carbonate-lobes and aerophiles have been added). The concept of ecomorphic organization of ecosystems by OL Belgard was further developed.

As a result of working in ecosystems surveyed within green habitats, the Dniopio and Melitopol found 53 species of ground macrophones of 48 species and 32

families, 13 rows, 7 classes and 3 types. In the cenomorphic structure, groundmicrophone groups are predominantly reinforced, trophic structures are predominantly saprophagus and predators, The topographic structure is dominated by epigenic forms. The geographic diversity of cenomorphs ensures the stability of the flow of different types of circulating materials and the flow of energy under different conditions of environmental moisture. Mesophiles are predominant in groups. It has been shown that the triphotenomorphic grouping structure of the ground macrophone indicates a high level of soil fertility within which the green habitats of general use are located. The group includes animals that move through the existing soil density as well as airplanes and suberophiles. Examination of airborne airborne susceptible to airborne respiration indicates satisfactory airborne mode on the ground of green general usage. It has been shown that the most represented carbonates are found in the groundwork of the green seed macrophones. This indicates a high level of soil supply with calcium compounds, which is an important precondition for the creation and formation of a hydrostatic aggregate structure. Together with information about the tropical structure, this suggests favourable conditions for creating rubber and supporting soil fertility. It was found that among environmental factors in green habitats, The grouping structure of the ground macrophone and its eco-morphic organisation is linked. The ecomorphic aspect of the grouping structure of soil macrofauna is more sensitive to recreational load than the distribution of ecological niches between species in ecological space. This indicates that the restructuring of the ecomorphic structure of the group is a condition for the stability of its organization. Evidence has been obtained that the natural variability of soil conditions in public green areas manifests itself at the level of soil macrofauna in the change of the ratio of xerophiles, phytophages, carbonatephiles on the one hand and protants, paludants and hypercarbonatophiles on the other. A lower level of recreational load is favorable for saprophages and acarbonate. Zoophages, hemiaerophobes and megatrophs are tolerant to high levels of recreational activity. The most transformed recreational areas are accidentally inhabited by representatives of different ecological groups. It is proved that the variation of ecological regimes of techno-soils in the recreation zone

is caused by the superposition of variegation, which arose due to the peculiarities of the technology of techno-soil creation and recreational load. The constructive features of the technology that manifest themselves through the variability of hardness in the horizontal and vertical direction, - lead to a significant differentiation of the animal population of the soil. It was found that markers of locations with good ground conditions in technology for recreational loading are endogenous mesophiles, mesotrophocenomorphs, animals, - capable of forming ground movements and moving with changes in body thickness. Locations with extreme conditions are marked by epigenic cherophiles of a variety of cenotic compounds. Less recreational loading locations are labeled with saprophages, with larger zoophages, oligotrophenomorphs, - which move using the existing layer of the ground or sub-table.

Key words: biodiversity, ecosystem services, ground animals, recreation, grouping, ecological structure

Список публікацій здобувача в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

У виданнях, які включені до наукометричних баз Web of Science та Scopus

1. Budakova, V. S., Yorkina, N. V., Telyuk, P. M., Umerova, A. K., Kunakh, O. M., & Zhukov, O. V. (2021). Impact of recreational transformation of soil physical properties on micromolluscs in an urban park. *Biosystems Diversity*, 29(2), 78–87. doi:10.15421/01211 (**Web of Science, Scopus, категорія «А»**)
(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
2. Zhukov, O., Yorkina, N., Budakova, V., and Kunakh, O. (2021). Terrain and tree stand effect on the spatial variation of the soil penetration resistance in Urban Park. *International Journal of Environmental Studies*, 1–17.
<https://doi.org/10.1080/00207233.2021.1932368> (**Web of Science, Scopus**)
(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання

літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

3. Zhukova, Y. O., Yorkina, N. V., Budakova, V. S., & Kunakh, O. M. (2020). The small-scale variation of herb-layer community structure in a riparian mixed forest. *Biosystems Diversity*, 28(4), 390–398. doi:10.15421/012050 (**Web of Science, Scopus, категорія «А»**) *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
4. Zymarioieva, A., Fedoniuk, T., Yorkina, N., Budakova, V., & Melnychuk, T. (2021). Ecomorphic structure transformation of soil macrofauna amid recreational impact. *Scientific Horizons*, 24(7), 30-45. 10.48077/scihor.24(7).2021.30-45 (**Scopus**) *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

Публікації у наукових фахових виданнях України

5. Yorkina, N. V., Kunakh, O. M., & Budakova, V. S. (2019). Ecological niche packing and spatial organisation of the urban park macrofauna community. *Agrology*, 2(4), 209–218. doi: 10.32819/019030 *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
6. Yorkina, N., & Budakova, V. (2020). The hemeroby of soil macrofauna: spatial-ecological transformation of the community at the ecosystem level. *Agrology*, 3(2), 104-121. <https://doi.org/10.32819/020014> *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
7. Yorkina, N. V., Teluk, P., Umerova, A., Budakova, V. S., Zhaley, O.A., Ivanchenko, K.O., Zhukov, O. V. (2021). Assessment of the recreational transformation of the grass cover of public green spaces. *Agrology*, 4(1),

- 10–20. doi: 10.32819/021002 (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
8. Teluk, P., Yorkina, N. V., Umerova, A., Budakova, V. S., Nydion, N. M., Zhukov, O. V. (2020). Estimation of the level of recreational transformation of public green spaces by indicators of soil penetration resistance. *Agrology*, 3(4), 171–180. DOI: <https://doi.org/10.32819/020020> (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
9. Kunakh, O.M., Yorkina, N. V., Budakova, V. S., Zhukova, Y. O. (2021). An ecomorphic approach to assessing the biodiversity of soil macrofauna communities in urban parks. *Agrology*, 4(3), 114–130. doi: 10.32819/021015 (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

Список публікацій які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

10. Budakova, V. S. (2019). Ecomorphic aspect of the soil macrofauna community spatial organization of the green spaces. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали X Міжнародної наукової конференції “Zoocenosis–2019.”. Дніпро, 18–19.11.2019 р., Ліра, 20.
11. Будакова, В. С. (2021). Використання ІКТ при дослідженні екоморфічного аспекту просторової організації ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування. Збірник наукових праць II Міжнародної науково-практичної конференції «Інформаційні технології в освіті та науці», 12, 27–29.
12. Budakova, V. S. (2021). Biodiversity of soil macrofauna communities in urban parks. *Zoocenosis–2021. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems. XI International Conference*. Dnipro, Ukraine, 10–12 November 2021. 63–64.

ЗМІСТ

Вступ.....	16
Розділ 1. Екоморфи ґрунтових безхребетних (аналітичний огляд літератури).	22
1.1. Біоекологічні особливості зелених насаджень загального користування як середовище існування біоти.....	22
1.2. Упаковка екологічних ніш та просторова організація угруповань макрофауни міського парку	26
1.3. Гемеробія ґрунтової макрофауни: просторово-екологічна трансформація угруповання на рівні екосистеми.....	29
1.4. Екоморфічний підхід для характеристики біорізноманіття	31
Розділ 2. Матеріал та методи дослідження.....	44
2.1. Характеристика експериментальних полігонів.....	44
2.2. Оцінка властивостей середовища	50
2.3. Кількісна оцінка рекреаційного навантаження	52
Розділ 3. Еколого-біологічна характеристика видів ґрунтової макрофауни	55
3.1. Таксономічна структура ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування міст Дніпро та Мелітополь	55
3.2. Екоморфічна характеристика видів макрофауни.....	62
3.3. Екоморфічна структура ґрунтової макрофауни	88
Висновки за розділом	98
Розділ 4. Екоморфічні особливості видів ґрунтової макрофауни та ординація угруповань.....	100
4.1. Угруповання ґрунтової макрофауни за умов високого рівня рекреаційного навантаження	100
4.2. Угруповання ґрунтової макрофауни за умов помірного рівня рекреаційного навантаження	120
4.3. Значення екоморф для пояснення просторового варіювання угруповання ґрунтової макрофауни	137

Висновки за розділом	153
Розділ 5. Вплив рекреації на ґрунтову макрофауну техноземів	154
5.1. Просторова організація угруповання макрофауни технозему в межах міського парку	154
5.2. Просторово-екологічна трансформація угруповання на рівні екосистеми	172
5.3. Екоморфічний аспект трансформації угруповань ґрунтової макрофауни в умовах рекреації	189
Висновки за розділом	197
Висновки.....	199
Література.....	201
Додаток 1	254

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. У міській екосистемі зелені насадження загального користування надають широкий комплекс екосистемних сервісів, таких як очищення води і повітря, зменшення швидкості вітру та звукового забруднення, секвестрація вуглецю, регуляція мікроклімату, створюють умови для підтримання біологічного різноманіття, забезпечують умову соціального та психологічного добробуту мешканців міста [1]. Ґрунти відіграють фундаментальну роль в забезпеченні численних життєво важливих екосистемних сервісів [2–5]. Важливість ґрунту в забезпеченні екосистемних сервісів в містах набуває дедалі більшого визнання [6–9]. Ґрунтова фауна є одним з ключових екологічних регуляторів в екосистемах [10]. Макрофауна є однією з найрізноманітніших компонент біоти в ґрунті [11]. Вона залишається дуже численною навіть після інтенсивного антропогенного впливу і включає багато важливих функціональних груп, званих екосистемними інженерами [12]. Збереження біорізноманіття ґрунту визнано важливим для підтримки екологічних процесів, таких як розкладання органічної речовини і формування ґрунту [13]. Ці послуги особливо необхідні в міському середовищі, де ґрунтова біота здатна поліпшити якість довкілля за рахунок деградації забруднюючих речовин і зменшення поверхневого стоку води завдяки розвитку і збереженню структури ґрунту. Однак міське біорізноманіття зазнає впливу як ряду природних процесів, так і антропогенної діяльності, що ускладнює визначення загальної його стратегії збереження [14,15]. Антропогенний вплив може різко змінювати відносну чисельність ґрунтових тварин в угрупованні, які належать до різних функціональних груп або володіють різними функціональними ознаками [16,17]. Ознаковий підхід (*Trait approach*) дозволяє виявити більш тонкі відмінності, які не виявляються при оцінці чисельності та таксономічного різноманіття ґрунтової фауни [18]. Останні часто використовуються в якості індикаторів різних порушень, але не завжди здатні вказати на причини змін. Системи з високим різноманіттям, якою є ґрунтова фауна, не можуть порівнюватися за кількістю видів, оскільки існують таксони, які легко

замінюють один одного після збурень [19,20]. На відміну від цього, підхід, заснований на ознаках, фактично моделює кількість екологічних ніш, які існують в екосистемі, оскільки всі таксони одного виду об'єднуються і аналізуються як єдине ціле [21–23]. Таким чином, ознаковий підхід є більш тонким інструментом для відстеження не завжди помітних змін в угрупованні. Ознаковий підхід є одним з найбільш популярних індикаторів біорізноманіття та функціональних реакцій як на антропогенні збурення, так і на природні градієнти. У вітчизняній традиції функціональні групи, або так звані ознаковий підхід, розвивався відповідно до екоморфічної парадигми О. Л. Бельгарда [24–29]. Таким чином, вивчення функціонального і екоморфічної структури ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування є важливим для виявлення природних і антропогенних трендів в міському середовищі.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами й темами.

Дисертаційна робота виконана в 2018–2021 рр. у руслі наукової програми кафедри ботаніки та садово-паркового господарства Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького як частина державних науково-дослідних тем: «Антропогенна динаміка та біорізноманіття екосистем Північного Приазов'я (діагностика, моніторинг, соціально-екологічний аспект)» (ДР № 0116U006755, 2016–2018 рр.), «Біологічні системи природних та антропогенних територій півдня України (сучасний стан, управління та оптимізація)» (№ ДР 0119U101383, 2019–2021 рр.).

Мета і завдання дослідження. Метою роботи є встановити закономірності просторової організації угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування в містах Дніпро та Мелітополь.

Для реалізації зазначеної мети передбачається виконання таких завдань:

– встановити таксономічне різноманіття угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування;

- надати екоморфічну характеристику угрупованням ґрунтової макрофауни;
- за допомогою екоморфічного аналізу оцінити роль ґрунтових безхребетних в ґрунтотворних процесах;
- оцінити роль факторів навколишнього середовища у формуванні екоморфічної структури ґрунтової макрофауни;
- розрізнити природні та антропогенні тренди мінливості організації ґрунтової макрофауни в умовах рекреаційного навантаження;
- оцінити роль рекреаційного навантаження на ґрунтову макрофауну в техноземах, які знаходяться в паркових насадженнях;
- встановити маркери сприятливих та екстремальних умов для існування ґрунтової макрофауни в техноземах за умов рекреаційного навантаження.

Об'єкт дослідження. Угруповання ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування в містах Дніпро та Мелітополь.

Предмет вивчення. Просторове варіювання екоморфічної організації угруповань ґрунтової макрофауни за умов рекреаційного навантаження.

Методи дослідження. Дослідження проводились у зелених насадженнях загального користування в місті Дніпро (Ботанічний сад Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара) та у місті Мелітополь (міський комунальний парк Новоолександрівський) протягом 2018–2020 років. Було досліджено 4 експериментальних полігонів (по два у кожному місті). Кожний полігон представляв собою сукупність пробних 105 точок, які були зібрані уздовж 7 трансект, розміщених паралельно, по 15 пробних точок в кожній трансекті. Між найближчими трансектами відстань була 3 метри та 3 метри була відстань між найближчими точками відбору проб в трансекті. Таким чином, точки відбору проб представляють собою регулярну сітку з лагом 3 метри розміром 7×15 точок відбору проб (24×45 метрів). У кожній точці експериментальних полігонів були зроблені ґрунтово-зоологічні проби для збору ґрунтової макрофауни, проведено вимірювання температури, електропровідності, вологості та твердості ґрунту, потужності підстилки та

висоти травостою. Облік ґрунтової макрофауни було здійснено у 420 ґрунтово-зоологічних пробах, в яких було знайдено 7689 екземплярів ґрунтових тварин. Приналежність ґрунтових тварин до екоморф була визначена або уточнена нами на основі літературних даних [24,26,30–34]. Ординацію угруповань тварин здійснено за допомогою ОМІ- та RLQ-процедур [35–40]. Для статистичних розрахунків ми застосовували відповідні процедури для Statistica (StatSoft Inc., <http://www.statsoft.com>) або R (version 3.5.2; R Core Team, 2019).

Наукова новизна отриманих результатів.

Уперше:

- встановлена екоморфічна структура угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування;
- визначені тренди трансформації угруповань ґрунтової макрофауни, які обумовлені природними градієнтами та рекреаційним навантаженням;
- встановлені особливості екоморфічної структури ґрунтової макрофауни техноземів за умов рекреаційного навантаження.

Удосконалено та доповнено:

- відомості про показники видового та таксономічного різноманіття угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування міст Дніпро та Мелітополь;
- уточнені екоморфічні характеристики видів ґрунтової макрофауни (додані ідентифікації карбонатofilів та аерофілів).

Набули подальшого розвитку:

- концепція екоморфічної організації екосистем О. Л. Бельгарда [28].

Практичне значення отриманих результатів. Одержані результати створюють основи для розробки ефективних заходів охорони біологічного різноманіття в межах екологічного простору міст. У роботі доведено, що екоморфічний підхід є інформаційно цінним інструментом для індикації трансформації угруповань ґрунтової макрофауни під впливом антропогенного навантаження. Результати роботи можуть застосовуватися в процедурах оцінки

впливу на довкілля та оптимізації простору зелених насаджень загального користування.

Особистий внесок здобувача. Авторка дисертації безпосередньо планувала дослідження, провела аналіз сучасної наукової літератури, брала участь у зборі польових експериментальних матеріалів, лабораторному їх опрацюванні, особисто складала схеми, виконала аналіз та обробку отриманих наукових результатів, брала участь в апробації результатів та підготовці матеріалів до друку в наукових виданнях. Концептуальні рішення та обґрунтування нового напрямку досліджень, які знайшли своє відображення у висновках, науковій новизні та практичних рекомендаціях, є науковим результатом авторки дисертації.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертаційної роботи та результати досліджень доповідались і обговорювалися на щорічних засіданнях кафедри ботаніки та садово-паркового господарства; на науково-практичних конференціях професорсько-викладацького складу Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького (Мелітополь, 2018–2022 рр.); на X Міжнародній науковій конференції “Zoocenosis–2019”, м. Дніпро, 18–19 листопада 2019 р., на II Міжнародній науково-практичній конференції «Інформаційні технології в освіті та науці» (м. Мелітополь, 2021 р.), на XI Міжнародній науковій конференції “Zoocenosis–2021”, м. Дніпро, 10–12 листопада 2021 р.

Публікації. Основні матеріали дисертаційної роботи опубліковані в 12 наукових працях, із них 3 – у виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз Web of Science або Scopus з яких 3 – що входять до переліку «А» фахових, 4 – наукові статті, 3 – матеріали наукових конференцій. Індекс Гірша – 4.

Структура та обсяг роботи. Дисертаційна робота викладена на 299 сторінках комп’ютерного тексту й складається зі вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних джерел і 6 додатків. Вона містить 15 таблиць і 65

рисунків. Список літературних посилань містить 559 джерел, 481 з яких – англійською мовою.

РОЗДІЛ 1.**ЕКОМОРФИ ҐРУНТОВИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ
(АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)****1.1. БІОЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЗЕЛЕНИХ НАСАДЖЕНЬ
ЗАГАЛЬНОГО КОРИСТУВАННЯ ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ БІОТИ**

Найважливішим компонентом урбоекосистем є зелені насадження загального користування. Зелені насадження виконують такі екосистемні послуги, як забезпечувальні, регулюючі, культурні та підтримуючі. Забезпечувальна послуга сприяє формуванню екологічних ніш міської біоти і забезпечує стійкість екосистем та збереження біорізноманіття [41,42]. Ландшафтно-рекреаційні території є осередками природного середовища в урбанізованих системах і задовольняють зростаючі потреби людей в спілкуванні з природою [43]. У 2006 році були прийняті «Правила утримання зелених насаджень у населених пунктах України» які визначають правові та організаційні засади озеленення населених пунктів, що спрямовані на забезпечення сприятливих умов життєдіяльності людини. Здійснення екосистемних послуг зеленими насадженнями залежить від їх взаємодії з інженерною містобудівною інфраструктурою, атмосферою, водою та ґрунтом [44–46]. Важливе значення має регулювання якісних та кількісних параметрів абіотичного середовища на прийнятному екологічно безпечному рівні [47]. В урбосистемі велику увагу приділяють рослинному покриву, як природному так і штучно створеному [48], але значно менше досліджене значення ґрунтового покриву міських систем [49].

У результаті рекреаційного навантаження відбувається дигресія зелених насаджень. Стадії дигресії характеризують динаміку стану лісових екосистем внаслідок рекреаційного впливу. Головними маркерами дигресії є витоптування лісової підстилки, ущільнення ґрунту, знищення підросту, пошкодження дерев, зміна лісових трав'янистих видів на лучні [50]. Витоптування властиве всім

видам лісової рекреації [51]. Але зменшити його негативний вплив на лісові насадження можна шляхом проведення комплексу лісівничих та організаційно-технічних заходів. Оцінку рівня рекреаційного витоптування здійснюють за такими показниками, як кількість різного характеру стежок, стан трав'янистого покриву, підстилки та рівень ущільнення верхнього ґрунтового шару [52–54]. Рослинний покрив найбільш чутливий до впливу рекреації. Зміни його параметрів відбуваються вже при переході до II стадії дигресії екосистеми. Тип лісової підстилки змінюється на III та IV етапах дигресії, а статистично значуще зниження її запасів відбувається на V етапі. Щільність верхнього шару мінерального ґрунту статистично зростає на 0.24–0.28 г/см³ при досить сильному рекреаційному впливі на IV та V етапах дигресії [55]. З припиненням дії витоптування відбувається зворотний процес, аж до повного відновлення лісового покриву. Інтенсивність витоптування оцінюється з допомогою коефіцієнта витоптування (коефіцієнта рекреації) – відношення витоптаного площі до загальної площі ділянки, виражене в відсотках [49,52].

Слід відзначити, що показники, які системно характеризують стан лісових екосистем не є придатними повною мірою для характеристики зелених насаджень загального користування в межах міста. Видовий склад насаджень, їх екологічна структура, особливості функціонування проектують та створюються штучно, тому індикатори природної динаміки екосистем за умов антропогенного впливу не можуть бути використані для оцінки стану екосистем, які від початку створенні як штучні природно-антропогенні утворення. Тому розробка підходів для оцінки рівня рекреаційної трансформації зелених насаджень загального користування є актуальною науковою на прикладною проблемою [49].

Однією з головних складових екологічної науки є фітоценологія. Її об'єктом є рослинні угруповання (фітоценози), їх структура, внутрішні взаємозв'язки, зв'язок зі зовнішнім середовищем, розвиток у просторі й у часі, шляхи використання й перетворення енергії [41,42]. Трав'яні фітоценози в помірному поясі включають три основні типи – степи, луки й трав'яні болота.

Лучні й степові угруповання мають досить багату видову і біоморфну різноманітність, складну структуру. Стає очевидним, що поліпшити навколишнє середовище без вирішення проблем озеленення неможливо. У зв'язку з цим значно більше приділяється уваги аналізу багатосторонніх процесів, що перебігають у різних компонентах штучних та природних насаджень під впливом людини [44–46]. Вивчення урбофітоценозів пов'язане з тим, що вони є значною частиною автотрофного блока екосистем, відіграють важливу роль у підтримці стабільності міського середовища, перешкоджаючи ерозії порушених земель та утримуючи у своєму складі цінні лікарські й рідкісні види. Рослинність антропогенної флори широко використовується для індикації стану навколишнього середовища, його моніторингу та оптимізації [47]. Сьогодні є вельми актуальним застосування екологічного принципу дослідження рослинності через призму зростання її у місцях з підвищеним техногенним тиском [48]. Рекреаційний тиск призводить до трансформації рослинного покриву міста. Найбільш чутливими компонентами лісових насаджень до дії рекреації є мертвий рослинний опад, верхні шари ґрунту, трав'яний ярус та підріст [50]. Очевидно, що стан трав'яного ярусу паркових насаджень визначається як природними чинниками, так і антропогенним впливом [56].

Гемеробність – це стійкість рослин та їх реакція на антропогенний вплив. У такому контексті виділяють дві основні категорії рослин [57–59]. Гемерофіли – види, що позитивно реагують на антропогенне втручання й збільшують свою кількість за його присутності [60]. Гемерофоби – види з різко негативною реакцією на дію антропогенного фактора (Klausnitzer, 1983; Klausnitzer & Richter, 1983; Klausnitzer, 1987, 1993). Використовують і більш детальну класифікацію [65], яка включає певні категорії. Агемеробні види – нестійкі до впливу дії фактора урбанізації. Часто це лісові й болотні види, які з різних причин зовсім не пристосовані до життя в міських умовах. Олігогемеробні види – слабо стійкі. Мезогемеробні види – помірно стійкі, витримують екстенсивний антропогенний вплив. Інтенсивний антропогенний вплив здатні

витримувати β -еугемеробні види [56]. У свою чергу α -еугемеробні види мешкають на луках, які вдобрюються або в сильно деградованих лісах та польові бур'яни. Полігемеробні види є типовими рудеральними рослинами, а метагемеробні види живуть у цілком порушених місцеперебуваннях [56,66–68].

Деревні рослини на урбанізованих територіях можуть зростати у складі різного роду зелених насаджень – у дворах, серед житлової забудови, на вулицях і магістралях, у скверах, садах і парках, у лісопарках і в так званих міських лісах [69–72]. Об'єктами урболісознавства є лісові угруповання (природні або штучні), в яких установилися певні відношення між складовими їхніми компонентами. Ліси на урбанізованих територіях виконують найрізноманітніші функції: природоохоронні, санітарно-гігієнічні й рекреаційні [73–76]. Лісові насадження здійснюють позитивний вплив на атмосферу й клімат міста. Вони здатні змінювати температуру повітря, освітленість, швидкості вітру й ін. Зрозуміло, цей вплив тим значніше, чим краще схоронність насаджень [56,66,74,77].

Температурний режим повітря в лісі більш комфортний для людини [78]. Спостереження показали, що на рівні 150 см від поверхні землі температура повітря на безлісній ділянці завжди була вище на 2–4 °С, ніж під пологом насадження. Листя випаровують вологу, підвищують вологість повітря, що особливо значимо в сухі й жаркі дні. Збільшення вологості повітря на 15% сприймається людиною як зниження температури повітря на 3,5 °С (Gatto et al., 2020). У лісі знижується швидкість вітру [80]. У середині лісового масиву, вже на відстані 30–50 м від узлісся, швидкість вітру знижується до 30–40%, на відстані 120–240 м панує повний штиль, особливо якщо в насадженні є підлісок [81]. Улітку, за безхмарної і тихої погоди, в смузі контакту міста й сусідніх зелених насаджень нерідко виникає так званий бриз – місцевий вітерець, спрямований удень із лісу в бік міських будов, а вночі – у протилежну, сторону (Li et al., 2016). Він здатний на кілька градусів знижувати температуру повітря. Причина його виникнення – різниця теплового режиму лісу й міської забудови. У результаті цього руху відбуваються очищення й зволоження повітря в місті,

що також сприяє поліпшенню екологічної обстановки [56,66,83,84].

Міські зелені насадження й приміські ліси відіграють важливу, хоча й не вирішальну роль в підтримці стабільності газового складу атмосфери [85]. Кількість оксиду вуглецю, яку поглинає зелена маса, та кількість кисню, який нею виділяється, залежать від стану насадження, його віку, породного складу, повноти та ряду інших факторів (Arshad et al., 2020). Зелені насадження слугують надійним фільтром, що очищає повітря від пилу [87]. У лісі пилові частки осідають на стовбурах і гілках, на поверхні листя, прилипають до смолистих виділень. Ефективність пиловловлення визначається структурою насаджень та їх породним складом. Велике значення має листова поверхня. Пилу затримується більше на листках шорсткуватих, опушених або клейких, ніж на гладких, а тим більше – на хвої. Дрібні листки звичайно краще вловлюють пил, ніж великі. Листки складної конфігурації очищають повітря ефективніше. У середньому 1 га лісу може затримувати від 30 до 70 т пилу. Багатоярусні насадження ефективніше одноярусних, листяні ліси ефективніші за хвойні, але хвойні породи зберігають свої функції по уловленню пилу цілорічно [56,66,88].

Розробка підходів до оцінки рівня рекреаційної трансформації трав'яного покриву в межах зелених насаджень загального користування з урахуванням природної строкатості екологічних режимів є актуальною науковою та прикладною проблемою [56].

1.2. УПАКОВКА ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ ТА ПРОСТОРОВА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАНЬ МАКРОФАУНИ МІСЬКОГО ПАРКУ

Оцінка властивостей місцеперебувань є необхідною умовою для прогнозу впливу пертурбацій на угруповання живих організмів і для ідентифікації властивостей навколишнього середовища, які є важливими для охорони різноманіття та підтримки функцій екосистем [89]. Відмінності композиції видів в угрупованні та варіабельність реакції на умови навколишнього

середовища є ключовою перешкодою для розробки моделі місцеперебувань, яка могла б бути застосована до різних видів у різних екосистемах [90–92]. Функціональна класифікація тварин, у якій види, що характеризуються спільністю екологічних особливостей, поєднуються разом, представляє альтернативу індивідуальним моделям вид–навколишнє середовище та може дозволити обійти зазначену перешкоду [93–96]. Групи видів, що мають загальні екологічні властивості формують операційні одиниці, які реагують на фактори навколишнього середовища більш передбачувано, ніж окремі види, значно збільшуючи прогностичну здатність моделі місцеперебувань порівняно з моделями, які створені для таких рівнів таксономічної ієрархії, як вид [97,98]. Об'єднання видів відповідно до їх екологічних особливостей є також способом ідентифікації функціональних груп видів для оцінки ключових функцій екосистеми, що є найважливішим кроком для з'ясування функціональної різноманітності усередині та між екосистем [99–101]. Гіпотеза фільтрації місцеперебувань припускає, що види, що мають подібні екологічні потреби, формують функціональні групи, які займають подібні місцеперебування [102–105]. Об'єднання видів за такими ознаками, як морфологія або поведінка, є одним зі способів спростити вивчення різноманітних у видовому відношенні угруповань [106–108].

Взаємини між видовими особливостями та властивостями навколишнього середовища звичайно оцінюються опосередковано за допомогою двохкрокового аналізу [108]. По-перше, чисельність видів пов'язується з умовами навколишнього середовища, а реакція видів на мінливість властивостей середовища співвідноситься потім з біологічними або фізіологічними особливостями видів [35,109–111]. Аналіз RQL дозволяє співвіднести екологічні особливості видів з умовами навколишнього середовища [112]. Цей аналіз досліджує спільну структуру між трьох таблиць даних: *R*-таблиця (містить змінні навколишнього середовища), *Q*-таблиця (містить видові особливості) і *L*-таблиця (чисельність видів) [112–114]. *L*-таблиця виконує функцію зв'язку між таблицями *R* і *Q* і вимірює інтенсивність

зв'язку між ними. Безпосередньо перед аналізом, проводяться три окремі аналізи. Аналіз відповідностей застосовується для L -таблиці, у результаті чого одержують оптимальну кореляційну структуру між сайтами та вагами чисельності видів. Ординація таблиць R і Q виконується за допомогою аналізу головних компонентів. Таким чином, RQL виконує аналіз коінерції крос-матриць R , Q і L . Цей аналіз максимізує коваріацію між вагами досліджуваних сайтів з урахуванням властивостей навколишнього середовища, виражених таблицею R , і вагами видів з урахуванням їх екологічних властивостей, виражених таблицею Q [115]. У результаті може бути отримана краща спільна комбінація ординації сайтів по їхніх характеристиках навколишнього середовища, ординації видів по їх властивостях і одночасно ординація видів і сайтів [116]. RQL-аналіз поєднує три окремі ординаційні рішення з максимізацією коваріації між особливостями видів і властивостями навколишнього середовища за допомогою аналізу коінерції [22]. Далі, ієрархічний кластерний аналіз ваг видів по двом RQL-осям за методом Варда дозволяє виділити функціональні групи [115,117]. Оптимальну кількість груп можна одержати за допомогою критерію Калінського [118]. Кластери показують розподіл видів у просторі особливостей видів – тобто у екологічному просторі [108,115].

Тваринне населення ґрунтів є надійним індикатором спрямованості біогеоценотичних процесів [119]. Це положення слушне й для штучних ґрунтоподібних конструкцій – техноземів. Недоліки конструкції даного технозему чітко діагностуються по особливостях просторової організації угруповання макрофауни [15,120,121]. Процедура RLQ-аналізу дозволяє оцінити взаємозв'язок трьох найважливіших характеристик ґрунтової екосистеми: едафічних факторів, видового різноманіття і його екоморфної структури [122]. Екоморфи відбивають особливості адаптації тварин до різних аспектів біогеоценотичного оточення [26,31,120,123]. У конкретному угрупованні спостерігається сполучена мінливість екоморф, що відкриває можливість надати об'ємну характеристику його екоморфної організації [108].

1.3. ГЕМЕРОБІЯ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ: ПРОСТОРОВО-ЕКОЛОГІЧНА ТРАНСФОРМАЦІЯ УГРУПОВАННЯ НА РІВНІ ЕКОСИСТЕМИ

Гемеробія є інтегрованим показником для оцінки антропогенного впливу на екологічні системи [124–126]. Інтенсивність або частота техногенних порушень довкілля визначає особливості антропогенного впливу на угруповання живих організмів [127]. Концепція гемеробії була сформульована для відображення трансформації екосистем у контексті рудерально-урбаністичного градієнту від природних до повністю антропогенних оселищ [128]. Гемеробія має складний характер і відображає різноманітні механізми впливу на екосистеми. Урбанізація є формою порушень довкілля та проявляє себе у різних аспектах [129]. Так, у рудерально-урбаністичному градієнті збільшується кількість та густина людського населення [130]. Інтенсивність урбанізації також проявляє себе через збільшення щільності доріг [131], збільшення площ зі штучним покриттям та брукованими поверхнями [132,133] та через зростання забруднення повітря та ґрунтів [134,135]. Міські лісові насадження штучного або природного походження постійно піддаються підвищеній температурі, знаходяться в умовах підвищеної концентрації в атмосфері двоокису вуглецю, зазнають впливу сполук азоту та озону [77]. Є думка, що стан міських ґрунтів, особливо в міських парках та зелених зонах, здатний безпосередньо впливати на здоров'я людини [136]. Сполуки азоту (N) [137–141], вміст важких металів у ґрунті [142] та в рослинах [143], та швидкість розкладання лісової підстилки та органічних решток [144–146] значно змінюються у рудерально-урбаністичному градієнті [147–149].

Міська флора та рослинність чутливо реагують на техногенні порушення [15,150,151]. Гемеробія часто використовується для оцінки порушень у різних типах рослинності [58,152–158]. Однак ця концепція дуже рідко застосовувалась для оцінки впливу на тварин [157,159,160]. Слід зазначити, що роль тварин в оцінці антропогенного впливу на екологічні системи добре

відома. Види тварин конкретно реагують на порушення навколишнього середовища завдяки своїй природній історії та екології [161]. Видоспецифічні екологічні ознаки можна вважати сильними предикторами чутливості до порушень довкілля [149,162]. Рівень природності вказує на відстань екосистеми від первинного природного стану [163], у той час як гемеробія вимірює ступінь антропогенного порушення екосистеми. Серед підходів, які зараз застосовуються для кількісної оцінки впливу на довкілля землекористування, концепція гемеробії є найбільш результативною з точки зору практичності методу та якості висновків [164]. Поняття природності, або чистоти, екосистеми розглядалося як еталонний стандарт оцінки впливу діяльності людини на ландшафт. Для оцінки ландшафту, уявлення про гемеробію за своїм змістом розглядається як зворотне до концепції природності [128,163,165–167]. Гемеробію можна розглядати як сукупність впливів порушень на компоненти екологічних систем [152]. Гемеробію можна чітко визначити, оцінивши видовий склад будь-якого типу середовища існування [156]. Порівняно з генералістами, спеціалізовані види можуть демонструвати різну реакцію на антропогенний вплив [168–173]. Класифікація на класи гемеробії добре відображає складність використання земель [149,164].

Гіпотеза конвергенції міських екосистем (UECH) припускає, що урбанізація з часом приводить структуру та функцію місцевих екосистем до єдиного стану незалежно від клімату та інших місцевих екологічних факторів та режимів [149,174–176]. Ця гіпотеза передбачає, що ґрунтові особливості та особливості ґрунтової біоти будуть більш схожими на порушених та керованих ґрунтах, ніж на оригінальних природних ґрунтах. Ця схожість властивостей міського ґрунту пояснюється конвергенцією ґрунотвірних факторів у міському середовищі [177,178]. Гіпотеза конвергенції міської екосистеми була перевірена в кількох дослідженнях [149,176,178,179]. Гомогенізацію міських угруповань дослідили на прикладі мікробів [178,180], рослин [181,182], рослин та птахів [183], птахів [184], сухопутних птахів, прісноводних риб, наземних ссавців, рослин та прісноводних рептилій та земноводних [185] та комах [186,187].

1.4. ЕКОМОРФІЧНИЙ ПІДХІД ХАРАКТЕРИСТИКИ БІОРІЗНОМАНІТТЯ

В екології існує дві альтернативні точки зору на природу екологічних угруповань: континуалізм та структуралізм [188]. В рамках континуалізма відповідь організму на дію екологічних факторів розглядається як видоспецифічна особливість, які у цілому описується дзвіноподібною кривою [189]. Звідси закономірний висновок, що живі організми є індикаторами властивостей середовища. Це стало основою для створення великої кількості індикаторних шкал. Одну з перших таких шкал створив основоположник континуалізма Л. Раменський [190]. Інші фітоіндикаційні шкали відрізняються роздільною здатністю, переліком властивостей середовища, який індикується та аспектом кривої відгуку виду на дію екологічного чинника: чи то є зона оптимуму, на основі оцінок якої проводиться індикація шкалами Елленберга [189,191], або це є діапазон фактора, в межах якого може вид існувати, як це передбачено в діапазональних шкалах Циганова [192] або Дідуха [193].

Концепція біотопу [194–196] є теоретичною основою біоіндикації [191]. Концепція передбачає, що біоценоз [197] зазнає впливу фізичних властивостей середовища [198–200]. У свою чергу, сукупність біотопу і біоценозу представляє собою екосистему [201–204].

У рамках структуралізму для пояснення організації угруповання фактори середовища відходять на другий план, а на перший висуваються внутрісистемні взаємодії, що призводить до того, що спостережувана границя між біотичними угрупованнями пояснюються як така, що має ендегенну природу. Найбільш ортодоксальною гілкою структуралізму є біогеоценологія Сукачова [205–207]. Останнім часом конфлікт між континуалізмом і структуралізмом набув форми конкуренції між теорією екологічної ніші [208] і теорією нейтрального різноманітності [209–212]. Конструктивним наслідком цього протистояння є пом'якшення проблеми, а саме відхід від постановки питання, що одне з альтернативних уявлень є єдино вірним, а інше – помилковим. Рішення переходить в площину з'ясування питання про те, за яких обставин одна з точок

зору пояснює більше коло спостережуваних фактів, ніж інша, а за яких обставин пріоритет переходить до конкуруючої точки зору [191,213].

Біогеоценоз є сукупність біоценозу і ектопа [205]. Термін ектоп був запропонований Г. Н. Висоцьким [214], проте у англomовній літературі його авторами вважають Соренсена [202] або Тенслі [203]. Ектоп є найменша цілісна одиниця земної поверхні, яка характеризується однорідністю, щонайменше, однієї з властивостей геосфери: атмосфери, рослинності, ґрунтового покриву, гірських порід, вод тощо за умов неекстремального варіювання інших властивостей [215]. Л. Г. Раменський [216] поряд з ектопом (місцеперебування – оселище), який визначається прямодіючими факторами – режимами (тепловий, світловий, аерації, поживний, реакції ґрунтів, сольовий), виділяє і ентопій (місцеположення), який визначається непрямими топологічними умовами. В традиції біогеоценології ектоп включає в себе кліматоп і едафотоп. У свою чергу кліматоп складається з геліотопа і термотопа, а едафотоп – з гігротопа і трофотопу [205]. В. Н. Сукачов [206] розглядає біотоп як зоологічний еквівалент ботанічного терміна ектоп. Проте, історія і практика використання цих термінів дозволяє їх інтерпретувати як еквівалент абіотичних властивостей середовища в рамках континуалізму (біотоп – складова частина безрозмірного поняття екосистема) і абіотичних властивостей середовища, перетворених біотою (ектоп – складова частина біогеоценозу як екосистеми в межах фітоценозу) в рамках структуралізму [191].

Біогеоценози – елементарні одиниці організації біосфери, що виділяються при вивченні живої природи на основі комплексного підходу [191]. Це складна єдність живих організмів та їх середовища, внутрішньо обумовлена цілісністю якої ґрунтується на тісних взаємних зв'язках і взаємодіях живих і косних матеріальних тіл, що його складають. Вивчення природи і глибини взаємодій між живими і косними компонентами біогеоценозу – центральна проблема біогеоценології, основи якої як науки закладені В.В. Докучаєвим [217], В.М. Сукачовим [218,219], В. І. Вернадським [220] та О.Л. Бельгардом [27,28]. Взаємозв'язки можуть бути прямими і складно опосередкованими, облігатними

і факультативними, матеріально-енергетичними та інформаційними. Всі взаємодії дуже динамічні [221–223]. Суттєві в одні моменти і при якихось поєднаннях вони можуть відсунутися на задній план, чи стати менш важливими при інших поєднаннях [224]. Зміни зв'язків компонентів біогеоценозу в часі можуть бути коливальними і короткочасними, викликати легко оборотні і легко затухаючі зміни як окремих компонентів, так і систем в цілому, а можуть бути стійко векторизовані і тоді вести до незворотних змін у стані і роботі біогеоценотичних систем [225,226]. Звідси важливість дослідження і оцінки всіх зв'язків, у всій різноманітності їх станів і режимів [227–229].

Зв'язки між компонентами біогеоценозу визначають його структурно-функціональну організацію. Основними структурними компонентами біогеоценозу за В.М. Сукачовим [218,219] є фітоценоз, зооценоз, мікробоценоз, що у своїй єдності утворюють біоценоз, а також кліматоп та едафотоп, які формують екотоп (рис. 1).

В кінці 40-х років минулого століття О. Л. Бельград [28] створив типологію лісів степової зони України, яка є яскравим прикладом результативності застосування принципів біогеоценології і в цьому сенсі дану концепцію, безумовно, слід визнати структуралістською. Типологія була доповнена системою екоморф рослин. Відповідно до уявлень О. Л. Бельгарда, екоморфа розкриває взаємозв'язок організмів і середовища і відображає ступінь їх пристосування до найбільш важливих елементів біогеоценозу. Терміну екоморфа віддано перевагу з тієї причини, що під життєвою формою зазвичай розуміються адаптації, які знаходять своє вираження в зовнішньому вигляді рослини, тоді як адаптації не до всіх структурних елементів біогеоценозу мають фізіономічний прояв.

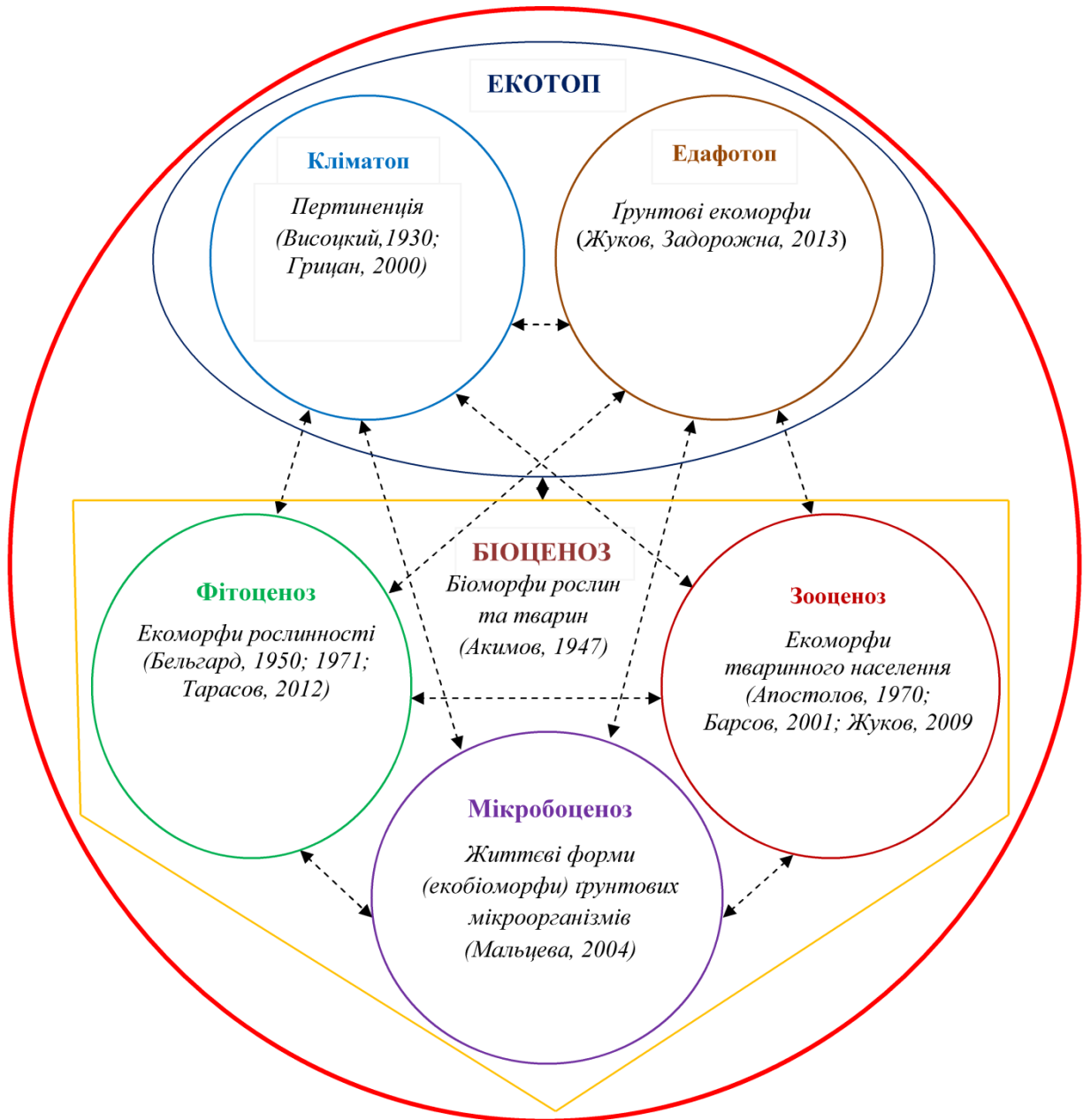


Рис. 1.1. Структура біогеоценоза за Сукачовим (1942) та концепції, які розкривають організацію складових частин біогеоценоза: кліматоп – концепція пертиненції [230,231], едафотоп – концепція ґрунтових екоморф [232,233], біоценоз – концепція біоморф рослин та тварин [234], фітоценоз – концепція екоморф рослинності [27,28,235], зооценоз – концепція екоморф наземних та ґрунтових тварин [24,26,32,236,237].

Серед регулюючих механізмів біогеоценозу основне значення мають внутрішньовидові та міжвидові взаємовідносини рослин, обумовлені

трофічними залежностями і трансформацією умов навколишнього середовища [238–240]. На думку В.Р. Вільямса [241], фактори життя зелених рослин потрібно розбити на дві групи: світло і тепло – чинники космічні, вода і їжа – фактори земні. О. Л. Бельгард [28], розробляючи принципи екологічного аналізу рослинного покриву, розглядав екотопу як сукупність кліматопу і едатопу (або едафотоп). Кліматоп розділяється їм на термотоп і геліотоп (космічні фактори), едатоп – на трофотоп і гігротоп (земні чинники).

Для аналізу прояву і значущості екологічних факторів у фітоценології, слідом за Л.Г. Раменським [190], утвердилася традиція визначення екологічних режимів на основі реакції самих видів рослин (в силу зміни їх присутності і кількості). Рослини в даному випадку відіграють роль своєрідних фітомерів, інтегруючи своєю реакцією вплив прямих факторів середовища (тобто безпосередніх властивостей геотопів) [123,242–245]. Подібні оцінки виступають в якості характеристик прямих факторів середовища. Такий підхід ґрунтується на тому, що характеристика екотопу представлена набором екологічних режимів за основними факторами середовища (водозабезпеченості, кислотності, трофності, освітленості, температурного режиму тощо). Взаємозв'язок рослинних організмів і середовища розкриває робоча схема основних екоморф. На її основі О.Л. Бельгардом [28,29] запропонований метод екоморфічного аналізу видового складу фітоценозу, який, на думку багатьох дослідників, є найбільш інтегрованим і точним методом діагностування форм динаміки рослинності та середовища існування [30,235,246,247]. Цей аналіз розкриває просторову сторону явища і відповідає на питання: на якій підставі та чи інша життєва форма мешкає в даних умовах [36,248,249]. При розробці методу О. Л. Бельгард використовував життєві форми Раункієра (1918) у якості кліматоморф: фанерофіти, хамефіти, гемікриптофіти, криптофіти (геофіти, гідрофіти), терофіти, епіфіти і додатково ввів такі екоморфи, як ценоморфи (сільванти, степанти, пратанти, палюданти, галофіти, рудеранти), термоморфи і геліоморфи (космічні фактори В. Р. Вільямса), трофоморфи і гігрморфи (наземні чинники В. Р. Вільямса). Таким чином, робоча схема екоморф з'ясовує

ступінь пристосування, адаптації окремих видів рослин до найбільш важливих елементів біогеоценозу: до фітоценозу в цілому (ценоморфи) і до кожного з структурних елементів екотопу (термотопу, геліотопу, трофотопу, гігротопу) окремо. Екоморфами називають пристосування видів до біоценозу в цілому і до кожного з його структурних елементів, які також можуть проявляти себе в морфо-анатомічних особливостях живих організмів [26,31,233].

Ценоморфа рослин виділена поряд з пристосуваннями до найбільш істотних факторів середовища – клімату (клімаморфи), режиму освітлення (геліоморфи), термічного режиму (термоморфи), до ґрунтової родючості (трофоморфи) і до режиму вологості (гігроморфи). Межі градацій відповідних факторів визначаються внутрішньою цілісністю таких категорій, як тип лісу, який по-суті є еквівалентним поняттю тип біогеоценозу. Н. М. Матвєєвим [250] ці градації запропоновано представляти в бальному вигляді і використовувати в цілях фітоіндикації відповідних факторів середовища. Однак О. Л. Бельгард розробив систему екоморф насамперед для оцінки стану біогеоценозу в цілому. Спектри гігроморф, трофоморф, клімаморф, термоморф, геліоморф в межах конкретної ценоморфи ілюструють ідею про те, що в умовах варіювання властивостей середовища біогеоценоз може зберігати свою цілісність та ідентичність. Тому спроби інтерпретувати ценоморфи як інструмент фітоіндикації біотопів [25] дещо не відповідає призначенню цієї концепції і природі екологічних груп, які позначаються цим терміном [191].

Для різних компонентів біогеоценозу проблема системи екоморф вирішена по-різному. Тварини окремо від рослин не існують, тому в системі О.Л. Бельгарда підкреслюється відсутність рівноцінності фіто- і зоокомпонентів ценозу, а біоценозом вважають фітоценоз із тваринним населенням [28]. Однак слід зауважити, що тварини – це складний, різноманітний та динамічний компонент біоценотичних систем за своїми внутрішніми та зовнішніми зв'язками [240,251–253]. М.П. Акімов розширив коло використання поняття «екоморфа» та запропонував систему життєвих форм-біоморф тварин та рослин [26,254,255]. Топоморфи М. П. Акімова

відбивають позиціонування виду тварини в екологічному просторі, представленому ценотичною проекцією, переважанням певного горизонтального ярусу біогеоценозу й спосіб пересування. Система життєвих форм тварин М. П. Акімова була продуктивно застосована В.О. Барсовим для аналізу структури населення комах регіону [237]. О.В. Жуков застосував матричну ідеологію для описання біогеоценотичних процесів та екологічного розмаїття, що дозволило значно розширити можливості екоморфічного підходу у створенні механізмів збереження різноманіття та визначенні ролі різноманіття у функціональній цілісності та стійкості екосистем [122,256]. Питання пристосувань та перетворень інших компонентів розроблені менше: перетворення кліматопу під дією живої компоненти біогеоценозу описано у термінах пертиненцій [257,258]. Біогеоценотичні аспекти екологічних трансформацій угруповань ґрунтових мікроорганізмів відображені у роботах І. А. Мальцевої [259–263]. Екоморфічний підхід було засновано для характеристики екологічної структури угруповань напівжорстокрилих (Heteroptera) урбанізованого середовища [264,265].

Екоморфи відбивають ставлення живих організмів переважно не до екологічних факторів як таких, а до синтетичних (типологічних) особливостей біогеоценозу як цілого. Ґрунт має особливий статус біокосного тіла та багатьма дослідниками вважається перехідною ланкою між живою та неживою речовиною, і в цьому зв'язку нетривіальним питанням науки є пізнання форм та міри подібності-розбіжності властивостей ґрунту та живої речовини [266]. Динаміка, структура та функції ґрунту розглядаються з позицій генетичного ґрунтознавства [267,268]. Більш-менш помітні зміни у складі чи функціонуванні ґрунту характеризуються часовими рамками у десятки, або сотні років. Однак ґрунт – це повноцінний компонент біогеоценозу, що знаходиться у взаємодії з іншими його складовими у кожний момент свого існування. Рослини і тварини, виконуючи функцію продуцентів детриту, сприяють утворенню гумусу, необхідного для запуску будь-якого елементарного ґрунтового процесу і виявляються його активними учасниками

[269,270]. У свою чергу, відбувається метаморфізація ґрунтового матеріалу. Ґрунт як біокосна система пристосовується до умов свого існування в системі ґрунтоутворювальних факторів шляхом розвитку часової і просторової гетерогенізації, формуванням анізотропної будови зі специфічним горизонтальним і вертикальним профілями [271]. Екологічний характер перетворень формує передумови для формування екоморфічного підходу у вивченні організації ґрунтового тіла.

Екоморфічний підхід запропоновано розглядати в контексті більш широкої концепції: концепції екоморфічних матриць [256]. Структурно екоморфічні матриці складаються з блоків, до складу яких належать елементи – синекологічні властивості угруповання ґрунтових тварин, кожен з яких відображає певний аспект його екологічних особливостей. Сукупність цих характеристик здатне надати об'ємне відображення різноманіття та функціональної ролі угруповання. Екоморфічні матриці складаються за таких блоків: система екоморф, індекси видового різноманіття, функціональні показники угруповання, мультифрактальні властивості розподілу видів, індекси таксономічного та екологічного різноманіття [256]. Узагальнюючи існуючі літературні джерела, можна наступним чином представити систему екоморф ґрунтових тварин [26,31,32,34,255,256]:

Екоморфи

I. Ценоморфи

- 1.1. Степанти (St);
- 1.2. Сильванти (Sil);
- 1.3. Пратанти (Pr);
- 1.4. Палюданти (Pal).

II. Трофоморфи

- 2.1. Сапрофаги (Sp);
- 2.2. Фітофаги (FF);
- 2.3. Зоофаги (ZF).

III. Топоморфи

- 3.1. Епігейні (Ep);

3.2. Ендогейні (End);

3.3. Норники (Anes).

IV. Гігроморфи

4.1. Ксерофіли (Ks);

4.2. Мезофіли (Ms);

4.3. Гігрофіли (Hg);

4.4. Ультрагігрофіли (UHg).

V. Трофоценоморфи

5.1. Оліготрофоценоморфи (OlTr);

5.2. Мезотрофоценоморфи (MsTr);

5.3. Мегатрофоценоморфи (MgTr);

5.4. Ультрамегаценотрофоморфи (UMgTr).

VI. Форморфи

6.1. Пересування без активного прокладання ходів (A);

6.1.1. Розміри тіла менші, ніж розміри шпар у ґрунті або у підстилці

6.1.2. Розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки

6.1.3. Розміри тіла більші за порожнини у підстилці

6.2. Пересування завдяки активному прокладання свердловин та ходів у ґрунті (B).

6.2.1. Пересування зі зміною товщини тіла

6.2.2. Пересування без зміни товщини тіла

6.2.3. Риття нір за допомогою кінцівок

6.2.4. С-подібно зігнуті личинки

VII. Аероморфи

7.1. Аерофіли (APhil);

7.2. Субаерофіли (SAPhil);

7.3. Геміаерофоби (HAPhob);

7.4. Субаерофоби (SAPhob);

7.5. Аерофоби (APhob).

VIII. Карбонатоморфи

- 8.1. Карбонатофоби (CarPhob);
- 8.2. Акарбонатофіли (ACarPhil);
- 8.3. Гемікарбонатофіли (HemiCarPhil);
- 8.4. Карбонатофіли (CarPhil),
- 8.5. Гіперкарбонатофіли (HiperCarPhil)

Ключовою особливістю системи екоморф О. Л. Бельграда є ценоморфа – пристосування видів рослин до фітоценозу в цілому. Система екоморф була поширена і на інші компоненти біогеоценозу [30,121,236,237,272,273], що дозволяє інтерпретувати ценоморфу як адаптацію біотичної і біокосні компонент біогеоценозу до біогеоценозу в цілому. У свою чергу адаптивність визначають як реакції різних об'єктів на фактори зовнішнього середовища, що проявляє себе в зміні будови і функцій реагуючих об'єктів та їх груп у відповідь на різні мінливі умови, в результаті чого зберігається їх існування [274]. Ценоморфа ґрунтових тварин – це результат функціональної інтеграції живих організмів у результаті їх адаптації до функціонування різних типів біогеоценотичного кругообігу речовин [256]. У межах степової зони України можна виділити наступні типи кругообігу речовин: степовий, лісовий, лучний та болотний [275]. Відповідно до цього, встановлені наступні ценоморфи ґрунтових тварин: степанти, сільванти, пратанти, палюданти.

Особливості участі ґрунтових тварин в біогеоценотичному кругообігу речовин і потоці енергії залежать від трофічних відносин та наявності в складі ґрунтового населення тих або інших трофічних груп, що, у свою чергу, залежить від структури рослинного покриву й типу ґрунту [276–278]. Найважливіша біогеоценотична роль ґрунтових безхребетних полягає в переробці рослинних залишків, що визначає інтенсивність і напрямок процесу ґрунтоутворення і рівень родючості ґрунтів [256,279,280]. Для аналізу екологічної структури тваринного населення ґрунту в трофічному аспекті ефективною є система трофоморф М. П. Акімова [255], що включає

фітофагів, зоофагів і сапрофагів. Під трофічною структурою розуміють кількісну характеристику участі в угрупованні трофоморф – сапрофагів, фітофагів і зоофагів, яка виражена як частку від загальної чисельності макрофауни [256].

Топоморфа – це екологічна група педобіонтів, яка встановлена на основі преференції твариною певного ґрунтового горизонту. Це проявляється в сукупності морфологічних і фізіологічних адаптацій, а також в особливостях вертикального розподілу в ґрунтовому профілі. Топоморфа – функціонально значима категорія так як вказує на те, у якому саме ґрунтовому горизонті найбільшою мірою буде проявляти себе функціональна активність того або іншого виду тварин або фази його онтогенезу, що належать до певної топоморфи [256]. Серед ґрунтових тварин виділяють епігейні (підстількові), ендегейні (власне ґрунтові) та норників (їх діяльність охоплює як підстільковий так і ґрунтові горизонти) [281–283].

Водний режим ґрунтів є найважливішим екологічним фактором, що визначає особливості життєдіяльності ґрунтових організмів і властивості угруповань ґрунтових тварин. Ґрунтові тварини мають ряд специфічних пристосувань до особливостей водного режиму ґрунту [24]. З погляду стаціонального розподілу тварин у градієнті умов вологості їх можна віднести до певних екологічних груп – гігроморф [284]. Гігроморфи ґрунтових тварин виділяються за ознакою тісного зв'язку в просторовому розподілі з певними гігротопами. Гігротоп є категорією, що бере участь у виділенні типів наземних біогеоценозів і найчастіше застосовується в типології лісової рослинності [27]. Виділяють наступні гігроморфи ґрунтових тварин: ксерофіли, мезофіли, гігрофіли та ультрагігрофіли.

Центрофоморфи ґрунтових тварин є аналогом трофоморф рослин. Вони вказують на преференції живими організмами умов забезпечення екотопу поживними речовинами. Для рослин трофність, або багатство, ґрунту, є фактором прямої дії. Для тварин забезпечення поживними речовинами рослин проявляє себе через особливості умов життя: як через специфіку трофічних

ресурсів так і навколишнього середовища, тому екологічні групи тварин, які виділяються на основі преференції відповідного рівня трофності едафотопу (родючості ґрунту), називають не трофоморфами, що є доречним для рослин, а трофоценоморфами. Серед них присутні оліготрофоценоморфи – адаптовані до існування у бідних ґрунтах, мезотрофоценоморфи – адаптовані до родючих ґрунтів, мегатрофоценоморфи – адаптовані до багатих ґрунтів, ультрамегаценоморфи – адаптовані до високомінералізованих ґрунтів, толерантні до засолення ґрунтів.

Пересування тварин у ґрунті здійснюється або при використанні ними природної шпаруватості середовища, або шляхом розсовування й дроблення часток ґрунту [285,286]. У педобіонтів формуються морфологічні адаптації до пересування в ґрунті. Представники макрофауни для прокладання ходів можуть використовувати кінцівки, останній черевний сегмент, частини головної капсули, іноді в них розвиваються спеціальні опорні структури на черевних і грудних сегментах. У ряді випадків основну роль у русі тварини відіграє скорочення мускулатури тіла [119,287]. На основі аналізу адаптацій ґрунтових тварин до пересування в аспекті їх форичної ролі, була розроблена концепція фороморф ґрунтових тварин [32,256]. Ґрунтові безхребетні представлені двома типами фороморф: тварини, які пересуваються у ґрунті за допомогою використання існуючої шпаруватості ґрунту або підстилки, без активного прокладання ходів (тип фороморф А) та тварини, які пересуваються в ґрунті за допомогою активного прокладання свердловин та ходів (тип фороморф В). Кожен з цих типів реалізується за допомогою певних адаптацій, відповідно до яких типи розподіляються на різновиди. Тип фороморф А включає тварин, розміри тіла яких менші, ніж розміри шпар у ґрунті; розміри тіла яких такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті; розміри тіла яких більші за порожнини у підстилці. У свою чергу, тип фороморф В включає тварин, які пересуваються за допомогою зміни товщини тіла, які активно прокладають ходи без зміни товщини тіла, які активно риють ґрунт та тварини з С-подібно зігнутим тілом [32,256]. Ґрунт як специфічне середовище існування вимагає від

педобіонтів адаптацій для пересування. Мешканці ґрунту можуть або самостійно в ньому переміщатися з прокладанням ходів, або вони можуть використовувати природну шпаруватість ґрунтового середовища або нори та ходи, які прокладені іншими тваринами або рослинами. Адаптації до пересування у ґрунті мають взаємопов'язаний характер. В аспекті функціонування ґрунтової екосистеми ці адаптації мають форичне значення. Екологічні групи ґрунтових тварин, які характеризують їх роль у форичних екологічних зв'язках, є фороморфами. Було показано, що фороморфічна структура угруповань макрофауни є важливою функціональною ознакою, так як надає інформацію про переважні напрямки форичної діяльності за певних екологічних режимів [213,288].

Карбонатоморфа – це аспект виділення екологічних груп ґрунтових тварин за критерієм преференції подібних умов карбонатності ґрунту. Подібно до класифікації рослин [193], розрізняють карбонатобів (надають перевагу ґрунтам без карбонатів, карбонати негативно впливають на життєдіяльність тварин), акарбонатofilів, гемінкарбонатofilів, карбонатofilів і гіперкарбонатofilів (найбільш чутливі до вмісту карбонатів в ґрунті) [31].

РОЗДІЛ 2.

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. ХАРАКТЕРИСТИКА ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ ПОЛІГОНІВ

Відповідно до «Правил утримання зелених насаджень у населених пунктах України» (<https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0880-06#Text>) зелені насадження – це деревна, чагарникова, квіткова та трав'яна рослинність природного і штучного походження на визначеній території населеного пункту. Виділяють зелені насадження загального, обмеженого та спеціального користування. Зелені насадження загального користування – це зелені насадження, які розташовані на території загальноміських і районних парків, спеціалізованих парків, парків культури та відпочинку; на територіях зоопарків та ботанічних садів, міських садів і садів житлових районів, міжквартальних або при групі житлових будинків; скверів, бульварів, насадження на схилах, набережних, лісопарків, лугопарків, гідропарків і інших, які мають вільний доступ для відпочинку [49].

У нашій роботі виконано оцінку рівня рекреаційної трансформації ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування м. Мелітополь та м. Дніпро. У містах Дніпро та Мелітополь було закладено по два полігони, у межах яких зроблено відбір проб за подібною процедурою. Кожний полігон представляв собою сукупність пробних 105 точок, які були зібрані уздовж 7 трансект, розміщених паралельно, по 15 пробних точок в кожній трансекті. Між найближчими трансектами відстань була 3 метри та 3 метри була відстань між найближчими точками відбору проб в трансекті. Таким чином, точки відбору проб представляють собою регулярну сітку з лагом 3 метри розміром 7×15 точок відбору проб (24×45 метрів). При відборі точок розміщення цієї точки в межах фіксувалось та їй надавались локальні координати. У кожній точці експериментальних полігонів були зроблені ґрунтово-зоологічні проби для збору ґрунтової макрофауни (результати

представлені як *L*-таблиця), проведене вимірювання температури, електропровідності, вологості та твердості ґрунту, потужності підстилки та висоти травостою (*R*-таблиця). Ґрунтово-зоологічні проби мали розмір 0,25×0,25 м на глибину найбільшої зустрічальності ґрунтових тварин. Звичайно, ця глибина становила 0,20–0,25 м. Зменшення розмірів ґрунтово-зоологічної проби було зроблено у відповідності до рекомендацій Д. Покаржевського та співавторів [289,290]. Перехід від традиційного розміру проб в ґрунтовій зоології 0,50×0,50 м до розміру 0,25×0,25 м дозволяє значно збільшити кількість проб при тих самих витратах робочого часу. Відбір ґрунтової макрофауни зроблено за допомогою ручного розбирання ґрунту. Знайдені тварини фіксувалися в 4%-му розчині формаліну та потім ідентифікувалися в лабораторії.

Модельні полігони зелених насаджень загального користування м. Мелітополь

Дослідження проведене на території парку Новоолександрівський, м. Мелітополь (рис. 2.1). Флора функціональної зони парку Новоолександрівський містить велику різноманітність дерев і чагарників, і представлена робінією псевдоакацією (*R. pseudoacacia*), айлантом найвищим (*Ailanthus altissima*), кленом (*A. negúndo*), вербою вавилонською (*Salix babulonica* L.), платаном східним (*Platanus orientalis*), декількома видами роду *Syringa* (бузок), (*Quercus* L. – дубом), жасміном (*Jasminum*), липою мелколисною (*Tília cordáta*), жовтою акацією (*Caragána arboréscens*) ялівцем віргінським (*Juniperus virginian* L.), ялівцем козацьким (*Juniperus sabina*), туями східними (*Platyclusus orientalis*), сосною звичайною (*Pínus sylvéstris*), блакитною ялиною (*Picea pungens* Engelm).

Також в дендрофлорі міста предсталені катальпа бігніонієвидна (*Catalpa bignonioides* Walt.), лох вузьколистий (*Elaeagnus angustifolia* L.), шовковиця чорна (*Morus nigra* L.), тополі (*Populus bolleana* Lauche, *P. alba* L., *Populus italica* [49]).

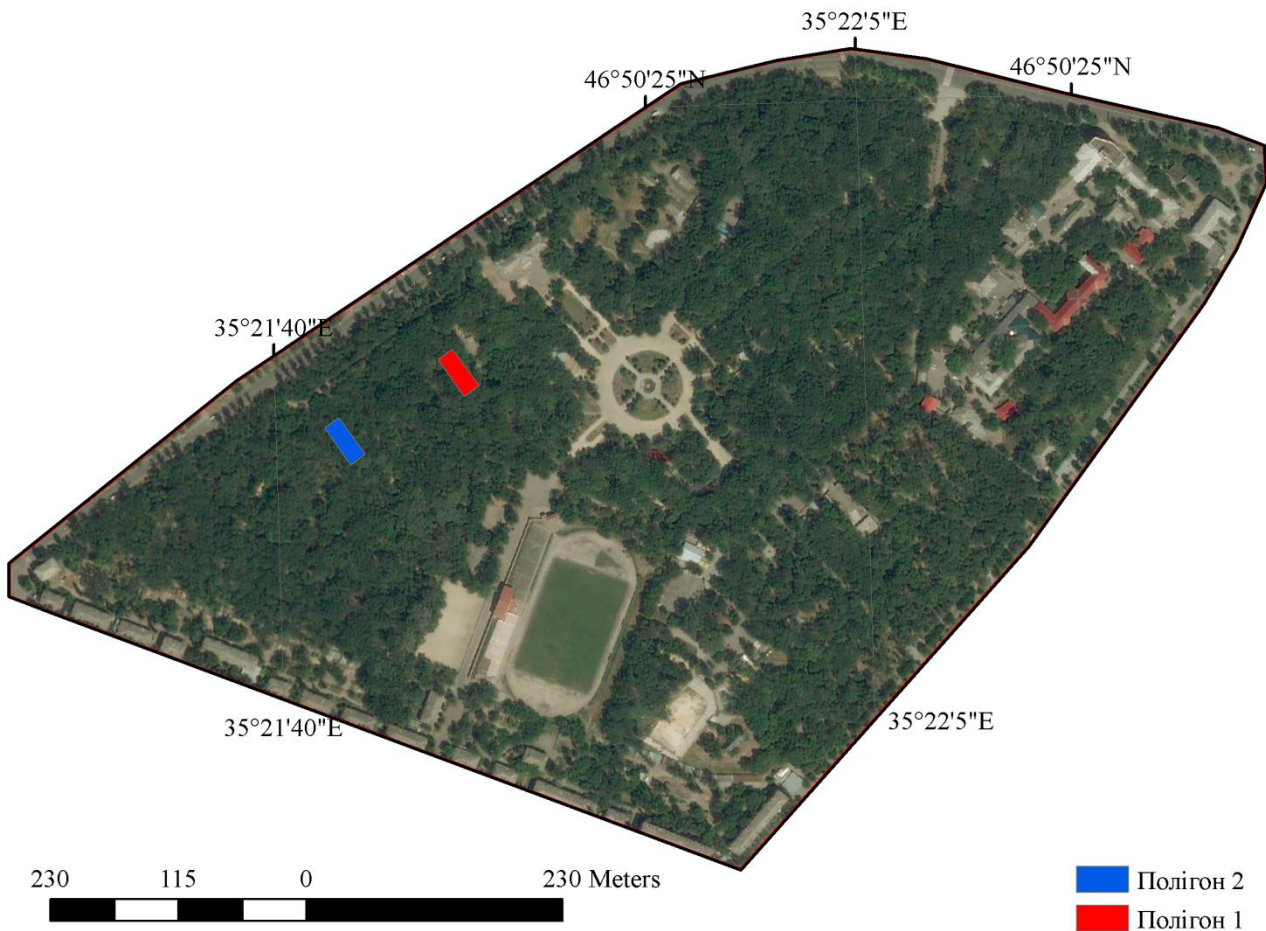
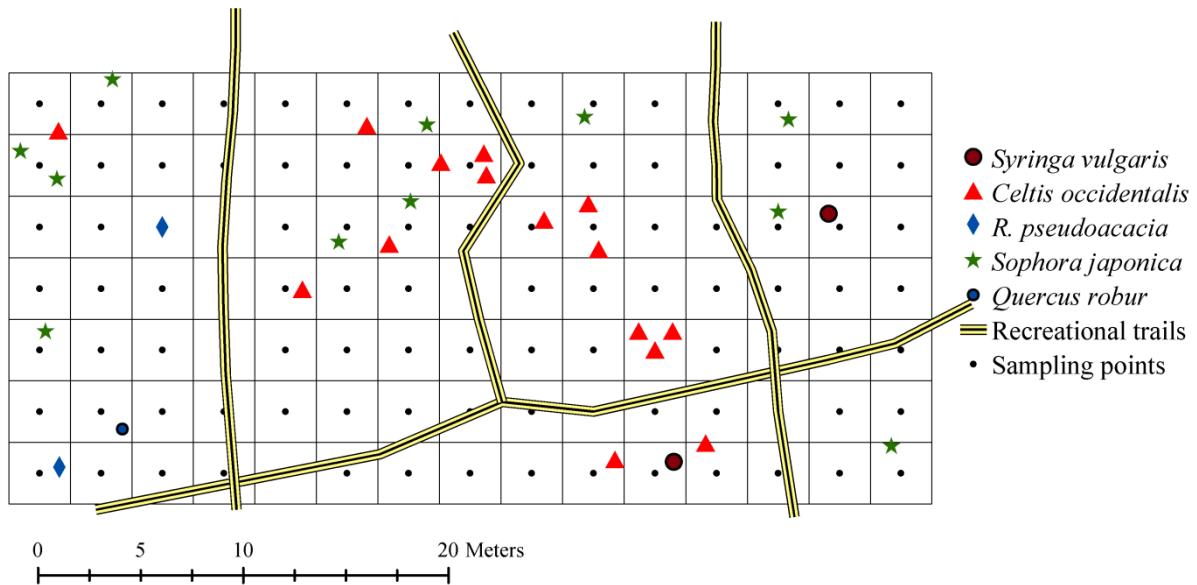


Рис. 2.1. Просторове розміщення парку Новоолександрівський (за матеріалами нашої публікації [56])

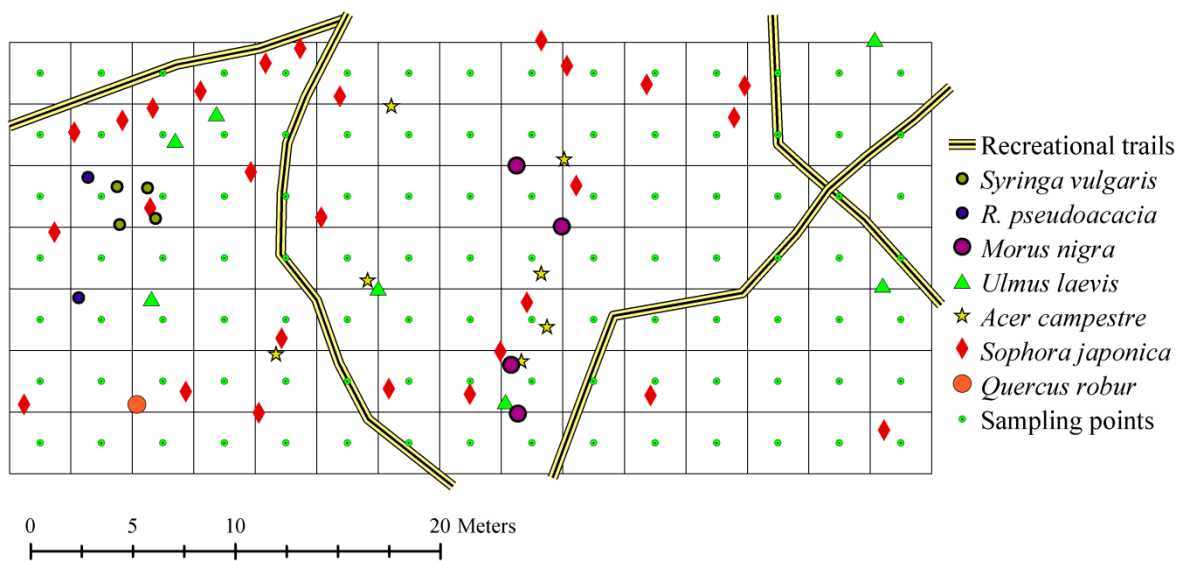
Електрична провідність ґрунту в межах парку становить у середньому $0,11 \pm 0,0037$ дСм/м та у 95% випадків варіює в межах від 0 до 0,19 дСм/м. Критичним для росту рослин є показник електричної провідності ґрунту, який перевищує 2 дСм/м [291]. Спостережувані показники електричної провідності значно менші, ніж критичні, тому в межах парку надмірне засолення не є лімітуючим фактором для росту трав'янистих рослин та ґрунтових тварин [56].

Полігони 1 та 2 розміщені у межах відносно однорідної з точки зору рослинного покриву ділянки (рис. 2.2). Відмінності між полігонами полягають у рівні рекреаційного навантаження, яке можна охарактеризувати за допомогою середньої відстані від рекреаційних доріжок, які розміщені в межах кожного з полігонів. В межах полігону 1 середня відстань до доріжок становить 3.1 м

(стандартне відхилення – 2.42 м), а в межах полігону 2 – 4.1 м (стандартне відхилення – 3.2 м). Відмінності статистично вірогідні (t -значення -2.68 , $p < 0.001$). Полігон 1 віднесено до категорії високого рівня рекреаційного навантаження, а полігон 2 – до помірного рівня рекреаційного навантаження.



A



B

Рис. 2.2. Розміщення точок відбору проб у межах експериментальних полігонів. А – полігон 1, В – полігон 2. Sampling points – точки відбору проб; Recreational trails – спонтанні ґрунтові рекреаційні доріжки

Модельні полігони зелених насаджень загального користування м. Дніпро

Досліджуваний полігон № 12 тальвегу відрога балки Довга (48°25'55.24"З, 35°2'20.27"В) [108] (рис. 2.3).

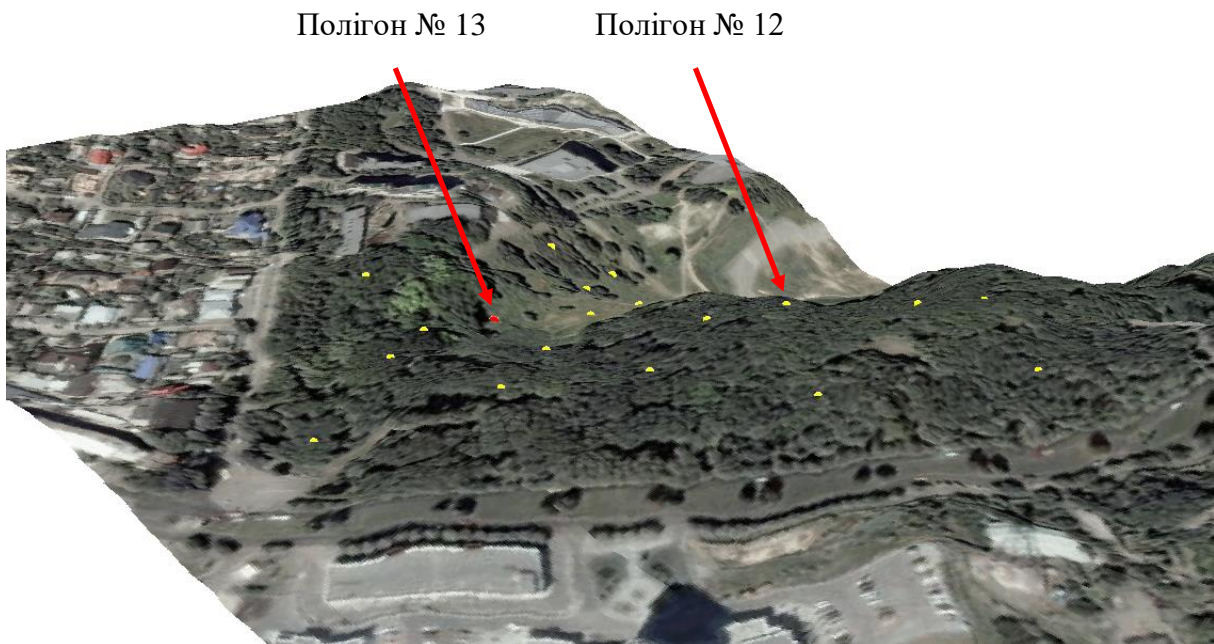


Рис. 2.3. Розміщення експериментальних полігонів: А – цифрова модель рельєфу місцевості та накладений на нього комічний знімок з сервісу Bing (<https://www.bing.com/maps>). Червоні стрілки позначають місцезнаходження полігонів, жовті – місцезнаходження інших полігонів (в дисертації не розглядаються). В – знімок місцевості, де розміщені полігони (за матеріалами нашого дослідження [149]).

Дослідження проведено в 13 червня 2018 р. у ботанічному саду ДНУ імені Олеся Гончара (раніше – територія парку ім. Ю. Гагаріна, м. Дніпро). Природний тальвег і частина схилу засипані технічною сумішшю будівельного сміття, на якому сформовані штучні ґрунти. Ґрунт на досліджуваній ділянці – урботехнозем (дерновий урбопедозем на технічній суміші будівельного сміття, тому що при створенні ґрунтової конструкції був сформований верхній шар із чорноземоподібної маси) [292]. А. Н. Кабарь [293] ґрунт досліджуваної ділянки відносить до ряду техногенних ґрунтів, типу – техноземів, підтипу – техноземів чорноземних, роду – гумусованих, літографічної серії – гетерогенних, виду – слабкогумусних, середньомощних, різновиду – середьосуглинистих [108]. Досліджуваний полігон № 13 знаходиться на схилі північно-східної експозиції відрозу балки Довгої та примикає до тальвегу (48°25'54.26"З, 35°2'19.47"В). Дослідження проведено в 13 червня 2019 р. у ботанічному саду ДНУ імені Олеся Гончара (раніше – територія парку ім. Ю. Гагаріна, м. Дніпро). Природний тальвег і частина схилу засипані технічною сумішшю будівельного сміття, на якому сформовані штучні урботехноземи. Ділянка займає перехідне положення між відносно мало трансформованими ґрунтами схилу балки та урботехноземами. Ділянка являє собою сильно антропогенно трансформоване рідколісся й чагарникове насадження.

Деревні рослини представлені кленом ясенелистим (*Acer negundo* L.) і явором (*Acer pseudoplatanus* L.), а також волоським горіхом (*Juglans regia* L.). У травостой рясні кропива дводомна (*Urtica dioica* L.), грястиця збірна (*Dactylis glomerata* L.), латук компасний (*Lactuca serriola* L.) і підмареник чіпкий (*Galium aparine* L.). Рослинність має лісо-лучний характер (51,14 % проективного покриття презентовано лучною ценоморфою, а 27,27 % – лісовою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігону оцінити як перехідний між мегатрофним (50,00 % проективного покриття – мегатрофи) і мезотрофним (48,86 % – мезотрофи). Гігротоп у цілому має ксеромезофільний характер (50,00 % проективного покриття представлене ксеромезофілами, 35,23 % – мезофілами) [149].

Ділянка являє собою штучне газонне насадження з окремими деревами. Рослинність має лучно-степовий вигляд (44,44 % проективного покриття презентовано луговою ценоморфою, а 37,04 % – степовою). Фітоіндикаційне оцінювання дозволяє трофотоп досліджуваного полігону оцінити як мегамезотрофний (59,26 % проективного покриття – мезотрофи, інші – мегатрофи). Гігротоп у цілому має ксеромезофільний характер (33,33 % проективного покриття представлене ксеромезофілами) [108].

2.2. ОЦІНКА ВЛАСТИВОСТЕЙ СЕРЕДОВИЩА

Твердість – важливий генетичний і агровиробничий показник, за допомогою якого характеризують фізико-механічні властивості ґрунтів, точніше опір ґрунту росту коренів, або опір ґрунту, який треба подолати ґрунтообробному робочому органу в процесі його обробки [294]. Твердість – незамінний показник для оцінювання умов проростання насіння та їх розвитку на перших етапах онтогенезу, в тому числі оцінки відповідності кореневих волосків освоювати не тільки між-, а й внутрішньоагрегатний простір. Під час росту кореня, при пересуванні ґрунтообробного знаряддя в ґрунті відбуваються різноманітні фізико-механічні процеси розклинювання, зсуву, долаються сили внутрішнього зчеплення [295–298]. Узагальненим адекватним індикатором цих процесів є твердість. Показник твердості здатний оцінити не тільки міцність грудки, але і якість складення, причому таку оцінку практично неможливо одержати, використовуючи тільки традиційний показник щільності складення. Використання показника твердості на додаток до показника щільності складення дозволяє отримати більш досконалу оцінку фізичного стану ґрунту, а в землеробстві поліпшити ґрунтообробні знаряддя і ефективність їх експлуатації [56,232,294,299–303]. Слід відзначити, що у якості критичного рівня твердості ґрунту, при досягненні якого значно знижується можливість рослин до росту та розвитку кореневої системи, розглядають значення 3 МПа [294,304]. Вимірювання твердості ґрунтів виконано в польових умовах за допомогою ручного пенетрометра Eijkelkamp на глибину до 100 см з

інтервалом 5 см. Середня погрішність результатів вимірів приладу становить $\pm 8\%$. Вимірювання проводилися конусом з розміром поперечного перерізу 1 см². У межах кожної облікової точки вимірювання твердості ґрунту проводилися в одноразовій повторності. Діапазон вимірювання манометра пенетрометра Eijkelkamp становить 10000 кН/м² (=10000 кПа). Діапазон шкали від 0 до 1,0 кПа. Точність в рекомендованому вимірюваному діапазоні $\pm 8\%$ [49]. У межах парку Новоолександрівський твердість ґрунту закономірно збільшується зі зростанням глибини шару ґрунту з 2.42 ± 0.023 МПа у шарі ґрунту 0–5 см до 9.86 ± 0.078 МПа у шарі ґрунту 95–100 см. Рівень варіації твердості вказує на наявність різноманітних джерел впливу на цей показник. Високий рівень варіювання твердості ґрунту у верхньому шарі викриває важливе значення поверхневого ущільнення ґрунту, яке може відбуватися внаслідок рекреаційної активності. Під впливом рекреації відбувається формування функціональної шаруватості ґрунту, що виражається в існуванні структур, в яких шари ґрунту з більшою твердістю розмежовуються шарами меншої твердості. Наявність таких особливостей може викликати комплекс негативних явищ, які пов'язані з обмеженням проникнення вологи у ґрунт, зниженням міграційної здатності повітря в ґрунті, лімітацією росту кореневих систем рослин та руху тварин. Функціональна шаруватість може формувати локальні водонепроникні горизонти, які будуть обмежувати здатність ґрунту вбирати вологу. Збільшення твердості ґрунту під впливом рекреації відбувається немонотонно з наявністю декількох максимумів кореляційного зв'язку, які маркують максимумами впливів рекреації на твердість ґрунту. Локальні максимуми твердості інтерпретовані як зони вторинного зростання твердості, так як тиск на поверхню ґрунту не є безпосередньою причиною їх виникнення. На основі даних про твердість можливо кількісно оцінити рівень рекреаційного навантаження. Були встановлені наступні рівні рекреаційного навантаження: низький рівень, нижче помірному, помірний рівень, вище помірному та високий рівень а також розроблена процедура індикації цих рівнів на основі даних про твердість ґрунту на різних глибинах [49].

Для проведення вимірювання електропровідності ґрунту *in situ* використовувався сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Цей сенсор працює разом з портативним приладом HI 993310. Тестер оцінює загальну електропровідність ґрунту, тобто об'єднану провідність ґрунтового повітря, води та ґрунтових часток. Ґрунтову температуру вимірювали в період з 13 до 14 годин цифровими термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», <http://bit.steklopribor.com>, точність – 0,1°C) на глибині 5–7 см. Потужність підстилки вимірювалася лінійкою, висота травостою – мірною рулеткою. Виміри електропровідності, температури, висоти травостою та потужності підстилки зроблені у триразовій повторності в кожній пробній точці. Характеристика екоморф рослин наведена за О. Л. Бельгардом [28] і В. В. Тарасовим [235], Q-таблиця представлена екоморфами ґрунтових тварин [30,120,247]. Статистичні процедури RLQ- і ОМІ-аналізів виконані за допомогою пакета ade4 [305] для оболонки R [306]. Значимість RLQ оцінена за допомогою процедури randtest.rlq.

2.3. КІЛЬКІСНА ОЦІНКА РЕКРЕАЦІЙНОГО НАВАНТАЖЕННЯ

У якості міри рекреаційного навантаження були використані дані Strava (<https://www.strava.com>) [49]. Strava (Сан-Франциско, Каліфорнія, США) – широко відома соціальна мережа для велосипедистів та бігунів. Strava складається з мобільного додатка та веб-сайту. Додаток Strava фіксує відстань, час, середню швидкість та маршрут (траєкторію GPS) кожного виду діяльності. База даних Strava налічує майже трильйон точок GPS у всьому світі і щотижня зростає більш ніж на 8 мільйонів активностей [307]. Одержані дані конвертовані у значення від 0 (рекреаційне навантаження відсутнє) до 100 % (рекреаційне навантаження максимальне) [49].

Вимірювання твердості ґрунту в межах парку Новоолександрівський було виконано у 179 точках по квазірегулярній сітці з відстанню між точками обліку 30–40 м (рис. 2.4) [49].

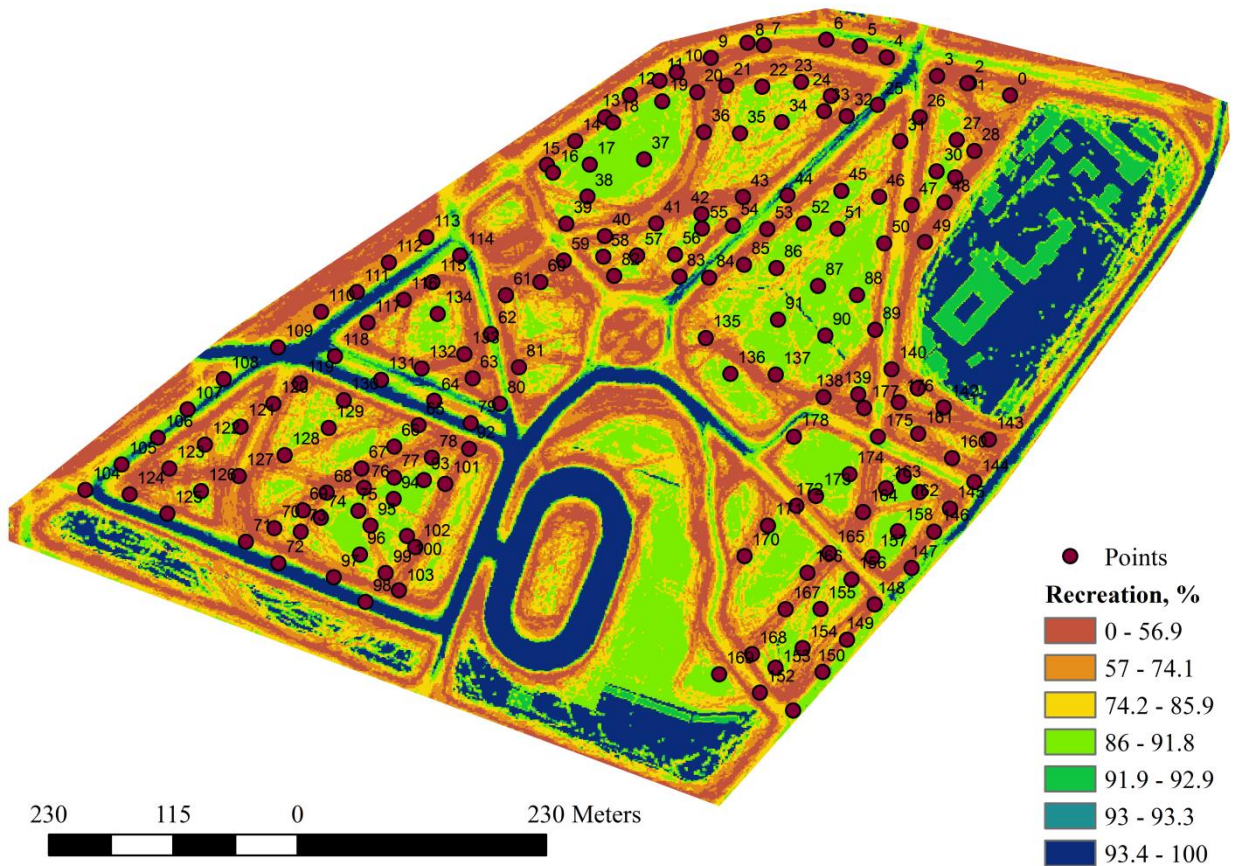


Рис. 2.4. Просторове розміщення точок відбору проб та оцінок рівня рекреаційного навантаження за даними Strava (за результатами наших досліджень [49])

Проективне покриття трав'яного ярусу в межах парку Новоолександрівський (м. Мелітополь) становить у середньому $2,60 \pm 0,11$ %. Підвищення рівня електричної провідності ґрунту сприяє зростанню проективного покриття трав'яного ярусу. Електрична провідність маркує вологість та трофність едафотопу, що пояснює встановлену залежність. Найбільш ця закономірність виражена в умовах низької рекреаційної трансформації середовища. Густина деревостану суттєво впливає на проективне покриття трав'яного ярусу. Деревинні та трав'янисті рослини є антагоністами: збільшення густини деревостану супроводжується зменшенням проективного покриття трав'янистих рослин. Найбільший кореляційний зв'язок між цими ярусами біогеоценозу встановлено за умов низького рівня рекреаційного

навантаження. Густина деревостану та електрична провідність ґрунту взаємодіють у своєму впливі на трав'яний покрив. Підвищення твердості верхнього шару ґрунту внаслідок рекреації негативно впливає на проективне покриття трав'яного ярусу. Зниження рекреаційного навантаження позитивно впливає на деревинні рослини, в результаті чого їх обмежувальний вплив на трав'яний ярус зростає. Саме тому можуть спостерігатися ефекти, коли зниження рекреаційного навантаження не завжди супроводжуватиметься збільшенням проективного покриття трав'яного ярусу [56].

Q-таблиця представлена екоморфами ґрунтових тварин [32]. Статистичні процедури RLQ- і ОМІ-аналізів виконані за допомогою пакету `ade4` для оболонки R (The R Foundation..., 2019). Значимість RLQ-осей оцінено за допомогою процедури `randtest.rlq`.

РОЗДІЛ 3.

ЕКОЛОГО-БІОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДІВ ҐРУНТОВОЇ
МАКРОФАУНИ3.1. ТАКСОНОМІЧНА СТРУКТУРА ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ ЗЕЛЕНИХ
НАСАДЖЕНЬ ЗАГАЛЬНОГО КОРИСТУВАННЯ МІСТ ДНІПРО ТА
МЕЛІТОПОЛЬ

У результаті проведених досліджень на території зелених насаджень загального користування м. Дніпро та Мелітополь виявлено 53 видів або таксонів видового рівня представників ґрунтової макрофауни з 48 родів та 32 родин, 13 порядків, 7 класів та 3 типів. Нижче наведено список видів та їх таксономічне положення, які зареєстровані на досліджених полігонах.

Тип Annelidae

Клас Oligochaeta

Порядок Nematoda

Родина Lumbricidae

Aporrectodea rosea (Savigny, 1826)

Aporrectodea caliginosa trapezoides (Duges, 1828)

Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843

Octolasion lacteum (Oerley, 1885)

Dendrobaena nassonovi (Kulagin, 1889)

Порядок Tubificida

Родина Enchytraeidae

Enchytraeus sp.

Тип Arthropoda

Клас Arachnida

Порядок Opiliones

Родина Phalangidae

Zacheus lupatus (Eichwald, 1830)

Порядок Araneae

Родина Lycosidae

Pardosa lugubris (Walckenaer 1802)

Родина Dysderidae

Harpactea rubicunda (C. L. Koch 1838)

Клас Chilopoda

Порядок Geophilomorpha

Родина Geophilidae

Geophilus proximus C.L.Koch 1847

Порядок Lithobiomorpha

Родина Lithobiidae

Lithobius (Monotarsobius) curtipes C.L. Koch 1847

Клас Diplopoda

Порядок Julida

Родина Julidae

Megaphyllum rossicum (Timotheew, 1897)

Порядок Polydesmida

Родина Paradoxosomatidae

Polydesmus inconstans Latzel 1884

Клас Insecta

Порядок Coleoptera

Родина Cantharidae

Malthodes (Malthodes) marginatus (Latreille 1806)

Родина Carabidae

Amara (Curtonotus) aulica (Panzer, 1796)

Brachinus (Brachinus) crepitans (Linnaeus, 1758)

Calathus (Calathus) fuscipes (Goeze, 1777)

Calathus melanocephalus (Linne 1758)

Harpalus (Harpalus) affinis (Schrank 1781)

Harpalus (Pseudoophonus) rufipes (De Geer, 1774)

Zabrus (Pelor) spinipes (Fabricius 1798)

Bembidion (Metallina) properans (Stephens, 1828)

Poecilus (Poecilus) versicolor (Sturm 1824)

Carabidae gen.sp. (larv.)

Harpalus (Harpalus) distinguendus (Duftschmid 1812)

Ophonus (Hesperophonus) azureus (Fabricius 1775)

Родина Cerambycidae

Carinatodorcadion carinatum (Pallas, 1771)

Родина Cetoniidae

Cetonia aurata (Linnaeus 1761)

Родина Curculionidae

Otiorhynchus (Choilisanus) raucus (Fabricius, 1777)

Родина Dermestidae

Dermestes (Dermestinus) lanarius Illiger 1801

Родина Elateridae

Agriotes sputator (Linnaeus 1758)

Родина Silphidae

Silpha carinata Herbst 1783

Staphylinidae

Philonthus (Philonthus) decorus (Gravenhorst 1802)

Staphylinus caesareus Cederhjelm, 1798

Staphylinus erythropterus Linnaeus, 1758

Melolonthidae

Melolontha melolontha (Linnaeus 1758)

Rhizotrogus aestivus (Olivier 1789)

Порядок Diptera

Родина Stratiomyidae

Chloromyia formosa (Scopoli, 1763)

Родина Tabanidae

Tabanus bromius Linnaeus 1758

Порядок Lepidoptera

Родина Noctuidae

Agrotis segetum (Denis & Schiffermüller, 1775)

Клас Malacostraca

Порядок Isopoda

Родина Oniscoidae

Armadillidium vulgare (Latreille 1804)

Родина Trachelipodidae

Trachelipus rathkii (Brandt 1833)

Тип Mollusca

Клас Gastropoda

Порядок Pulmonata

Родина Cochlicopidae

Cochlicopa lubrica (O.F. Muller 1774)

Родина Enidae

Brephulopsis cylindrica (Menke, 1828)

Chondrula tridens (O.F. Muller 1774)

Родина Gastrodontiidae

Zonitoides (Zonitoides) nitidus (O.F. Muller 1774)

Родина Helicidae

Helix (Helix) albescens Rossmassler, 1839

Родина Hygromiidae

Monacha (Monacha) cartusiana (O.F. Muller 1774)

Euomphalia strigella (Draparnaud 1801)

Родина Limacidae

Limacus maculatus (Kaleniczenko, 1851)

Родина Vitrinidae

Vitrina pellucida (O.F. Muller 1774)

Родина Patulidae

Discus (Discus) ruderatus (W. Hartmann 1821)

Тип Annelidae представлений двома порядками – Nematoda та Tubificida. Порядок Tubificida представлений Родиною Enchytraeidae. Видове визначення енхитреїд становить значні труднощі. В світі є обмежене число фахівців, які здатні проводити таксономічну ідентифікацію цієї важливої групи ґрунтових тварин [308]. Тому наше визначення зроблене тільки на рівні родини. Інші олігохети представлені родиною Lumbricidae – дощові черв'яки. Ця група складається з 5 видів.

Aporrectodea rosea (Savigny, 1826) – космополітичний дощовий черв'як, широко поширений по всій Голарктиці. У межах Російської рівнини найпоширеніший у підзоні змішаних і широколистяних лісів і лісостепу. Північніше проникає переважно по заплавах рік. Відноситься до деяких видів дощових черв'яків, здатних жити в ґрунтах плакорного степу. Найбільш поширені партеногенетичні поліплоїдні популяції виду. Амфіміктична форма виявлена тільки на чорноморському узбережжі Північно-Західного Кавказу [309]. Наявні дані про генетичне різноманіття *A. rosea* свідчать, що цей вид може бути розділений на середземноморську і євросібірську лінії. Після поділу *A. rosea* на середземноморську і євросібірську лінії, остання диверсифікувалась в Східній Європі з подальшою реколонізацією Середземноморського регіону. *A. rosea* значно розширив свій ареал за останні два десятиліття і тепер зустрічається в Західному Сибіру. У порівнянні з близькоспорідним видом *A. caliginosa*, *A. rosea* має більш низьке генетичне різноманіття, що, ймовірно, викликано меншою кількістю випадків розселення [310]. Дощовий черв'як *A. rosea* часто зустрічається у розріджених популяціях, де виживання можливе переважно за рахунок партеногенезу [311,312]. Для виду характерне високе різноманіття клонів. Навіть у межах однієї популяції обов'язково існує декілька клонів, а клони з різних популяцій не бувають ідентичними. Такий високий рівень генетичного різноманіття виду обумовлений високою мутабельністю геному [311,312].

Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826) – дуже поширений космополітичний вид. Типова (диплоїдна) форма властива для підзони змішаних і широколистяних

лісів, де чисельність цього виду сягає найвищого рівня і він належить до масових видів дощових черв'яків. Розмножується за допомогою амфіміксиса. *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1826) – як і типова форма виду, космополіт. Розповсюджений на Російській рівнині в основному до півдня від лісової зони. Партеногенетичний одностатевий вид, що характеризується клоновою структурою популяцій і поліплоїдією [313]. Триплоїд, розмножується партеногенетично та утворює поліплоїдні раси. Підвид *A. c. trapezoides* включає в себе дві філогенетичні лінії. Приблизно 42-й паралель розділяє лінії з євросибірським і середземноморським ареалами [314,315]. В межах Дніпропетровської та Запорізької областей переважно зустрічається поліплоїдна форма.

Dendrobaena nassonovi nassonovi (Kulagin, 1889) – кримсько-кавказький ендемік. Відомий з рівнинних районів Передкавказзя і Приазов'я [309]. Не з'ясовано структуру поселень, невідома статева належність і не встановлений каріотип [313].

Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843 – є уродженцем Європи, також поширений в Північній Палеарктиці, включаючи далекий схід Росії. В даний час він завезений в інші регіони світу, такі як Північна Америка, Австралія і Нова Зеландія [316]. Амфіміктичний гермафродитний вид з диплоїдним набором хромосом. Цей вид утворює панміктичні популяції [313].

Octolasion lacteum (Oerley, 1885) – Космополіт, відомий далеко за межами Палеарктики. Успішне розселення пов'язане з партеногенетичним розмноженням і супутньою йому поліплоїдією [313].

Тип Arthropoda представлений п'ятьма класами: Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Insecta та Malacostraca. Павукоподібні (Arachnida) представлені павуками (Araneae) та косариками (Opiliones). З косариків був зустрічний вид *Zacheus lupatus* (Eichwald, 1830). Вказаний для заходу України, а також Києву, Харкову та Херсону [317]. Був зафіксований у лісах в заплаві р. Оріль та Самара, урочище Круглик, Чорний ліс, байраки Яцев яр та Войськовий, балка поблизу с. Нововоронцовка та Бандурка [318]. Павуки представлені *Pardosa lugubris* (Walckenaer 1802). *Pardosa lugubris* має палеарктичне поширення [33].

Багатоніжки (підтип Myriapoda) представлені двома класами: Chilopoda та Diplopoda. Клас Chilopoda представлений рядом Geophilomorpha з єдиним видом *Geophilus proximus* C.L.Koch 1847 та рядом Lithobiomorpha з єдиним видом *Lithobius (Monotarsobius) curtipes* C.L. Koch 1847. Клас Diplopoda представлений рядом Julida з єдиним видом *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897) та рядом Polydesmida з єдиним видом *Polydesmus inconstans* Latzel 1884. *G. proximus* має Палеарктичне поширення. Значне поширення обумовлене наявністю партеногенезу. Іноді в окремих популяціях зустрічаються тільки самки [319].

Клас комахи (Insecta) представлений рядом Жорсткокрилі (Coleoptera), Двокрилі (Diptera) та Лускокрилі (Lepidoptera). Жорсткокрилі (Coleoptera) представлені родинami Cantharidae, Carabidae, Cerambycidae, Cetoniidae, Curculionidae, Dermestidae, Elateridae, Silphidae, Staphylinidae, Melolonthidae. Родина Cantharidae представлена єдиним видом *Malthodes (Malthodes) marginatus* (Latreille 1806). Родина Carabidae представлена 8 родами: *Amara*, *Bembidion*, *Brachinus*, *Calathus*, *Harpalus*, *Ophonus*, *Poecilus* та *Zabrus* та 11 видами. Жужелиці і жуки-скакуни – це найбільш помітні представники хижих безхребетних, які часто використовуються в біоіндикаційних дослідженнях. Усього в п'ятьох мегаполісах України (Київ, Дніпро, Донецьк, Харків і Львів) зареєстровано 237 видів Caraboidea, що належать до 63 родів і двох родин – Carabidae (231 вид, 61 рід) і Cicindelidae (6 видів, 2 роду). За чисельністю Carabidae в мегаполісах 33 види були оцінені як багаточисельні [320].

Родини Cerambycidae, Cetoniidae, Curculionidae, Dermestidae, Elateridae, Silphidae представлені кожна одним видом. Родина Staphylinidae представлена трьома видами з двох родів. У міських ценозах Києва, Дніпра і Харкова було зареєстровано 140 видів з 66 родів. Всього в Києві відзначено 69 (43 роди), в Дніпрі – 67 (39 родів), в Харкові – 66 видів (37 родів). У якості звичайних видів в Дніпрі можна віднести 29 видів, для Києві та Харкова – 21 та 19 видів відповідно. У той же час (у всіх мегаполісах) були виявлені тільки два еудомінантних види: *Staphylinus caesareus* і *Drusilla canaliculata* [321].

Родина Melolonthidae представлена двома видами: *Melolontha melolontha* (Linnaeus 1758) та *Rhizotrogus aestivus* (Olivier 1789).

Ряд Diptera представлений двома рядами – Stratiomyidae та Tabanidae з одним видом у кожному. Родина Stratiomyidae представлена одним видом *Chloromyia formosa* (Scopoli, 1763). Цей вид є палеарктом [322]. Родина Tabanidae представлена палеарктичним видом *Tabanus bromius* Linnaeus 1758 [323].

Ряд Lepidoptera представлений одним видом *Agrotis segetum* (Denis & Schiffermüller, 1775).

Молюски (Mollusca) представлені родинami Cochlicopidae, Enidae, Gastrodontidae, Helicidae, Hygromiidae, Limacidae, Vitrinidae, Patulidae. Всього зафіксовано 10 видів молюсків.

3.2. ЕКОМОРФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДІВ МАКРОФАУНИ

Енхитреїди (родина Enchytraeidae) – ґрунтові тварин, які за розмірами належать як до мезо- так і до макрофауни. Найбільш повно їх видовий склад можна встановити за допомогою процедур кількісного обліку мезофауни відповідними методами, але при ручному розбиранні проб вони також трапляються іноді в значній кількості. Звичайно чисельні за умов достатнього зволоження ґрунту, що в умовах Степової зони трапляється рано навесні. Надають перевагу багатим на органіку структурованим ґрунтам, тому значно поширені в степових чорноземах або на лучних ґрунтах.

Ценоморфа: пратант

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Топоморфа: ендегейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Форморфа: пересування без прокладання свердловин та ходів у ґрунті (розміри тіла менші, ніж розміри шпар у ґрунті або у підстильці).

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл

Aporrectodea rosea (Savigny, 1826) – разом з *Aporrectodea c. trapezoides* є найпоширенішим у межах Дніпропетровської та Запорізької областей видом дощових черв'яків. Віддає перевагу суглинистим зволуженим ґрунтам, але здатен мешкати в досить екстремальних умовах, таких як степові зональні угруповання. Вірогідно, поряд з власне ґрунтовою формою *A. rosea* в степових умовах комплекс дощових черв'яків складається з норних видів (*O. transpadanum* та *D. mariupolienis*). Але за винятком заповідних місцеперебувань, степової рослинності, яка б не зазнала антропогенного впливу, ніде не залишилося. У зв'язку з тим, що черв'яки-норники достить чутливі до цілісності ґрунтового покриву, в залишках степової рослинності (так звані степові цілинки) мешкають тільки черв'яки *A. rosea* [309].

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche [324] належить до ґрунтових дощових черв'яків (ендогейних).

Ценоморфа: степант

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Топоморфа: ендогейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Форморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті зі зміною форми тіла.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл

Найсприятливішою глибиною в стані активної життєдіяльності є шар ґрунту 0–20 см із вологістю 14–26% і температурою 3,6–21,8°C. Щонайменше один раз на рік може робити міграції всередину ґрунту на 80 см, що передує діапаузі [325,326].

Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826) – У лісостепу зустрічається як на луках, так і в лісах, що виростають по схилах балок і на річкових терасах. Найчастіше зустрічається в заплавах рік (у ґрунті лугів і під лісовою рослинністю). За здатність заселяти орні землі названий «орним черв'яком» [309]. Один із найпоширеніших у регіоні видів дощових черв'яків. Зустрічається на плакорі під пологом лісової рослинності, в байраках та заплавах річок. Найбільшої чисельності сягає в вологих супіщаних ґрунтах.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche [324] належить до ґрунтових дощових черв'яків (ендогейних).

Ценоморфа: пратант

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Топоморфа: ендогейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: оліготрофоценоморфа.

Форморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті зі зміною форми тіла.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гемікарбонатофіл

Копроліти відкладає на поверхню ґрунту, часто у досить великій кількості. Вміст води в копролітах *Aporrectodea caliginosa* становить 42,7%, азоту амонію – 45,3 мкг/г, нітрат-іона – 87,3 мкг/г, розчинного органічного азоту – 40,9 мкг/г, мікробіального азоту – 1200,9 мкг/г [327].

Dendrobaena nassonovi nassonovi (Kulagin, 1889) – відповідно до екологічної класифікації Bouche [324] належить до норних дощових черв'яків.

Ценоморфа: степант

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Топоморфа: норник.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті зі зміною форми тіла.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл

Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843 – Один із найпоширеніших у підзоні змішаних і широколистяних лісів видів дощових черв'яків. Цей вид поширений в більшості ґрунтів помірного пояса і є одним з домінуючих видів дощових черв'яків на луках [328]. У лісостепу і степу зустрічається у вологих заплавних лісах і тальвегах байраків [309]. Нижній рівень толерантності кислотності ґрунту становить $pH = 5.0$. Оптимальна потужність підстилки – 5–7 см [329]. Вага дозрівання *Lumbricus rubellus* негативно корелює з вмістом глини в ґрунті. Глинистий ґрунт чинить більший опір порівняно з ґрунтом з низьким вмістом глини. Більш високий опір може змусити дощових черв'яків витратити більше енергії на риття і переміщення в пошуках їжі в глинистому ґрунті порівняно з ґрунтом з низьким вмістом глини [328].

Ценоморфа: пратант

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті зі зміною форми тіла.

Аероморфа: геміаерофоб.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл

Octolasion lacteum (Oerley, 1885) – віддає перевагу ґрунту, багатому органікою та який має кислотність, близьку до нейтральної. Калькофіл. Найвища чисельність відзначена в дібровах на сірих лісових ґрунтах [309].

Ценоморфа: сільвант

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Топоморфа: ендегейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті зі зміною форми тіла.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Герпетобіонтні павкуподібні представлені тільки двома видами у зв'язку з тим, що ручне розбирання ґрунтових проб не є найкращим методичним прийомом для обліку цієї групи тварин. Пастки Барбера дають значно кращий результат для встановлення видового різноманіття мешканців підстилки [330–334].

Zacheus lupatus (Eichwald, 1830) – мешканець лісової підстилки байрачних та заплавних екосистем.

Ценоморфа: сільвант

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла більші за порожнини у підстилці.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Pardosa lugubris (Walckenaer 1802) – біотопічний діапазон цього виду включає лісові екосистеми, а також болотно-лісові та лучно-лісові [26,33,318]. Є досить типовим для урбанізованих екосистем [335].

Ценоморфа: сільвант

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Geophilus proximus C.L.Koch 1847 – хижак, мешканець ґрунтового шару. Мешкає в різноманітних біотопах, надає перевагу лісовим та лучним екосистемам [319].

Ценоморфа: пратант

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: ендегейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: гемікарбонатофіл.

Lithobius (Monotarsobius) curtipes C.L. Koch 1847 – хижак, мешканець підстилкового шару. Мешкає в різноманітних біотопах, надає перевагу лісовим екосистемам, а також лучно-лісовим та болотно-лісовим екосистемам.

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: оліготрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла менші, ніж розміри шпар у ґрунті або у підстилці.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Megaphyllum rossicum (Timotheew, 1897) – сапрофаг, мешканець підстилкового шару. Мешкає в різноманітних біотопах, надає перевагу лісовим екосистемам.

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, карболіберант, мінералізатор.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Polydesmus inconstans Latzel 1884 – сапрофаг, мешканець підстилкового шару. Мешкає в різноманітних біотопах, надає перевагу лісовим екосистемам. Синантропний вид [336].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, карболіберант, мінералізатор.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: оліготрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Malthodes (Malthodes) marginatus (Latreille 1806) – у ґрунті мешкають личинки. Личинки *Cantharidae* – хижаки, мешкають у верхніх шарах ґрунту, у моху, в лісовій підстилці і під корою дерев. Надають перевагу зволуженим місцеперебуванням. Харчуються яйцями і личинками дрібних комах. Для личинок *Cantharidae* характерним є позакишкове травлення. Личинкова стадія триває 2–3 роки. Перетворення на фазу лялечки відбувається у ґрунті [337].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Amara (Curtonotus) aulica (Panzer, 1796) – надає перевагу лучним оселищам, мезофіл, хижак, найчастіше зустрічається на суглинкових ґрунтах. Серед мегаполісів відмічений в м. Дніпро та Донецьк [320].

Ценоморфа: пратант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Bembidion (Metallina) properans (Stephens, 1828) – є евритопний видом, мезофіл, хижак, зустрічається на ґрунтах різноманітного механічного складу. Відмічений в різних мегаполісах України [320].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри менші, ніж розміри шпар у ґрунті або у підстилці.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Brachinus (Brachinus) crepitans (Linnaeus, 1758) – надає перевагу лісовим та лучно-лісовим екосистемам, мезофіл, хижак, зустрічається на ґрунтах

різноманітного механічного складу. Відмічений у мегаполісах центральної та східної України [320].

Ценоморфа: пратант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри менші, ніж розміри шпар у ґрунті або у підстилці.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Calathus (Calathus) fuscipes (Goeze, 1777) – надає перевагу степовим екосистемам, мезофіл [338], хижак, зустрічається на ґрунтах різноманітного механічного складу. Відмічений у мегаполісах центральної та східної України [320].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Calathus melanoscephalus (Linne 1758) – політропний, надає перевагу степовим екосистемам, ксерофіл [338], хижак, зустрічається на ґрунтах

різноманітного механічного складу. Відмічений у мегаполісах центральної та східної України [320].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Harpalus (Harpalus) affinis (Schrank 1781) – надає перевагу лучним екосистемам, мезофіл, хижак, зустрічається на ґрунтах різноманітного механічного складу. Відмічений у мегаполісах центральної та східної України [320].

Ценоморфа: пратант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Harpalus (Pseudoophonus) rufipes (De Geer, 1774) – політопний, надає перевагу лучним екосистемам, мезофіл, хижак, зустрічається на ґрунтах

різноманітного механічного складу. Відмічений в усіх мегаполісах України [320].

Ценоморфа: пратант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла більші за порожнини у підстилці.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Harpalus (Harpalus) distinguendus (Duftschmid 1812) – надає перевагу степовим екосистемам, мезофіл, хижак, зустрічається в суглинкових ґрунтах. Відмічений в усіх мегаполісах України [320].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла більші за порожнини у підстилці.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Orphonus (Hesperophonus) azureus (Fabricius 1775) – надає перевагу лучним екосистемам, мезофіл, хижак, зустрічається в ґрунтах різного механічного складу. Відмічений в мегаполісах центру та сходу України [320].

Ценоморфа: пратант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Poecilus (Poecilus) versicolor (Sturm 1824) – надає перевагу лучним екосистемам, мезофіл, хижак, зустрічається в ґрунтах різного механічного складу.

Ценоморфа: пратант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла менші, ніж розміри шпар у ґрунті або у підстилці.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Zabrus (Pelor) spinipes (Fabricius 1798) – надає перевагу степовим екосистемам, ксерофіл, фітофаг (фітозоофаг), зустрічається в ґрунтах важкого механічного складу. Відмічений в мегаполісах сходу України [320].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Carinatodorcadion carinatum (Pallas, 1771) – у ґрунті мешкає личинка. Надає перевагу степовим екосистемам, ксерофіл, фітофаг, зустрічається в ґрунтах важкого механічного складу.

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: ендегейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; пересування зі зміною товщини тіла.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Cetonia aurata (Linnaeus 1761) – у ґрунті мешкає личинка. Надає перевагу лісовим екосистемам. Личинки бронзівки золотистої – *Cetonia aurata* – живуть у деревній потерті, у дуплах, пнях, корінні дерев, іноді зустрічаються в ґрунті, де живляться рештками деревних коренів [339]. За даними А. Г. Топчієва [340], личинки золотистої бронзівки поширені в штучних лісах у різних типах деревостану та екологічної структури, вони воліють селитися в дубових, ясенових і змішаних насадженнях на ґрунтах, багатих перегноєм. Більші скупчення личинок бронзівки бувають у різних поглибленнях, канавах, багатих перегноєм. Мезофіл, сапрофаг, зустрічається в ґрунтах різного механічного складу.

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: ендегейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; С-подібно зігнуті личинки.

Аероморфа: субаерофоб.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Otiorhynchus (Choilisanus) raucus (Fabricius, 1777) – у ґрунті мешкає личинка. Надає перевагу лісовим екосистемам, мезофіл, фітофаг, зустрічається в ґрунтах важкого механічного складу.

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: ендегейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; С-подібно зігнуті личинки.

Аероморфа: геміаерофоб.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Dermestes (Dermestinus) lanarius Illiger 1801 – у ґрунті мешкає личинка. Надає перевагу степовим екосистемам, ксерофіл, зоосапрофаг, зустрічається в ґрунтах важкого механічного складу.

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла менші, ніж розміри шпар у ґрунті або у підстилці.

Аероморфа: геміаерофоб.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Silpha carinata Herbst 1783 – у ґрунті мешкає личинка або імаго. Надає перевагу сирим лучним або болотним екосистемам, ультрагігрофіл, зоосапрофаг, зустрічається в ґрунтах різного механічного складу.

Ценоморфа: палюдант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла більші за порожнини у підстилці.

Аероморфа: геміаерофоб.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Philonthus (Philonthus) decorus (Gravenhorst 1802) – європейський вид, відмічений у більшості регіонах України. Домінує у природних і штучних лісових екосистемах [321]. Імаго активні з квітня по жовтень. Протягом року відбуваються два піки активності (кінець весни та початок осені). Весняний пік пов'язаний із масовим виходом жуків після зимової паузи. Для цього виду властива денна активність. Жуки та личинки мешкають у підстилці. Властивий хижий спосіб живлення [341].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: оліготрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла менші за порожнини у підстилці.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Staphylinus caesareus Cederhjelm, 1798 – лісовий, мезотермофільний, хижак, мезогігрофільний, зустрічається в усіх мегаполісах України [321].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Staphylinus erythropterus Linnaeus, 1758 – лісовий, мезотермофільний, хижак, мезогігрофільний, зустрічається в усіх мегаполісах України [321].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла менші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Melolontha melolontha (Linnaeus 1758) – личинки західного травневого хруща мешкають у ґрунті, живляться корінням різних деревних і трав'янистих рослин. Віддають перевагу ділянкам, що добре прогріваються, і уникають сильно затінених або з щільною дерниною. На півдні ареалу зустрічаються як у піщаному, так і в чорноземному ґрунті, найчастіше на полях недалеко від лісів або чагарників. У лісах хрущ переважно мешкає по узліссях [339]

Ценоморфа: пратант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: ендогейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; С-подібно зігнуті личинки.

Аероморфа: геміаерофоби.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Rhizotrogus aestivus (Olivier 1789) – личинки мешкають у ґрунті, живляться корінням трав'янистих рослин. Надають перевагу чорноземним ґрунтами, може зустрічатися на лучній або надлугчній терасах у чорноземоподібному супіщаному ґрунті, на лесових схилах і на солончаках [339].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: ендогейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; С-подібно зігнуті личинки.

Аероморфа: геміаерофоби.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Личинки Stratiomyidae можна розподілити на декілька екологічних груп у залежності від середовища існування. Личинки багатьох видів розвиваються у водному або напівводному середовищі існування. Вони населяють як застійні (*Oplodontha*, *Odontomyia*, *Stratiomys*, *Nemotelus*), так і проточні (*Oxycera*) води. Личинки інших родів мешкають в ґрунті, часто з високим вмістом рослинних залишків, що розкладаються (*Beris*, *Sargus*, *Chloromyia*, *Microchrysa*), аж до гнойових скупчень і вигрібних ям. Третя група включає личинок, що мешкають в подкоровій зоні відмираючих стовбурів дерев (в основному Pachygasterinae). Личинки *Clitellaria ephippium* Fabricius мешкають в мурашиних гніздах [322].

Chloromyia formosa (Scopoli, 1763) – личинки розвиваються в багатому гумусом ґрунті у відмерлому листі та інших рослинних речовинах, що розкладаються. Після досягнення кінцевої стадії личинки зимують. Ці мухи в основному мешкають в лісових масивах, вологих лісах, сирих луках, парках і садах. Сапрофаги, належать до так званих мікрофагів. Споживають маленькі частки ґрунту. Трофічними об'єктами є гриби, водорості, мох, найпростіші, нематоди, органічний детрит та гриби [342].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: геміаерофоб.

Карбонатоморфа: гемікарбонатofil.

Tabanus bromius Linnaeus 1758 – личинки розвиваються в ґрунті. Надають перевагу лучним ґрунтам, зустрічаються в свіжих кротових пориях, у вологому

грунті біля струмків та у вологому моху на пнях дерев [343]. Хижаки. Споживають олігохет, інших ґрунтових безхребетних, особливо личинок [342].

Ценоморфа: пратант.

Трофоморфа: хижак.

Топоморфа: ендогейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; пересування без зміни товщини тіла.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Agrotis segetum (Denis & Schiffermüller, 1775) – личинки розвиваються в ґрунті. Фітофаги.

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: ендогейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; пересування зі зміною товщини тіла.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Armadillidium vulgare (Latreille 1804) – зустрічається в лісових екосистемах та на відкритих ділянках. Стійкий до дефіциту вологи. Сапрофаг.

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла співрозмірні з розміром тріщин.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Trachelipus rathkii (Brandt 1833) – зустрічається в лісових, лучних та болотних екосистемах. Чутливий до дефіциту вологи. Сапрофаг.

Ценоморфа: палюдант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без прокладання свердловин та ходів у ґрунті; розміри тіла співрозмірні з розміром тріщин.

Аероморфа: гіпераерофоб.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Cochlicopa lubrica (O.F. Muller 1774) – голарктичний вид. Населяє широкий спектр біотопів – від вологих лісових до сухих і відкритих [344]. *Cochlicopa lubrica* надає перевагу помірно вологим біотопам, таким як долинні луки і заплави, де ховається в траві і опаді, а також під гнилою деревиною та в листяній підстилці лісів. Стійкий до ґрунту, який бідний вапняком. *Cochlicopa lubrica* живиться в основному мертвою рослинною масою, мікробними грибами і детритом, але іноді поїдає і свіжі частини рослин [345].

Ценоморфа: пратант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: ендегейний.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Форморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла менші, ніж розміри шпар у ґрунті або у підстилці.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: гемікарбонатофіл.

Brephulopsis cylindrica (Menke, 1828) – кримський ендемік. Степовий вид, часто мешкає великими колоніями та утворює "грона" на стеблах трав'яних рослин [344].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Форморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла більші за порожнини у підстилці.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Chondrula tridens (O.F. Muller 1774) – Основна частина видового ареалу знаходиться в межах Центральної, Східної та Південно-Східної Європи. Широко розповсюджений на території України. Степовий, кальцефільний вид. Населяє переважно сухі відкриті біотопи, хоча в умовах степової зони може зустрічатися навіть в лісах [344].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: ультрамегатрофоценоморфа.

Форморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла більші за порожнини у підстилці.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатофіл.

Zonitoides (Zonitoides) nitidus (O.F. Muller 1774) – голарктичний вид, широко розповсюджений на території України. Гігрофільний вид, населяє вологі луки, береги водойм, багністі ділянки лісу. Часто зустрічається в антропогенних біотопах [344]. Сапрофаг [346].

Ценоморфа: палюдант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: субаерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Helix (Helix) albescens Rossmassler, 1839 – розповсюджений у причорноморських країнах. На території України. Зустрічається у Криму, а також у степовій зоні поза межами Кримського півострову. Населяє відносно сухі та теплі біотопи – відкриті степові ділянки, зарості чагарників, узлісся. Часто зустрічається в населених пунктах [344].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: гіперкарбонатofil.

Euotphalia strigella (Draparnaud 1801) – досить широко розповсюджений у межах Європи, основна частина ареалу – в Центральній Європі. Широко розповсюджений на території України. Заселяє широкий спектр біотопів – від лісів і парків до сухих схилів з розрідженою деревно-чагарниковою рослинністю [344].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатofil.

Monacha (Monacha) cartusiana (O.F. Muller 1774) – вид легко синантропізується, тому його ареал постійно розширюється. Зараз широко розповсюджений у Європі – від Піренейського півострова, Франції та Англії на заході до Нідерландів на півночі, Балканського півострова на південному сході та західного Кавказу на сході. У межах природного ареалу *M. cartusiana* зустрічається на півдні України. Степовий вид, населяє переважно відкриті та відносно сухі біотопи, де може утворювати великі колонії. Часто зустрічається в урбанізованих та інших антропогенно змінених біотопах [344].

Ценоморфа: степант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: ксерофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: аерофіл.

Карбонатоморфа: карбонатофіл.

Limacus maculatus (Kaleniczenko, 1851) – природний ареал обмежений причорноморськими країнами. Вид досить легко синантропізується та розширює свій ареал за рахунок антропохорії. На території України зустрічається у Криму, спорадично – у степовій зоні поза межами Кримського півострова. Інтродуковані колонії *L. maculatus* відомі також у центральній частині України [344]. Найчастіше цей вид трапляється у парках, лісосмугах [347].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: фітофаг.

Топоморфа: ендегейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Фороморфа: пересування завдяки активного прокладання свердловин та ходів у ґрунті; пересування зі зміною товщини тіла.

Аероморфа: геміаерофоб.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Vitrina pellucida (O.F. Muller 1774) – заселяє лісові та відкриті біотопи з різним ступенем зволоження. Тварини є активними переважно у холодний період року. Живих (дорослих) особин можна знайти на поверхні ґрунту під різноманітними укриттями пізно восени, рано навесні або навіть під час зимових відліг [344]. Часто зустрічається в урбанізованих біотопах [347].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мезотрофоценоморфа.

Форморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: гіпераерофоб.

Карбонатоморфа: акарбонатофіл.

Discus (Discus) ruderatus (W. Hartmann 1821) – палеарктичний вид, широко розповсюджений на території України [344]. Населяє переважно лісові біотопи. Зустрічається також на вологих луках і болотах [347]. *D. ruderatus* є лісовим мешканцем, який тісно пов'язаний з гниючою деревиною. Переховується під корою дерев, в гниючій деревині і в листовій підстилці. Живе як в листяних, так і в хвойних лісах. Вважається індикатором досить прохолодних і вологих лісів [348].

Ценоморфа: сільвант.

Трофоморфа: сапрофаг.

Топоморфа: епігейний.

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоценоморфи: мегатрофоценоморфа.

Форморфа: пересування без активного прокладання ходів; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки.

Аероморфа: геміаерофоб.

Карбонатоморфа: гемікарбонатофіл.

3.3. ЕКОМОРФІЧНА СТРУКТУРА ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ

Оцінка приналежності видів ґрунтових безхребетних до екоморф дозволяє оцінити екоморфічну структуру угруповання в цілому. Аналіз свідчить, що в ценоморфічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування переважають сільванти, які становлять 44.2 % від видового багатства угруповання (рис. 3.1).

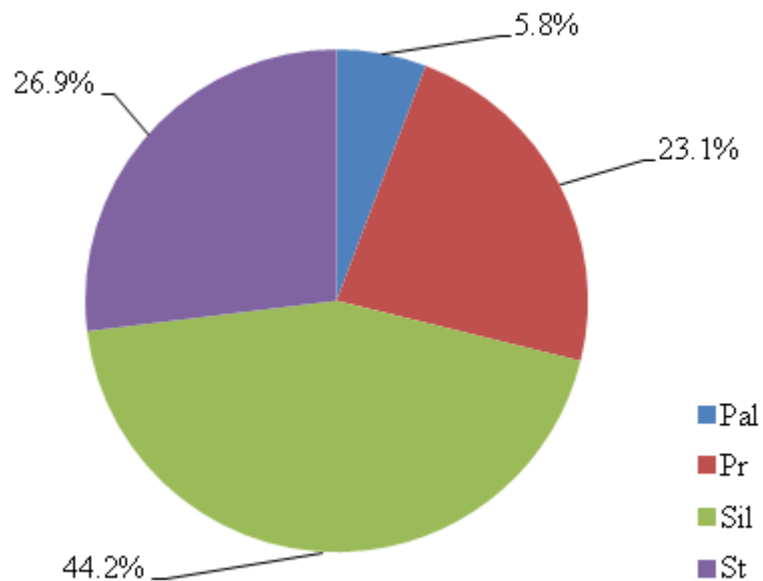


Рис. 3.1. Ценоморфічна структура ґрунтової макрофауни (частка від загальної кількості видів).

Умовні позначки: St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти

Відмінності між угрупованнями м. Мелітополя та м. Дніпра за ценоморфічною структурою статистично не вірогідні ($F = 1.18$, $p = 0.37$). Важливою частиною угруповання є степанти, які становлять 26.9 % від видового багатства угруповання. Дещо менша роль в угрупованні пратантів (23.1 %). Значно менша роль палюдантів (5.8 %). Таким чином, угруповання ґрунтової макрофауни має риси амфіценозу, в якому на фоні переважання лісової компоненти значно представлена степова та лучна складова.

Деревинні насадження в міських парках формують загальне лісове оточення, хоч не формують стійкого лісового моноценозу. Рекреація та інші форми антропогенного впливу не дозволяють сформуватися лісовому моноценозу або псевдомоноценозу.

У трофічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни переважають сапрофаги та хижаки (36.5 % від загальності кількості видів). Відмінності між угрупованнями м. Мелітополя та м. Дніпра за трофоморфічною структурою статистично не вірогідні ($F = 0.91$, $p = 0.49$) (рис. 3.2).

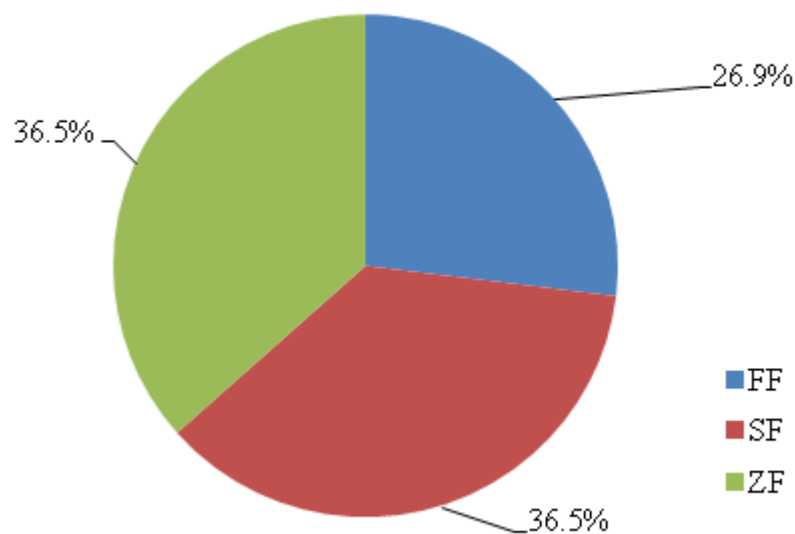


Рис. 3.2. Трофічна структура ґрунтової макрофауни (частка від загальної кількості видів).

Умовні позначки: SF – сапрофаги, FF – фітофаги, ZF – зоофаги

Дещо менша частка фітофагів (26.9 %). Для сільвантів кількість сапрофагів та зоофагів рівна (39.1 %), та, відповідно, кількість фітофагів, значно менша (21.7 %). Серед степантів переважають фітофаги (50.0 %). Зоофаги становлять 28.6 %, а сапрофаги – 21.4 %. Серед пратантів переважають зоофаги (50.0 %). Дещо менша роль сапрофагів (33.3 %) та найменше значення мають фітофаги (16.7 %). Серед палюдантів представлені тільки сапрофаги. Трофічний аспект може дозволити розшифрувати значення в угрупованні ценотичних складових. Трофічна структура сільвантів повторює трофічну

структуру угруповання в цілому. З урахуванням переважання в угрупованні в цілому, це дозволяє розглядати сільвантів як функціональну основу угруповання ґрунтової фауни зелених насаджень загального користування.

Серед степантів переважають фітофаги, що повністю відповідає типовій трофічній структурі степових зональних угруповань. Ця особливість з урахуванням пропорційної представленості зоофагів та сапрофагів дозволяє оцінити як функціонально стійку структуру угруповання степантів.

Переважає у пратантів зоофагів вказує на піонерний характер такого угруповання. Хижаки – це дуже мобільна складова угруповання, яка здатна швидко поширюватися в нестабільному середовищі. Таким чином, динамічною складовою угруповання, яка є наслідком порушуючих зовнішніх впливів, є група пратантів. Палюданти представлені тільки однією трофічною групою. До її складу входять *Trachelipus rathkii*, *Silpha carinata*, та *Zonitoides nitidus*. Ці тварини здатні заселяти окремі локуси простору зі скупченням органічних решток з підвищеною вологістю. Слід відзначити, що практики менеджменту паркових насаджень не сприяють формуванню таких осередків біорізноманіття, тому функціональна роль палюдантів незначна, а їх позиція в угрупованні є нестабільною.

У топomorphicній структурі угруповання переважають епігейні форми (65.4 %) (рис. 3.3). Їм значно поступаються ендегейні (32.7 %). Тільки один вид представляє норних ґрунтових тварин – *D. nassonovi*. Відмінності між угрупованнями м. Мелітополя та м. Дніпра за топomorphicною структурою статистично не вірогідні ($F = 0.91$, $p = 0.49$).

Сільванти та степанти не суттєво відрізняються за структурою топomorphic (епігейних форм 69.6 та 64.3 %, а ендегейних – 30.4 та 28.6 % відповідно). До степантів віднесено єдиного норного вида. Серед пратантів ендегейні та епігейні форми представлені однаково, а серед палюдантів усі види є епігейними. Слід відзначити, що кількість видів є першим кроком для характеристики топічних угруповань. Розгорнуту картину ролі топічних форм можна одержати при аналізі чисельності та біомаси.

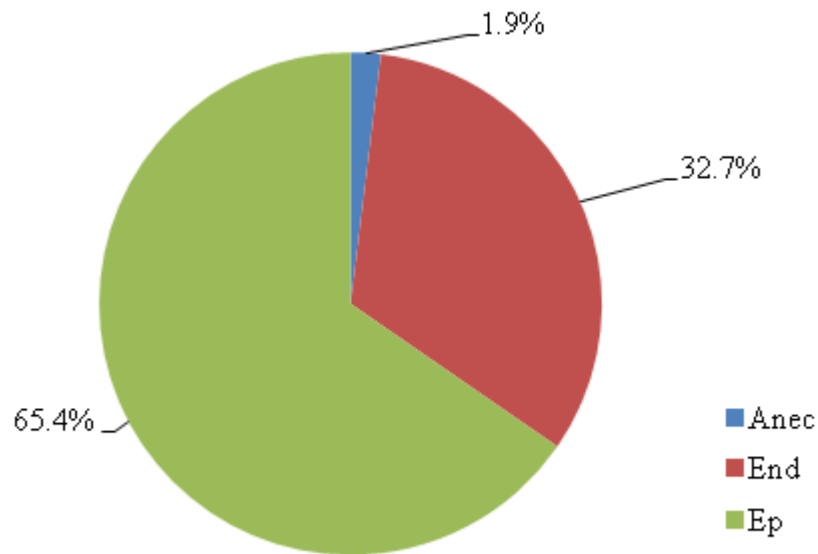


Рис. 3.3. Топоморфічна структура ґрунтової макрофауни (частка від загальної кількості видів).

Умовні позначки: End – ендегейні, Ep – епігейні, Anec – норники

В угрупованні переважають мезофіли (50.0 %), що є типовим для лісового ценозу (рис. 3.4). Відмінності між угрупованнями м. Мелітополя та м. Дніпра за гігоморфічною структурою статистично не вірогідні ($F = 1.29$, $p = 0.34$). Гігрофіли становлять 26.9 %, а ксерофіли – 23.1 %. Мезофіли переважають серед пратантів (75.0 %), дещо менше їх серед сільвантів (52.2 %). Тільки третину степантів становлять мезофіли (35.7 %). Найбільша частка ксерофілів серед степантів (64.3 %). Ксерофіли становлять 13.0 % від загальної кількості видів сільвантів.

Усі палюдданти є гігрофілами. Гігрофіли складають 34.8 % сільвантів та 25.0 % пратантів. Таким чином, практично усі ценоморфи, за винятком палюддантів, представлені спектром гігоморф, який є специфічним для кожної з ценоморф. Так, переважно ксерофілами є степанти, хоч деяка частина видів є мезофілами. Переважно мезофілами є сільванти, хоч вони також представлені і ксерофілами і гігрофілами. Переважно мезофілами є пратанти. У якості мінорної гігоморфи у пратантів представлені тільки гігрофіли. Як було

вказано, палюданти є винятково гігрофілами. Таким чином, гігоморфічне різноманіття ценоморф забезпечує стійкість перебігу різних типів кругообігу речовин та потоку енергії за різних умов вологості середовища.

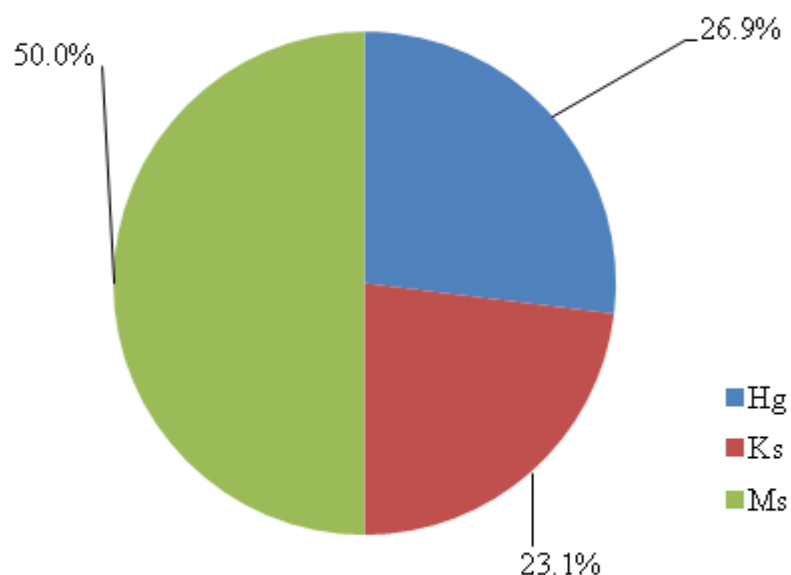


Рис. 3.4. Гігоморфічна структура ґрунтової макрофауни (частка від загальної кількості видів).

Умовні позначки: Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли

В трофоценоморфічній структурі угруповання переважають мегатрофоценоморфи (42.3 %) (рис. 3.5). Відмінності між угрупованнями м. Мелітополя та м. Дніпра за трофоценоморфічною структурою статистично не вірогідні ($F = 1.07$, $p = 0.42$). Важливе значення в угрупованні мають мезотрофоценоморфи (28.8 %). Роль ультрамегатрофоценоморф дещо менша (21.1 %). Епізодично в угрупованні зустрічаються оліготрофоценоморфи (7.7 %). Сильванти представлені переважно мега- та мезотрофоценоморфами (по 39.1 % вказані трофоморфи відповідно). Роль ультрамега- та оліготрофоценоморф значно менша (8.7 та 13.0 % відповідно). Степанти представлені переважно ультрамегатрофоценоморфами (57.1 %). Роль мега- та мезотрофоценоморф значно менша (28.6 та 14.3 % відповідно). Оліготрофоценоморфи серед степантів не представлені. Пратанти представлені

мегатрофоценоморфами (50.0 %). Дещо менша роль серед пратантів мезотрофоценоморф (33.3 %). Роль оліго- та ультрамегатрофоценоморф значна менша (8.3 % кожної трофоценоморфи відповідно). Палюданти представлені винятково мегатрофоценоморфами.

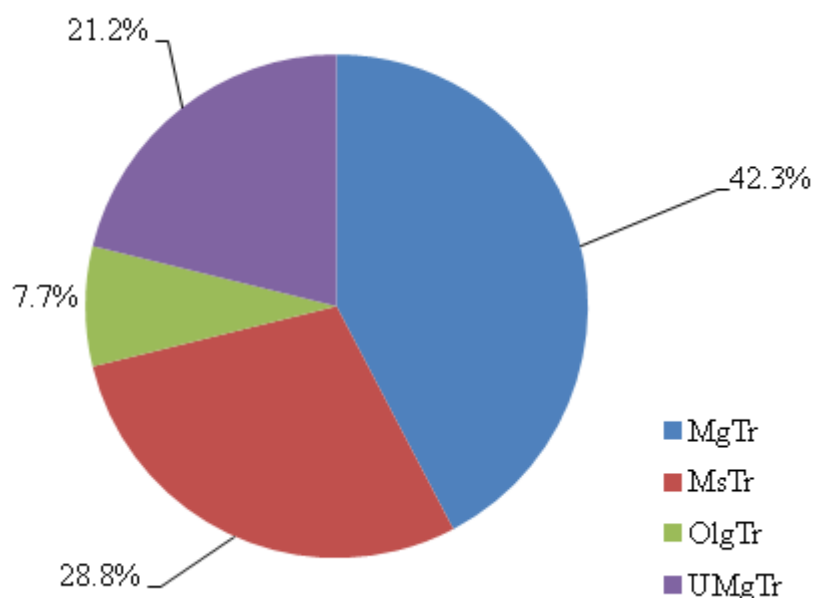


Рис. 3.5. Трофоценоморфічна структура ґрунтової макрофауни (частка від загальної кількості видів).

Умовні позначки: OlgTr – оліготрофоценоморфи, MsTr – мезотрофоценоморфи, MgTr – мегатрофоценоморфи, UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи

Таким чином, трофоценоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни індикує високий рівень родючості ґрунтів, у межах яких розміщені зелені насадження загального користування.

Відмінності між угрупованнями м. Мелітополя та м. Дніпра за фороморфічною структурою статистично не вірогідні ($F = 0.85$, $p = 0.58$). Тварини, які переміщуються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, переважають в угрупованні ґрунтової макрофауни (69.2 %) (Рис. 3.6). Найбільш поширена фороморфа, яка представлена тваринами, розміри тіла яких порівнянні із тріщинуватістю (28.8 %). Практично в однакових пропорціях представлені тварини, розміри тіла яких менші розмірів тріщинуватості ґрунту

(19.2 %) та розміри тіла яких більші порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті (21.2 %).

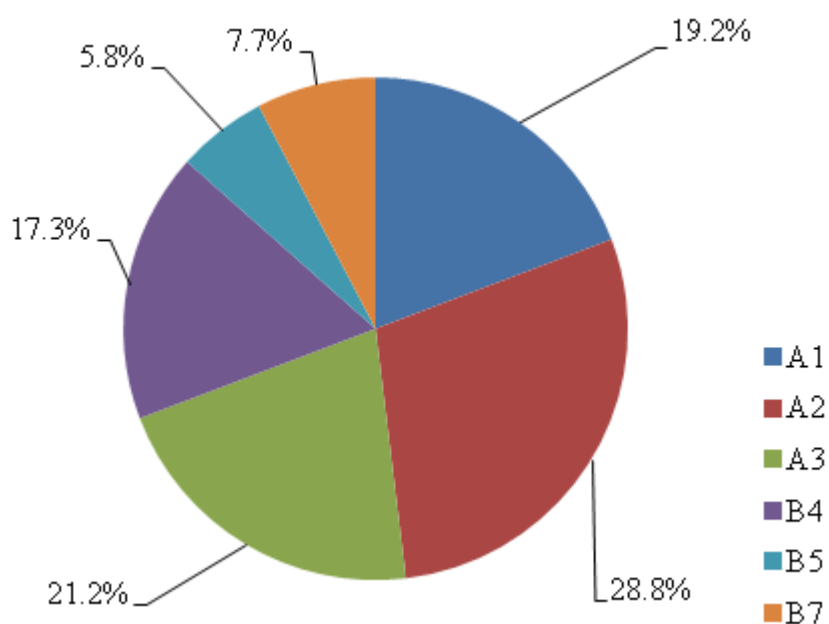


Рис. 3.6. Форморфічна структура ґрунтової макрофауни (частка від загальної кількості видів).

Умовні позначки: : А – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші розмірів тріщинуватості ґрунту, 2 – розміри тіла порівнянні із тріщинуватістю, 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті, 4 – переміщення зі зміною товщини тіла, 5 – переміщення без зміни товщини тіла, 6 – риття нір з допомогою кінцівок, 7 – С-подібна форма тіла

Серед форморф, які охоплюють активних утворювачів ходів у ґрунті, переважають тварини, які рухаються зі зміною товщини тіла (17.3 %). Тварини, які переміщуються без зміни товщини тіла, а також тварини з С-подібною формою тіла, представлені практично в рівній пропорції (5.8 та 7.7 % відповідно). Слід відзначити повну відсутність тварин, які активно прокладають ходи в ґрунті за допомогою кінцівок. Ця форморфа охоплює личинок та імаго комах, які пристосовані до риття твердого ґрунту в посушливих умовах (*Lethrus apterus*, личинки Tenebrionidae або Alleculidae).

Очевидно, що в паркових екосистемах формуються більш сприятливі умови, у яких існування такої формо морфи не є конкурентною перевагою.

Таким чином, форморфи, які здатні активно прокладати ходи в ґрунті є фактором формування його агрегатної структури, яка створює умови для пересування інших ґрунтових мешканців. Також агрегатна структура створює оптимальні умови для дихання ґрунтових тварин, що підтверджується структурою аероморф (рис. 3.7).

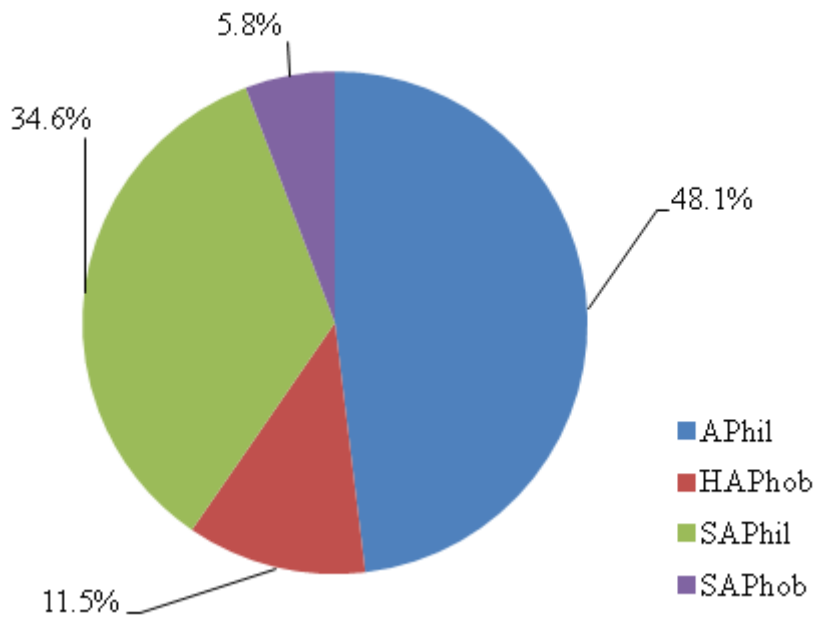


Рис. 3.7. Аероморфічна структура ґрунтової макрофауни (частка від загальної кількості видів).

Умовні позначки: APhil – аерофіли, SAPHil – субаерофіли, HAPHob – геміаерофоби, SAPHob – субаерофоби, APhob – аерофоби

Відмінності між угрупованнями м. Мелітополя та м. Дніпра за аероморфічною структурою статистично не вірогідні ($F = 1.11$, $p = 0.40$). В угрупованнях переважають аерофіли (48.1 %) та субаерофіли (34.6 %). Домінування аероморф, які чутливі до забезпечення повітрям для дихання, свідчить про задовільний повітряний режим в ґрунті зелених насаджень загального користування. Наявність геміаерофобів (11.5 %) та субаерофобів (5.8 %) вказує на можливість функціонування угруповання в періоди короткочасного дефіциту кисню в ґрунтовому повітрі, наприклад, під час

зливових опадів. Порівняння аналізу структури форморф та аероморф вказує на те, що значна територія зелених насаджень загального користування формується в умовах ґрунтового покриву, який характеризується сприятливими водно-фізичними властивостями, які обумовлені високим рівнем агрегатного структурування ґрунту. Таким чином, з одного боку, ґрунтові безхребетні, створюють та підтримують агрегатну структуру ґрунту. З іншого боку, сприятливі водно-фізичні режими надають можливості для формування різноманітного угруповання ґрунтових тварин. Рекреаційне навантаження може бути чинником погіршення агрегатної структури та водно-фізичних умов у ґрунті. Очевидно, що угруповання ґрунтової макрофауни володіє резервом для адаптації до існування в більш екстремальних умовах, а також може виступати у якості чутливого індикатора таких змін.

Важливим фактором наявності стійкої агрегатної структури ґрунту є наявність в ґрунті сполук кальцію, що може бути індиковано за допомогою карбонатоморф (рис. 3.8).

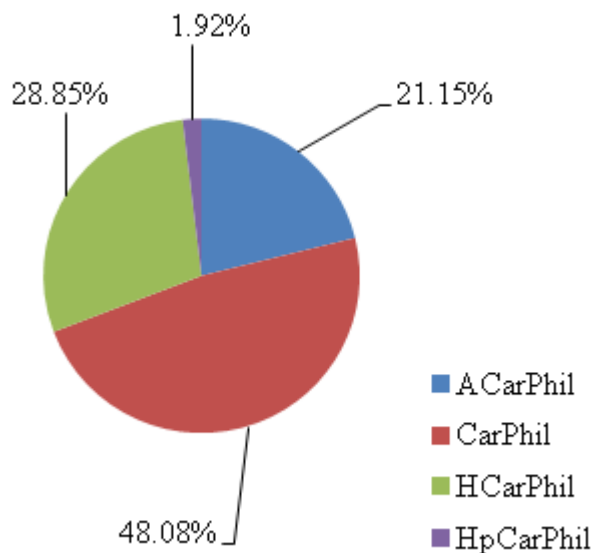


Рис. 3.8. Структура карбонатоморф ґрунтової макрофауни (частка від загальної кількості видів).

Умовні позначки: CarPhob – карбонатобоби, ACarPhil – акарбонатофіли, HCarPhil – гемікарбонатофіли, CarPhil – карбонатофіли, HpCarPhil – гіперкарбонатофіли

Відмінності між угрупованнями м. Мелітополя та м. Дніпра за структурою карбонатоморф статистично не вірогідні ($F = 0.97$, $p = 0.46$). В угрупованні найбільш представлені карбонатофіли (48.1 %). Дещо менше в угрупованні гемікарбонатофілів (28.8 %). Епізодично зустрічаються гіперкаронатофіли (1.9 %). Таким чином, ґрунтові тварини, які тією або іншою мірою чутливі до наявності в ґрунті карбонатів (кальцію або магнію), становлять 78.8 % від загальної кількості видів. Частка акарбонатофілів, таким чином, становить 21.2 %. Карбонатофоби в структурі відсутні. Таким чином, структура карбонатоморф угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування вказує на високий рівень забезпечення ґрунту сполуками кальцію, що є важливою умовою структуроутворення та формування водостійкої агрегатної структури. У поєднанні з відомостями про трофічну структуру, це свідчить про сприятливі умови для утворення гумусу та підтримання родючості ґрунту.

Екоморфічний аналіз дозволяє надати розгорнуту екологічну характеристику структури та функціональних особливостей угруповань ґрунтової макрофауни. Основу екоморфічного аналізу становить характеристика структури ценоморф як показника співвідношення найбільш головних типів кругообігу речовин та потоку енергії. Важливим моментом аналізу є встановлення кореляції між ценоморфічною структурою тваринного та рослинного покриву. Тваринне населення є більш динамічною складовою екосистеми, що зумовлює його індикаційне значення для визначення напрямків трансформації як природних, так і штучних екосистем. Деревинні рослини штучного насадження задають формально лісовий вигляд екологічній системі. Пертинентний вплив лісової рослинності сприяє створенню найбільш сприятливих умов для рекреації, а також виконання інших екосистемних сервісів парковими насадженнями. Одержані результати вказують на те, що на рівні тваринного населення ґрунту також переважаючою є лісова ценоморфа. Але тваринне населення загалом має амфіценотичний характер. До складу угруповання також входять сільванти та пратанти, та в дуже не великій

кількості – палюданти. Таку ценоморфічну структуру можна розглядати як гнучку.

ВИСНОВКИ ЗА РОЗДІЛОМ

1. У досліджених екосистемах в межах зелених насаджень загального користування м. Дніпро та Мелітополь виявлено 53 видів ґрунтової макрофауни з 48 родів та 32 родин, 13 порядків, 7 класів та 3 типів. Екологічна характеристика видів макрофауни може бути здійснена у термінах системи екоморф, яка включає ценоморфи, трофоморфи, топоморфи, гігроморфи, трофоценоморфи, форо морфи, аероморфи та карбонатоморфи.

2. У ценоморфічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування переважають сільванти (44.2 % від видового багатства угруповання). Угруповання ґрунтової макрофауни має риси амфіценозу, в якому на фоні переважання лісової компоненти значно представлена степова та лучна складова. У трофічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни переважають сапрофаги та хижаки (36.5 % від загальності кількості видів). Трофічний аспект може дозволити розшифрувати значення в угрупованні ценотичних складових. Трофічна структура сільвантів повторює трофічну структуру угруповання в цілому. Це дозволяє розглядати сільвантів як функціональну основу угруповання ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування.

3. У топоморфічній структурі угруповання переважають епігейні форми (65.4 %) та їм значно поступаються ендегейні (32.7 %). Тільки один вид представляє норних ґрунтових тварин – *D. nassonovi*. В угрупованні переважають мезофіли. Ценоморфи представлені специфічним спектром гігроморф. Переважно ксерофілами є степанти. Переважно мезофілами є сільванти. Переважно мезофілами є пратанти. Палюданти є винятково гігрофілами. Гігроморфічне різноманіття ценоморф забезпечує стійкість перебігу різних типів кругообігу речовин та потоку енергії за різних умов вологості середовища.

4. В трофоценоморфічній структурі угруповання переважають мегатрофоценоморфи. Трофоценоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни індикує високий рівень родючості ґрунтів, у межах яких розміщені зелені насадження загального користування.

5. Тварини, які переміщуються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, переважають в угрупованні ґрунтової макрофауни (69.2 %). Форморфи, які здатні активно прокладати ходи в ґрунті є фактором формування його агрегатної структури, яка створює умови для пересування інших ґрунтових мешканців. Також агрегатна структура створює оптимальні умови для дихання ґрунтових тварин, що підтверджується структурою тероморф. В угрупованні переважають аерофіли (48.1 %) та субаерофіли (34.6 %). Домінування аероморф, які чутливі до забезпечення повітрям для дихання, свідчить про задовільний повітряний режим в ґрунті зелених насаджень загального користування.

6. Важливим фактором наявності стійкої агрегатної структури ґрунту є наявність в ґрунті сполук кальцію, що може бути індиковано за допомогою структури карбонатоморф. В угрупованні найбільш представлені карбонатофіли (48.1 %). Структура карбонатоморф угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування вказує на високий рівень забезпечення ґрунту сполуками кальцію, що є важливою умовою структуроутворення та формування водостійкої агрегатної структури. У поєднанні з відомостями про трофічну структуру, це свідчить про сприятливі умови для утворення гумусу та підтримання родючості ґрунту.

РОЗДІЛ 4.**ЕКОМОРФІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ВИДІВ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ
ТА ОРДИНАЦІЯ УГРУПОВАНЬ****4.1. УГРУПОВАННЯ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ ЗА УМОВ ВИСОКОГО
РІВНЯ РЕКРЕАЦІЙНОГО НАВАНТАЖЕННЯ**

Лісопаркові насадження зазнають комплексного впливу джерелом якого є антропогенний тиск, який має у цілому в міському середовищі та рекреаційне навантаження, яке пов'язане з відвідуванням парків населенням з ціллю відпочинку [349,350]. Зручність для відвідування та естетичне значення є дещо протилежними до досягнення таких функцій міських лісів, як стійкість та максимізація зв'язування вуглецю та продукування кисню [351]. Підтримання біотичного різноманіття також є дуже напруженою функцією, так як значний рекреаційний тиск у поєднанні з негативним впливом різноманітних антропогенних факторів негативно впливає на можливість утворення оселищ, які здатні підтримувати високий рівень біологічного різноманіття [352]. У цьому аспекті особливе значення мають ґрунтові безхребетні. Захисна здатність ґрунту забезпечує умови існування угруповань ґрунтової фауни, які мають високий рівень чисельності та різноманіття [353]. Слід відзначити, що ґрунтова фауна є безпосереднім актором, який виконує цілий ряд функцій, які заявлені як притаманні лісовим насадженням в міському середовищі. Важливими учасниками процесу гуміфікації є ґрунтові тварини. Саме процес гуміфікації є механізмом зв'язування вуглецю в стані стійких органічних сполук, які формують пул органічної речовини ґрунту [15]. В свою чергу процеси мінералізації, які активуються ґрунтовими тваринами, створюють умови для забезпечення рослин поживними речовинами, що є фактором родючості ґрунту [354]. Як наслідок – ґрунтові тварини регулюють інтенсивність продукування первинної продукції, від чого залежить виконання зеленими насадженнями загального користування їх екосистемних послуг. Ґрунтові тварини є фактором

грунтоутворення. Для міського середовища ще значить вплив на інтенсивність процесів розкладання токсичних речовин, депонування та іммобілізацію важких металів та радіонуклідів [121]. Також участь тварин у ґрунотворному процесі визначає гідрологічні властивості ґрунту, що впливає на водний режим ґрунтів та інтенсивність ерозії.

Різноманіття функцій ґрунтової макрофауни може бути представлене та кількісно оцінено за допомогою екоморфічного підходу. Приналежність виду тварин до певної екоморфи вказує на певний аспект її адаптації до умов середовища. На рівні угруповання сукупність представників різних екоморф формує екоморфічну структуру угруповання, яка вказує на адаптацію угруповання в цілому до прояву певного екологічного режиму (умов вологості або трофності), або на інтенсивність або локацію того або іншого екологічного процесу. Екоморфічний підхід показав свої інформаційну цінність для діагностики як природних ґрунтів, так і техноземів [242,334,355]. Цей підхід є ефективним для оцінки стану угруповань ґрунтової макрофауни заповідних територій [356–358]. Важливою науковою проблемою є дослідження можливості застосування екоморфічного підходу для оцінки впливу рекреації на ґрунтову біоту.

У цьому розділі дисертації ми проведемо ординацію угруповань за допомогою двох підходів: ОМІ-аналізу [36,359,360] та RLQ-аналізу [36,38,361]. Ідеологія ОМІ-ординації полягає у застосуванні концепції екологічної ніші для пояснення закономірностей організації угруповання. В свою чергу RLQ-ординація дозволяє перевірити гіпотезу про те, що екологічні властивості видів (у широкому розуміння – так званні *traits*) здатні пояснити патерни, які формуються в структурі угруповання. Таким чином, застосуванні цих підходів для ординації угруповання ґрунтової макрофауни дозволяє перевірити наступні припущення. 1). Угруповання ґрунтової макрофауни в зоні рекреації є організованими внаслідок взаємозв'язку з властивостями середовища та структурування екологічних ніш ґрунтових тварин. 2). Екоморфи ґрунтових тварин є інформаційно цінними характеристиками екологічних властивостей

макрофауни, які здатні пояснити певні аспекти структурування угруповань ґрунтових тварин в умовах рекреації.

На досліджуваній ділянці виявлено 34 види ґрунтових тварин (табл. 4.1). Щільність населення ґрунтової макрофауни становить 376.53 екз./м². Дощові черв'яки є найчисленною та різноманітною групою сапрофагів у межах полігона й представлені 3 видами. Чисельність населення дощових черв'яків становить 66,78% від загальної чисельності макрофауни. Серед дощових черв'яків переважає за чисельністю ґрунтовий середньоюрусний вид *Aporrectodea trapezoides*. Чисельність популяції цього виду становить 209,91 екз./м². Поряд з указаним видом ґрунтового дощові черв'яки представлені також *Aporrectodea rosea*, а норні – *Dendrobaena nassonovi*. Чисельність коконів дощових черв'яків становить 20.57 шт./м². Гігроморфи дощових черв'яків представлені ксерофілами й мезофілами. Серед дощових черв'яків зустрічаються пратанти та степанти. Таким чином, комплекс дощових черв'яків досліджуваного полігона багаточисельний і різноманітний як у таксономічному, так і екологічному аспектах. Крім дощових черв'яків до трофічної групи сапрофагів належать ендегейні енхитреїди (9.60 екз./м²), епігейні кивсяки *Megaphyllum rossicum* (29.71 екз./м²), личинки та імаго *Silpha carinata* (0,30 екз./м²), личинки *Chloromyia formosa* (0.15 екз./м²) та мокриці *Trachelipus rathkii* (0,15 екз./м²) і *Armadillidium vulgare* (0,15 екз./м²).

Хижі губоногі багатоніжки представлені власне ґрунтовою землянкою *Geophilus proximus* (0.76 екз./м²), для свого переміщення вони використовують систему ґрунтових нір і тріщин та епігейною кістянкою *Lithobius curtipes* (0,15 екз./м²). Хижаки також представлені імаго жужелиць (*Brachinus crepitans*, *Calathus fuscipes*, *Harpalus distinguendus*, *Harpalus affinis*, *Ophonus azureus*, *Poecilus versicolor*), імаго коротконадкрилих жуків (*Staphylinus erythropterus* і *Philonthus decorus*), личинками *Harpalus affinis*, *Malthodes marginatus*, *Tabanus bromius* і павуками.

Таблиця 4.1. Видовий склад, екологічні характеристики та чисельність ґрунтової макрофауни

Вид	Ценоморфа	Трофоморфа	Топоморфа	Гігоморфа	Трофоцено- морфа	Форморфа	Аероморфа	Карбонатно- морфа	Фаза	Щільність±ст. помилка, екз./м ²
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	Pr	SF	End	Ms	OlgTr	B4	APhil	HCarPhil	imago	208.91±15.93
<i>Aporrectodea rosea</i>	St	SF	End	Ms	MsTr	B4	SAPhil	CarPhil	imago	31.39±2.75
<i>Dendrobaena nassonovi</i>	St	SF	Anec	Ks	UMgTr	B4	SAPhil	CarPhil	imago	11.89±1.65
<i>Lumbricidae sp.</i>	Sil	SF	End	Ms	UMgTr	B4	APhil	CarPhil	cocoon	20.57±2.52
<i>Enchytraeus sp. 1</i>	Pr	SF	End	Hg	MgTr	A1	SAPhil	CarPhil	imago	9.60±1.14
<i>Pardosa lugubris</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	MsTr	A2	SAPhil	ACarPhil	imago	0.15±0.15
<i>Geophilus proximus</i>	Pr	ZF	End	Ms	MgTr	A2	SAPhil	HCarPhil	imago	0.76±0.33
<i>Lithobius curtipes</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	OlgTr	A1	SAPhil	ACarPhil	imago	0.15±0.15
<i>Megaphyllum rossicum</i>	Sil	SF	Ep	Ms	MsTr	A2	APhil	ACarPhil	imago	29.71±2.86
<i>Malthodes marginatus</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	MsTr	A2	SAPhil	ACarPhil	larvae	0.15±0.15
<i>Brachinus crepitans</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	MgTr	A1	APhil	HCarPhil	imago	0.46±0.33
<i>Calathus fuscipes</i>	St	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A2	APhil	HCarPhil	imago	0.15±0.15
<i>Harpalus affinis</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A2	APhil	HCarPhil	imago	4.88±1.33
<i>Harpalus affinis</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A2	APhil	HCarPhil	larvae	1.68±0.53
<i>Harpalus distinguendus</i>	St	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A3	APhil	HCarPhil	imago	0.30±0.30
<i>Ophonus azureus</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	MgTr	A2	APhil	CarPhil	imago	0.15±0.15
<i>Poecilus versicolor</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	MgTr	A1	SAPhil	CarPhil	imago	0.15±0.15

Вид	Ценоморфа	Трофоморфа	Топоморфа	Гігоморфа	Трофоцено- морфа	Формоморфа	Аероморфа	Карбонаго- морфа	Фаза	Щільність±ст. помилка, екз./м ²
<i>Cetonia aurata</i>	Sil	SF	End	Ms	UMgTr	B7	SAPhil	CarPhil	larvae	0.15±0.16
<i>Otiorhynchus raucus</i>	Sil	FF	End	Ks	MgTr	B7	HAPhob	CarPhil	larvae	1.98±0.64
<i>Silpha carinata</i>	Pal	SF	Ep	Hg	MgTr	A3	HAPhob	ACarPhil	imago	0.30±0.22
<i>Silpha carinata</i>	Pal	SF	Ep	Hg	MgTr	A3	HAPhob	ACarPhil	larvae	0.30±0.21
<i>Philonthus decorus</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	OlgTr	A1	APhil	ACarPhil	imago	0.30±0.22
<i>Staphylinus erythropterus</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	MsTr	A1	SAPhil	ACarPhil	imago	0.15±0.15
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	St	FF	End	Ms	UMgTr	B7	SAPhil	CarPhil	larvae	1.83±0.59
<i>Chloromyia formosa</i>	Sil	SF	Ep	Hg	MgTr	A2	SAPhob	HCarPhil	larvae	0.15±0.15
<i>Tabanus bromius</i>	Pr	ZF	End	Ms	MsTr	B5	SAPhil	CarPhil	larvae	0.30±0.21
<i>Agrotis segetum</i>	Sil	FF	End	Ks	MsTr	B4	SAPhil	CarPhil	larvae	1.52±0.63
<i>Armadillidium vulgare</i>	Sil	SF	Ep	Ms	MgTr	A3	APhil	CarPhil	imago	0.15±0.15
<i>Trachelipus rathkii</i>	Pal	SF	Ep	Hg	MgTr	A3	HAPhob	CarPhil	imago	0.15±0.15
<i>Chondrula tridens</i>	St	FF	Ep	Ks	MgTr	A3	APhil	CarPhil	imago	5.33±1.20
<i>Helix albescens</i>	St	FF	Ep	Ks	MgTr	A3	APhil	HCarPhil	imago	15.24±2.12
<i>Monacha cartusiana</i>	Sil	FF	Ep	Ks	MgTr	A2	APhil	CarPhil	imago	0.15±0.15
<i>Limacus maculatus</i>	Sil	FF	End	Ms	MgTr	B4	SAPhob	ACarPhil	imago	0.15±0.16

Умовні позначки: ценоморфи: St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; трофоморфи: SF – сапрофаги, FF – фітофаги, ZF – зоофаги; топоморфи: End – ендегейні, Ep – епігейні, Anec – норники; гігоморфи: Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гідрофіли, Uhg –

ультрагірофіли; трофоценоморфи: OlgTr – оліготрофоценоморфи, MsTr – мезотрофоценоморфи, MgTr – мегатрофоценоморфи, UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; форморфи: А – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші розмірів тріщинуватості ґрунту, 2 – розміри тіла порівнянні із тріщинуватістю, 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті, 4 – переміщення зі зміною товщини тіла, 5 – переміщення без зміни товщини тіла, 6 – риття нір з допомогою кінцівок, 7 – С-подібна форма тіла; аероморфи: APhil – аерофіли, SAPHil – субаерофіли, HAPhob – геміаерофоби, SAPHob – субаерофоби, APhob – аерофоби; карбонатоморфи: CarPhob – карбонатфоби, ACarPhil – акарбонатфіли, HCarPhil – гемікарбонатфіли, CarPhil – карбонатфіли, HpCarPhil – гіперкарбонатфіли

Група фітофагів різноманітна й представлена личинками підгризаючих совок (*Agrotis segetum*), пластинчастовусих жуків (*Rhizotrogus aestivus*), жуків-слоників (*Otiorhynchus raucus*) і молюсками (*Limacus maculatus*, *Chondrula tridens*, *Helix albescens*, *Monacha cartusiana*).

Основу ценоморфічної структури ґрунтової макрофауни за кількістю видів становлять сільванти (45,5%) та пратанти (24,2%) (рис. 4.1) Дещо менше степантів (21.2 %) та палю дантів (9.1 %). За чисельністю видів ситуація дещо інша – основу ценоморфічної структури макрофауни становлять пратанти (64.5% за чисельністю), трохи менше степантів (19.1%) та сільвантів (16.1 %) та одинично зустрічаються палюданти (0,2%) (рис. 4.2). Особливості екоморфічної структури населення за кількістю видів указують на потенціал заселення даного біотопу, який визначається умовами оточення. У свою чергу екоморфічна структура за чисельністю видів вказує на те, які екологічні групи мають переваги в даній екосистемі, що залежить від конкретних умов даного біотопу. Таким чином, досліджена екосистема формується в умовах переважно лучно-лісового оточення, а специфіка умов, які сформовані в даній екосистемі, є степо-лучною.

Лісова ценоморфа, яка представлена значною різноманітністю видів, поступається своєю чисельністю порівняно з іншими ценоморфами. Болотні види представлені певною кількістю, але за чисельністю ця ценоморфа практично зникає з угруповання. Серед гігморф за кількістю видів переважають мезофіли (57.6%), дещо менше гігрофілів (24.2%) та ксерофілів (18.2%). За чисельністю видів у гігморфічній структурі значно переважають мезофіли (86.4%), трохи менше ксерофілів (10.4%) і гігрофілів (3.22%). Таким чином, загальні умови, в яких формується населення досліджуваного біотопу, є мезофільними. Специфіка конкретних умов полягає у зсуві в бік більшої мезофітизації за рахунок зменшення частки як ксерофільних, так і гігрофільних видів. Таким чином, дане угруповання є стенотопно мезофільним. У структурі трофоценоморф за кількістю видів переважають мегатрофоценоморфи (45.5%) та ультрамегатрофоценоморфи (24.2%).

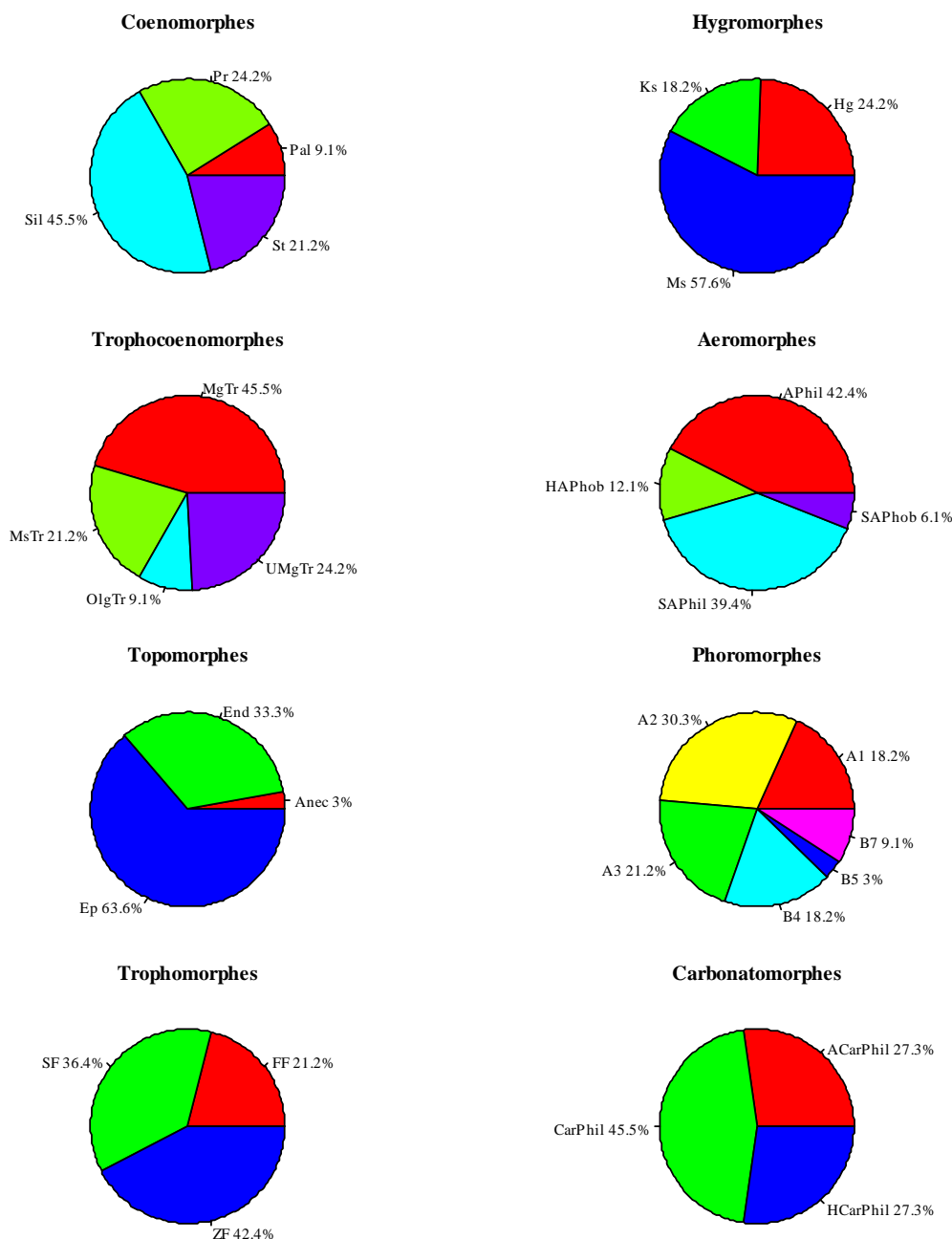


Рис. 4.1. Екологічна структура ґрунтової макрофауни (% за кількістю видів)
 Цеценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти;
 гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли;
 трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи;
 UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли;
 SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes):
 CarPhob – карбонатобоби; ACarPhil – акарбонатобіли; HemiCarPhil – гемікарбонатобіли;
 CarPhil – карбонатобіли, HyperCarPhil – гіперкарбонатобіли; топоморфи (Topomorphes):
 End – ендогейні, Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes):
 А – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; В – активне прокладання ходів;
 1 – розміри тіла менші за тріщини у ґрунті; 2 – розміри тіла, співрозмірні з тріщинами;
 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами чи тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла;
 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла;
 трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

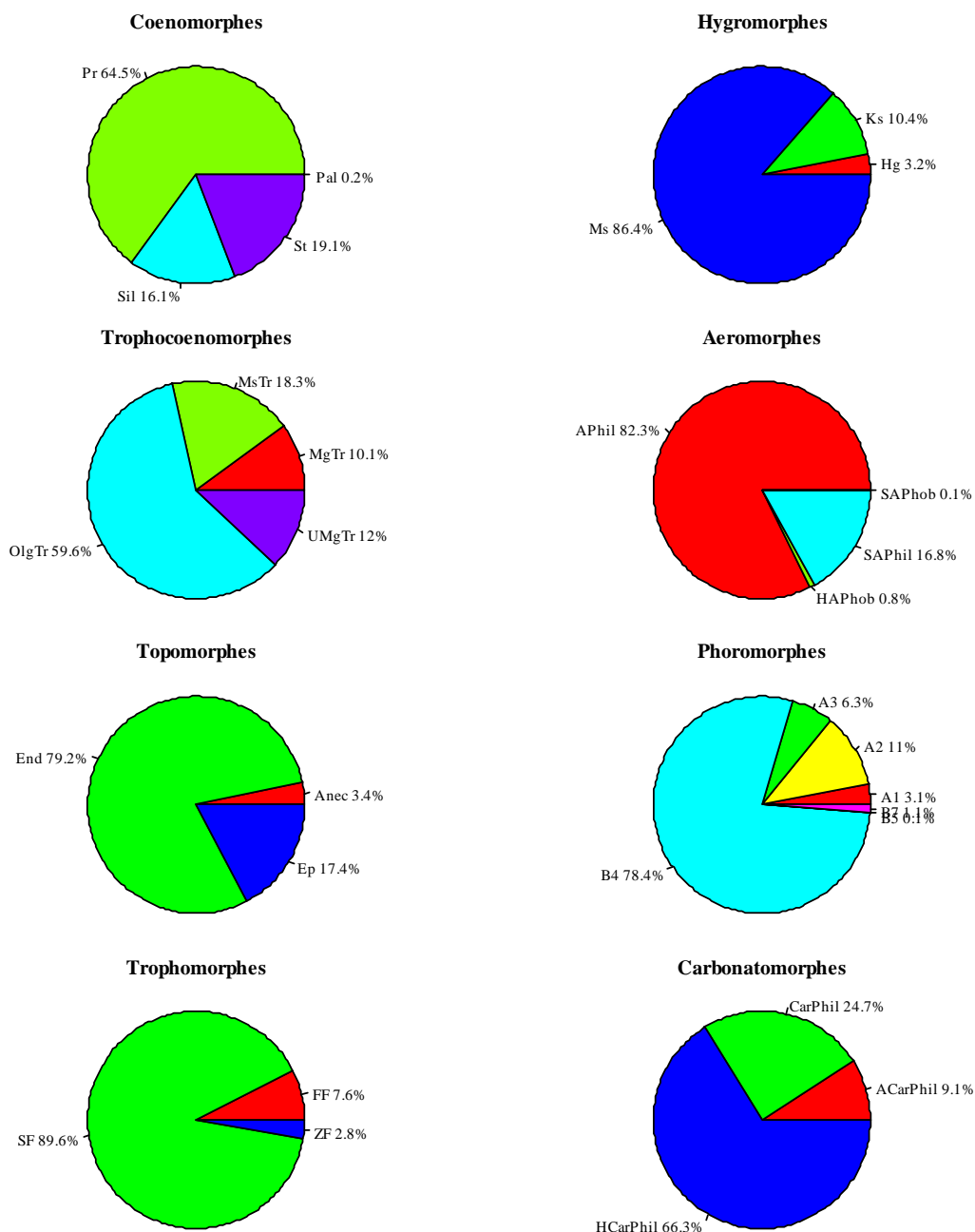


Рис. 4.2. Екологічна структура ґрунтової макрофауни (% за чисельністю видів)
 Ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти;
 гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли;
 трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи;
 UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли;
 SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes):
 CarPhob – карбонатобоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли;
 CarPhil – карбонатофіли, HyperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes):
 End – ендогейні, Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A –
 переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів;
 1 – розміри тіла менші за тріщини у ґрунті; 2 – розміри тіла, співрозмірні з тріщинами;
 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами чи тріщинами в ґрунті;
 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла;
 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги;
 F – фітофаги; ZF – зоофаги

Частка мегатрофоценоморф (21.2 %) та оліготрофоценоморф (9.1 %) дещо менша. За чисельністю видів позиції вказаних екоморф змінюються місцями: лідером стають представники оліготрофоценоморф (59.6%), їм значно поступаються мезотрофоценоморфи (18.3%). Частка інших трофоценоморф значно менша. Це дозволяє стверджувати, що екосистема формується в умовах рівня трофності едафотопу, який може бути охарактеризований як ультрамега-мегатрофний, у той час як конкретні умови екосистеми змінюють трофічний рівень на оліготрофний.

За кількістю видів серед аероморф переважають аерофіли (42.4%) та субаерофіли (39.4 %). За чисельністю частка аерофілів значно зростає (82.3 %). Отже, особливістю тваринного населення ґрунту даної екосистеми є його висока потреба в достатньому рівні аерації ґрунту.

Серед топоморф переважають епігейні форми (63.3 %). Частка ендегейнних видів менше практично у два рази (33.3 %). Норники складають 3 %. За чисельністю видів ендегейні види значно переважають (79.2 %). Це свідчить про сприятливі умови для існування педобіонтів у ґрунті, а з іншого боку – про значний тиск на підстилковий блок в умовах рекреації в зелених насадженнях загального користування.

Фороморфи за кількістю видів представлені широким діапазоном, які значною мірою представлені в рівній мірі. За чисельністю серед фороморф значно переважають види, які здатні прокладати ґрунтові ходи зі зміною форми тіла (78.4 %).

Представленість трофоморфи за кількістю видів є досить вирівняною. Зоофаги становлять 42.4 % від кількості видів, сапрофаги – 36.4 %, фітофаги – 21.2 %. За чисельністю значно переважають сапрофаги (89.6 %). Зоофаги становлять 7.6 %, а фітофаги – 2.8 %.

Серед карбонатоморф за кількістю видів переважають карбонатофіли (45.5 %). Акарбонатофіли та гемікарбонатофіли предсатвлені у рівних пропорціях (27.3 %). За чисельністю видів переважають гемікарбонатофіли (66,3%). Акарбонатофіли становлять 9.1 %, а карбонатофіли – 24.7 %.

Властивості ґрунту розглянуті нами як детермінанти екологічного простору угруповання макрофауни (табл. 4.2). Для твердості ґрунту в досліджуваній ділянці характерне збільшення зі зростанням глибини. У верхньому ґрунтовому шарі середня твердість становить 1.41 ± 0.049 МПа, а в нижньому – 3.75 ± 0.059 МПа.

Таблиця 4.2. Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни та їх кореляції з осями, які одержані в результаті ОМІ- та RLQ-аналізів (наведені статистично вірогідні коефіцієнти для $p < 0.05$)

Параметри середовища	Середнє \pm ст. помилка	Персентиль		CV,%	ОМІ-вісь 1	ОМІ-вісь 2	RLQ-вісь 1	RLQ-вісь 2
		2,5%	97,5%					
<i>Твердість ґрунту на глибині, МПа</i>								
0–5 см	1.41 \pm 0.049	0.60	2.50	35.87	-0.15	-0.11	-0.12	0.14
5–10 см	1.86 \pm 0.052	0.90	2.90	28.52	-0.23	-0.11	-0.26	0.05
10–15 см	2.23 \pm 0.064	1.00	3.50	29.51	-0.24	-0.05	-0.16	-0.01
15–20 см	2.55 \pm 0.079	1.20	4.30	31.69	-0.21	-0.04	-0.09	-0.06
20–25 см	2.56 \pm 0.052	1.70	3.67	20.90	-0.21	-0.03	-0.27	0.04
25–30 см	2.59 \pm 0.060	1.65	4.30	23.70	-0.27	0.01	-0.27	-0.18
30–35 см	2.70 \pm 0.059	1.60	4.00	22.36	-0.26	-0.02	-0.32	-0.16
35–40 см	2.80 \pm 0.059	1.70	4.00	21.57	-0.27	0.00	-0.35	-0.05
40–45 см	2.91 \pm 0.058	1.90	4.10	20.48	-0.26	-0.02	-0.23	-0.14
45–50 см	3.05 \pm 0.061	2.00	4.40	20.55	-0.26	-0.01	-0.25	0.13
50–55 см	3.28 \pm 0.067	2.25	4.53	21.01	-0.28	0.01	-0.21	0.12
55–60 см	3.39 \pm 0.069	2.20	4.50	20.71	-0.29	-0.01	-0.18	0.21
60–65 см	3.50 \pm 0.065	2.30	4.80	19.05	-0.27	0.00	-0.19	0.05
65–70 см	3.54 \pm 0.067	2.30	5.00	19.40	-0.27	0.02	-0.21	0.07
70–75 см	3.54 \pm 0.067	2.30	4.80	19.33	-0.22	0.02	-0.11	-0.02
75–80 см	3.62 \pm 0.065	2.30	5.00	18.45	-0.26	0.04	-0.13	-0.12
80–85 см	3.70 \pm 0.072	2.00	5.15	19.96	-0.26	0.03	-0.15	-0.13
85–90 см	3.69 \pm 0.082	2.30	5.30	22.85	-0.26	0.04	-0.11	-0.13
90–95 см	3.75 \pm 0.058	2.60	5.00	15.95	-0.24	0.01	-0.23	-0.30
95–100 см	3.75 \pm 0.059	2.60	5.00	16.12	-0.24	0.01	-0.23	-0.30
<i>Фізичні властивості ґрунту</i>								
Електропровід	0.11 \pm 0.004	0.04	0.19	38.10	0.02	-0.13	0.14	0.41

ність, дСм/см								
Вологість, %	22.8±0.33	16.00	29.01	14.67	0.08	-0.09	0.15	0.48
<i>Дистанції до пішохідних доріжок та дерев</i>								
Дистанція до доріжок, м	3.08±0.236	0.00	9.07	78.58	0.01	0.12	0.13	-0.14
Дистанція до дерев, м	3.16±0.190	0.68	8.19	61.66	0.16	-0.16	-0.10	0.41

Для верхнього шару ґрунту характерним є стрімке зростання твердості з глибиною, яке припиняється на глибині 20–25 см. Середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігону перевищують критичні для росту корневих систем рослин (3–3,5 МПа) [294] з різною вірогідністю вже починаючи з ґрунтових шарів 10–15 см. Це дозволяє припустити високий структуруючий вплив просторової варіабельності твердості ґрунту як на трав'яний покрив, так і на організацію ґрунтового тваринного населення. Коефіцієнт варіації твердості ґрунту має тенденцію до зменшення зі зростанням глибини, але ця монотонна тенденція переривається локальними максимумами. Локальний максимум коефіцієнта варіації твердості спостерігається в ґрунтових шарах 15–20 та 85–90 см і становить 31.69 і 22.84% відповідно. На глибині 90–100 см спостерігається мінімум варіабельності твердості ґрунту, який становить 15.95–16.12 %.

Електропровідність ґрунту в середньому дорівнює 0.11 ± 0.004 дСм/см і характеризується коефіцієнтом варіації 38.10 %. Максимальні значення можуть досягати рівня 0.19 дСм/м, що значно менше нижнього порога негативного впливу на рослинність високих концентрацій електролітів, який становить 1,5–2,0 дСм/м [362]. Низький рівень електропровідності ґрунту дозволяє припустити низький трофічний рівень ґрунту досліджуваної екосистеми. Електропровідність статистично вірогідно корелює з твердістю ґрунту на різних глибинах. Кореляція позитивна з твердістю ґрунту на глибині 0–5 см ($r = 0.25$, $p < 0.01$). Кореляція від'ємна з твердістю на глибинах від 55–60 до 90–95 см (статистично вірогідні коефіцієнти кореляції знаходяться у діапазоні -0.20 – $-0,31$).

Вологість ґрунту становить 22.8 ± 0.33 % та у 95 % випадків знаходиться в діапазоні 16.00–29.01 %. Вологість та електропровідність позитивно корелюють між собою ($r = 0.52$, $p < 0.01$). У свою чергу, кореляція вологості та твердості ґрунту є від'ємною (статистично вірогідні коефіцієнти кореляції знаходяться у діапазоні -0.21 – -0.36).

Дистанція до рекреаційних доріжок становить у середньому 3.08 ± 0.236 та у 95 % випадків варіює в межах 0.00–9.07 м. Дистанція до стовбурів дерев незалежно від виду становить у середньому 3.16 ± 0.19 та у 95 % випадків варіює в межах 0.68–8.19 м.

Одночасне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволило оцінити розподіл екологічного простору екосистеми між екологічними нішами ґрунтової макрофауни (табл. 3). Загальна інерція, яка може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середній маргінальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів. У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 1,47. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 86,72%, а друга – 7,03% інерції. Таким чином, перші дві осі описують 93,75% інерції, що цілком достатньо, для проведення опису диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 25.07) рівень значимості становить $p = 0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни.

Маргінальність, яка статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 14 видів (альтернатива – більше) та для 4 (альтернатива – менше) із 33, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 4.3). Отже, для значного числа видів макрофауни досліджуваного полігона типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їх екологічної ніші. Маргінальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов для існування виду від типових умов у межах даного місцеперебування.

Таблиця 4.3. Аналіз маргінальності видів угруповання макрофауни*

Вид макрофауни	Інерція	ОМІ	Tol	Rtol	p-рівень
<i>Aporrectodea rosea</i>	24.25	1.90	44.50	53.50	0.05
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	26.26	3.30	54.00	42.70	0.01
<i>Dendrobaena nassonovi</i>	20.51	1.60	19.90	78.60	0.53
<i>Lumbricidae</i> (кокон)	22.66	2.80	41.50	55.70	0.15
<i>Enchytraeus</i> sp.	28.36	4.80	52.10	43.10	0.03
<i>Pardosa lugubris</i>	9.20	100.00	0.00	0.00	0.94
<i>Geophilus proximus</i>	20.55	15.70	26.40	57.90	0.15
<i>Lithobius curtipes</i>	32.04	13.20	56.10	30.70	0.10
<i>Megaphyllum rossicum</i>	24.49	1.10	34.40	64.50	0.31
<i>Malthodes marginatus</i>	23.27	5.80	5.50	88.70	0.99
<i>Brachinus sclopeta</i>	12.37	38.10	13.00	48.80	0.91
<i>Calathus fuscipes</i>	25.62	12.60	22.70	64.70	0.66
<i>Harpalus affinis</i>	40.26	22.20	37.70	40.10	0.01
<i>Harpalus affinis</i> (larvae)	22.04	4.40	29.40	66.20	0.69
<i>Harpalus distinguendus</i>	24.05	21.50	29.50	49.00	0.31
<i>Ophonus azureus</i>	24.74	100.00	0.00	0.00	0.38
<i>Poecilus versicolor</i>	16.85	7.90	12.70	79.40	0.95
<i>Cetonia aurata</i>	16.43	37.00	15.50	47.50	0.86
<i>Otiorhynchus raucus</i>	26.09	4.10	12.10	83.80	0.33
<i>Silpha carinata</i>	34.77	28.30	42.20	29.50	0.05
<i>Silpha carinata</i> (larvae)	27.50	25.20	35.50	39.30	0.05
<i>Philonthus decorus</i>	22.01	29.90	18.00	52.10	0.69
<i>Staphylinus erythrocephalus</i>	8.56	100.00	0.00	0.00	0.98
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	25.28	5.60	43.70	50.70	0.63
<i>Chloromyia formosa</i>	35.43	14.50	53.90	31.60	0.09
<i>Tabanus bromius</i>	20.12	58.30	3.70	38.00	0.05
<i>Agrotis segetum</i>	25.80	15.70	42.10	42.20	0.01
<i>Armadillidium vulgare</i>	29.84	6.30	4.20	89.50	0.68
<i>Trachelipus rathkii</i>	40.98	48.60	25.00	26.40	0.01
<i>Chondrula tridens</i>	23.40	9.20	35.50	55.20	0.02
<i>Helix albescens</i>	27.51	10.80	47.50	41.70	0.01
<i>Monacha cartusiana</i>	18.60	27.20	17.10	55.70	0.05
<i>Limacus maculatus</i>	47.41	77.50	1.40	21.00	0.01
<i>ОМІ</i>	25.07	–	–	–	0.01

*Умовні позначки: ОМІ – індекс середньої відстані (маргінальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; представлені дані індексів в% від сумарної варіабельності; p-рівень за методом Монте-Карло після 999 ітерацій.

Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більше толерантність, тим менша спеціалізація. Залишкова толерантність указує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки вимірювань. Такі види, як *Staphylinus erythrocephalus* та *Pardosa lugubris* характеризуються високою маргінальністю. Типові екологічні умови, представлені в межах досліджуваного місцеперебування, значно відмінні від оптимальних умов для зазначених видів. Вказані види є підстилковими. Значна трансформація підстилкового блоку під впливом рекреації значно трансформує екологічний простір цих видів. Найбільш толерантним є наступні види: *Aporrectodea rosea*, *Helix albescens*, *Enchytraeus sp.*, *Chloromyia formosa*, *Aporrectodea trapezoides*, *Lithobius curtipes*. Фактично, вказаний перелік вказує на комплекс видів, який є типовим для даної екосистеми та спринають відповідну територію в цілому як таку, яка найбільшою мірою відповідає екологічному стандарту виду. Навпаки, вузькоспеціалізованими видами, для існування яких в межах території існують тільки обмежені ділянки, є *Malthodes marginatus* та *Poecilus versicolor*. Залишкова толерантність досить велика для ряду видів (для *Armadillidium vulgare* – 89,5%, для *Malthodes marginatus* – 88,7%, для *Otiorhynchus raucus* – 83,8 %), що дозволяє припустити значну роль у структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни факторів нейтральної природи, або інших, не врахованих у даному дослідженні. Аналіз кореляції ґрунтових властивостей та ОМІ-осей свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин у межах досліджуваного полігона є твердість ґрунту в діапазоні усього вимірюваного шару, вологість ґрунту та дистанція до дерев (вісь 1) (табл. 4.3). Важливу роль також відіграють твердість ґрунту в поверхневих шарах (0–5 та 5–10 см), електропровідність, вологість та відстань від рекреаційних доріжок (вісь 2). Вісь 1 можна інтерпретувати як природне варіювання властивостей середовища, яке приводить до структурування угруповання. Вісь 2 можна інтерпретувати як варіабельність структури угруповання, яка ініційована впливом рекреації. ОМІ-осі задають градієнти середовища, уздовж якого упорядковуються види (рис. 4.3).

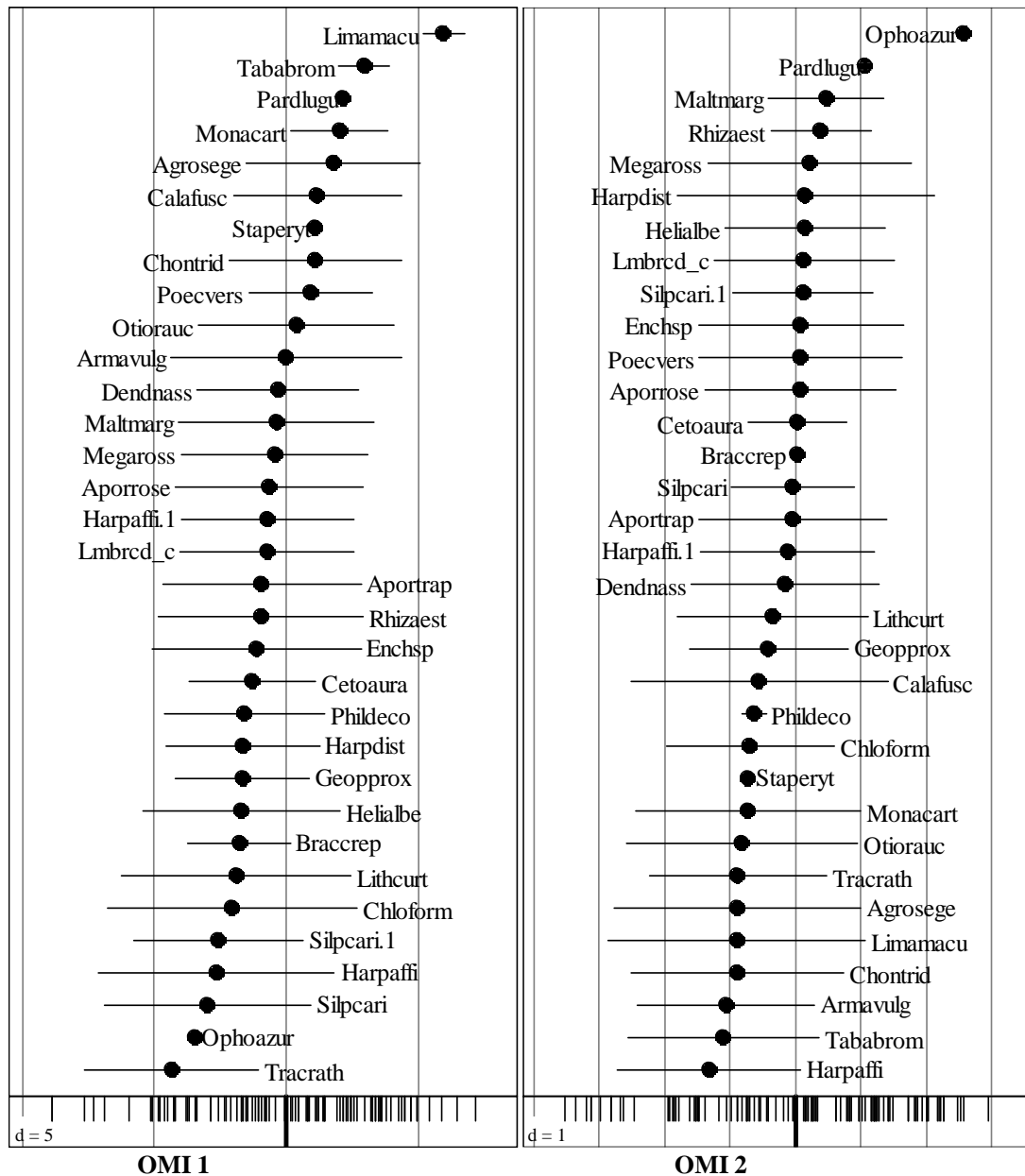


Рис. 4.3. Проекції екологічних ніш видів ґрунтової макрофауни на осях ОМІ 1 та ОМІ 2: нижня частина – від'ємні значення осей, верхня – позитивні значення осей.

Aporrose – *Aporrectodea rosea*; *Aportrap* – *Aporrectodea trapezoides*; *Dendnass* – *Dendrobaena nassonovi*; *Lmbrcd_c* – *Lumbricidae* (кокон); *Enchsp* – *Enchytraeus sp.*; *Pardlugu* – *Pardosa lugubris*; *Geopprox* – *Geophilus proximus*; *Lithcurt* – *Lithobius curtipes*; *Megaross* – *Megaphyllum rossicum*; *Maltmarg* – *Malthodes marginatus*; *Bracsclo* – *Brachinus sclopeta*; *Calafusc* – *Calathus fuscipes*; *Harpaffi* – *Harpalus affinis*; *Harpaffi.1* – *Harpalus affinis* (larvae); *Harpdist* – *Harpalus distinguendus*; *Ophoazur* – *Ophonus azureus*; *Poecvers* – *Poecilus versicolor*; *Cetoaura* – *Cetonia aurata*; *Otiorauc* – *Otiorhynchus raucus*; *Silpcari* – *Silpha carinata*; *Silpcari.1* – *Silpha carinata* (larvae); *Phildeco* – *Philonthus decorus*; *Staperyt* – *Staphylinus erythrocephalus*; *Rhizaest* – *Rhizotrogus aestivus*; *Chloform* – *Chloromyia formosa*; *Tababrom* – *Tabanus bromius*; *Agrosege* – *Agrotis segetum*; *Armavulg* – *Armadillidium vulgare*; *Tracrath* – *Trachelipus rathkii*; *Chontrid* – *Chondrula tridens*; *Helialbe* – *Helix albescens*; *Monacart* – *Monacha cartusiana*; *Limamacu* – *Limacus maculatus*

Крайні позиції уздовж ОМІ-осі 1 займають з одного боку *Monacha cartusiana*, *Pardosa lugubris*, *Tabanus bromius*, *Limacus maculatus*, а з іншого – *Trachelipus rathkii*, *Ophonus azureus*, *Silpha carinata*, *Harpalus affinis*. Крайні позиції уздовж ОМІ-осі 2 займають з одного боку *Rhizotrogus aestivus*, *Malthodes marginatus*, *Pardosa lugubris*, *Ophonus azureus*, а з іншого – *Harpalus affinis*, *Tabanus bromius*, *Armadillidium vulgare*, *Chondrula tridens*. Слід відзначити, що переважна більшість видів є підстилковими, але на данному етапі аналізу дуже важко висунути гіпотезу, яка б пояснювала спостережувану ординацію видів в угрупованні.

У результаті аналізу RLQ встановлено, що 92,91% загальної варіації (загальної інерції) описують перших дві осі RLQ (84,44 та 8,47% відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,018. Наявність статистично вірогідного зв'язку між екоморфами макрофауни та екологічними предикторами підтверджена за допомогою множинного тесту глобальної значущості зв'язків як на основі пермутації сайтів ($p = 0.003$) так і на основі пер мутації видів ($p = 0.024$). Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища, структурою угруповання і його екоморфічною організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів макрофауни), вплив факторів середовища та значення екоморфічних характеристик для структурування угруповання ґрунтових тварин (рис. 4.4). Вісь 1, виділена в результаті RLQ-аналізу, характеризує значну роль твердості ґрунту в структуруванні угруповання макрофауни на всіх вимірних глибинах. Вісь 1 від'ємно корелює з твердістю ґрунту, аде позитивно з електропровідністю та вологістю ґрунту. Вісь 1 позитивно корелює з дистанцією від доріжок та від'ємно – з дистанцією до дерев. Маркерами позитивних значень осі 1 є ксерофіли, фітофаги, карбонатофіли. Маркерами від'ємних значень осі 1 є пратанти або палюданти, гіперкарбонатофіли, сапрофаги. Цю ось можна інтерпретувати як результат структурючого впливу деревинної рослинності.

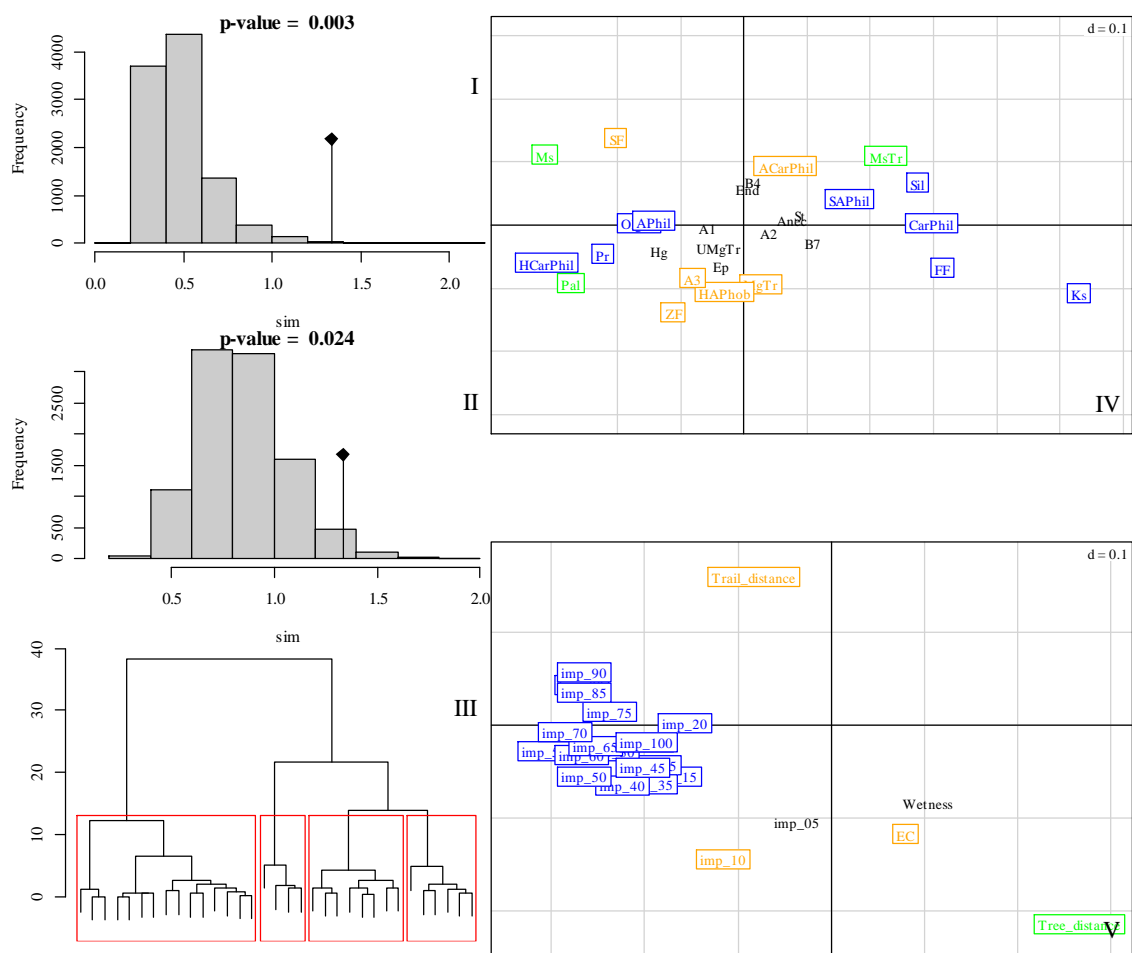


Рис. 4.4. Результати аналізу RLQ: I – множинний тест глобальної значущості зв'язків між екоморфами макрофауни та екологічними предикторами на основі пермутації сайтів, II – множинний тест глобальної значущості зв'язків між екоморфами макрофауни та екологічними предикторами на основі пермутації видів, III – кластерний аналіз видів на основі значень RLQ-осей, IV – розміщення екоморф у просторі RLQ-осей (синій колір – статистично вірогідна кореляція з віссю 1, жовтий колір – з віссю 2, зелений колір – з обидвома осями), V – розміщення екологічних предикторів у просторі RLQ-осей (синій колір – статистично вірогідна кореляція з віссю 1, жовтий колір – з віссю 2, зелений колір – з обидвома осями). Ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палуданти, Sil – силванти; гігоморфи (Hugromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гірофіли, Uhg – ультрагірофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPHil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатобоби; ACarPhil – акарбонатобіли; HemiCarPhil – гемікарбонатобіли; CarPhil – карбонатобіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатобіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендегейні. Ер – епігейні, Анес – норники; фороморфи (Phoromorphes): А – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщин у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами чи тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Вісь 2 чутлива до тенденцій протилежних змін твердості ґрунту на різних глибинах. Мова йде про тенденцію збільшення твердості на глибині 0–5 та 55–60 см з одного боку, що супроводжується зменшенням твердості на глибинах 25–35 та 90–100 см. Ця вісь значно корелює з електропровідністю та вологістю, а також з дистанціями до дерев та доріжок. Ось 2 можна інтерпретувати як структуруючий вплив рекреаційного навантаження на ґрунтову макрофауну. Позитивні значення осі 2, які відповідають меншому рівню рекреаційного навантаження, маркуються сапрофагами та акарбонатофілами. Від’ємні значення осі 2, які відповідають високому рівню рекреаційного навантаження, маркуються зоофагами, геміаерофобами, мегатрофами.

RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їх екологічної структури та зв’язків з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дозволив виділити чотири комплекси видів, які формують функціональні групи А, В, С та D (рис. 4.5). Центроїд функціональної групи А наближений до ділянок, які характеризуються найменшим рівнем рекреаційного навантаження. Цей кластер включає усі види дощових черв’яків, кокони дощових черв’яків та личинок *Cetonia aurata*, які надають перевагу гниючій деревені. Протилежна позиція у просторі осей фактично є вакантною і вона відповідає умовам найбільшого рекреаційного навантаження. Це вказує на те, що фактично не існує видів ґрунтової макрофауни, які могли б існувати за умов інтенсивного рекреаційного впливу. Кластер В об’єднує види, помірно толерантні до рекреаційного навантаження. Кластер С – це група вологолюбних видів, які надають перевагу затіненим ділянкам паркового насадження. Кластер D – це група видів, які надають перевагу більш відкритим ділянкам, де частіше спостерігається дефіцит вологи.

RLQ-вісь 1 статистично вірогідно корелює як з ОМІ-віссю 1 так і з RLQ-віссю 2 ($r = 0.99$, $p < 0.001$ та $r = 0.32$, $p = 0.02$). RLQ-вісь 2 статистично вірогідно корелює також корелює з ОМІ-віссю 1 ($r = 0.42$, $p < 0.001$) та ОМІ-віссю 2 ($r = 0.87$, $p < 0.001$). Відповідно, просторові патерни RLQ- та ОМІ-осей дуже подібні між собою (рис. 4.6).

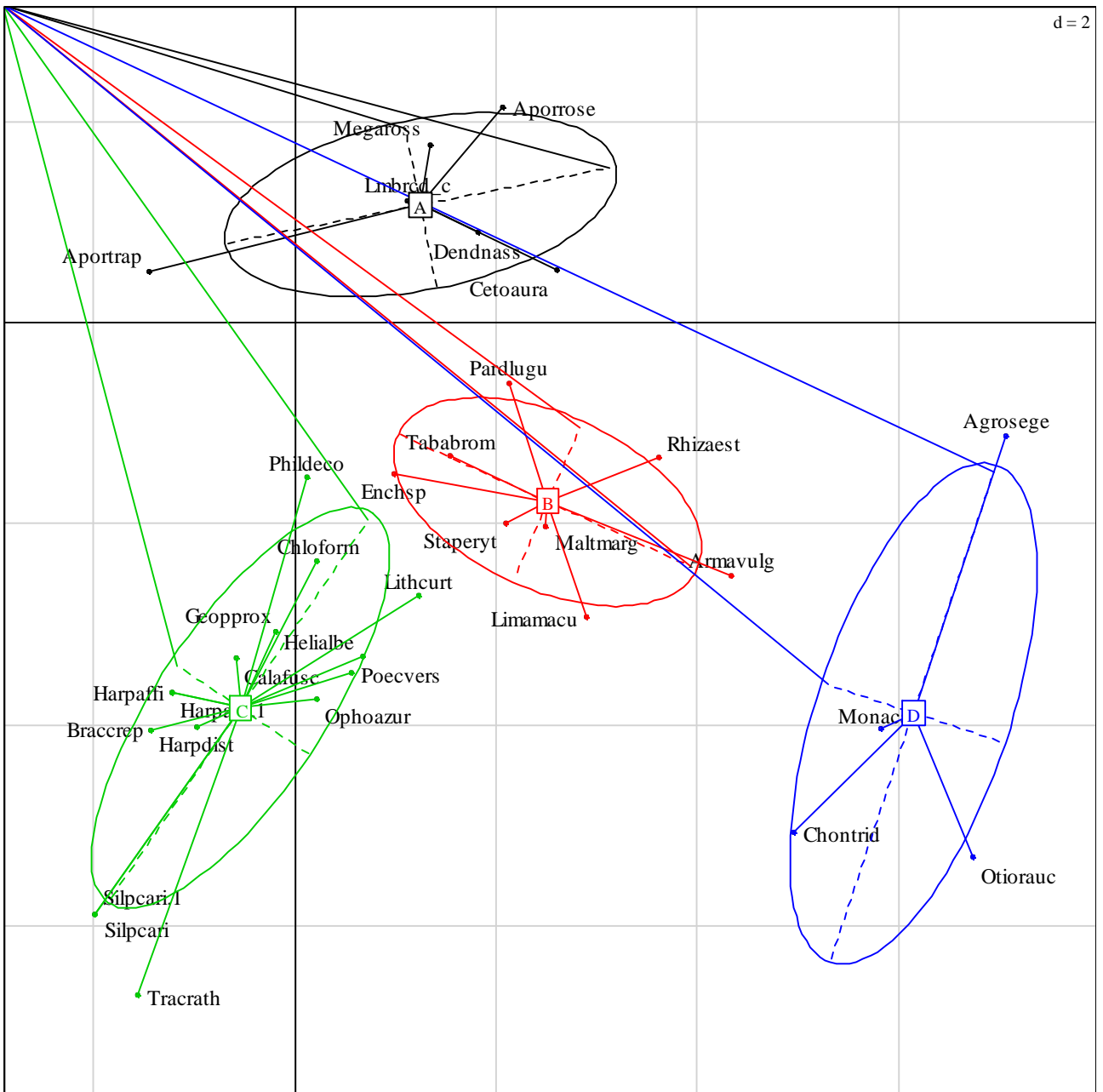


Рис. 4.5. Розташування функціональних груп (кластерів) у просторі RLQ-осей:
Aporrose – *Aporrectodea rosea*; *Aportrap* – *Aporrectodea trapezoides*; *Dendnass* – *Dendrobaena nassonovi*; *Lmbrcd_c* – *Lumbricidae* (кокон); *Enchsp* – *Enchytraeus sp.*; *Pardlugu* – *Pardosa lugubris*; *Geopprox* – *Geophilus proximus*; *Lithcurt* – *Lithobius curtipes*; *Megaross* – *Megaphyllum rossicum*; *Maltmarg* – *Malthodes marginatus*; *Braccsclo* – *Brachinus sclopeta*; *Calafusc* – *Calathus fuscipes*; *Harpaffi* – *Harpalus affinis*; *Harpaffi.1* – *Harpalus affinis* (larvae); *Harpdist* – *Harpalus distinguendus*; *Ophoazur* – *Ophonus azureus*; *Poecvers* – *Poecilus versicolor*; *Cetoaura* – *Cetonia aurata*; *Otiorauc* – *Otiorhynchus raucus*; *Silpcari* – *Silpha carinata*; *Silpcari.1* – *Silpha carinata* (larvae); *Phildeco* – *Philonthus decorus*; *Staperyt* – *Staphylinus erythrocephalus*; *Rhizaest* – *Rhizotrogus aestivus*; *Chloform* – *Chloromyia formosa*; *Tababrom* – *Tabanus bromius*; *Agrosege* – *Agrotis segetum*; *Armavulg* – *Armadillidium vulgare*; *Tracrath* – *Trachelipus rathkii*; *Chontrid* – *Chondrula tridens*; *Helialbe* – *Helix albescens*; *Monacart* – *Monacha cartusiana*; *Limamacu* – *Limacus maculatus*

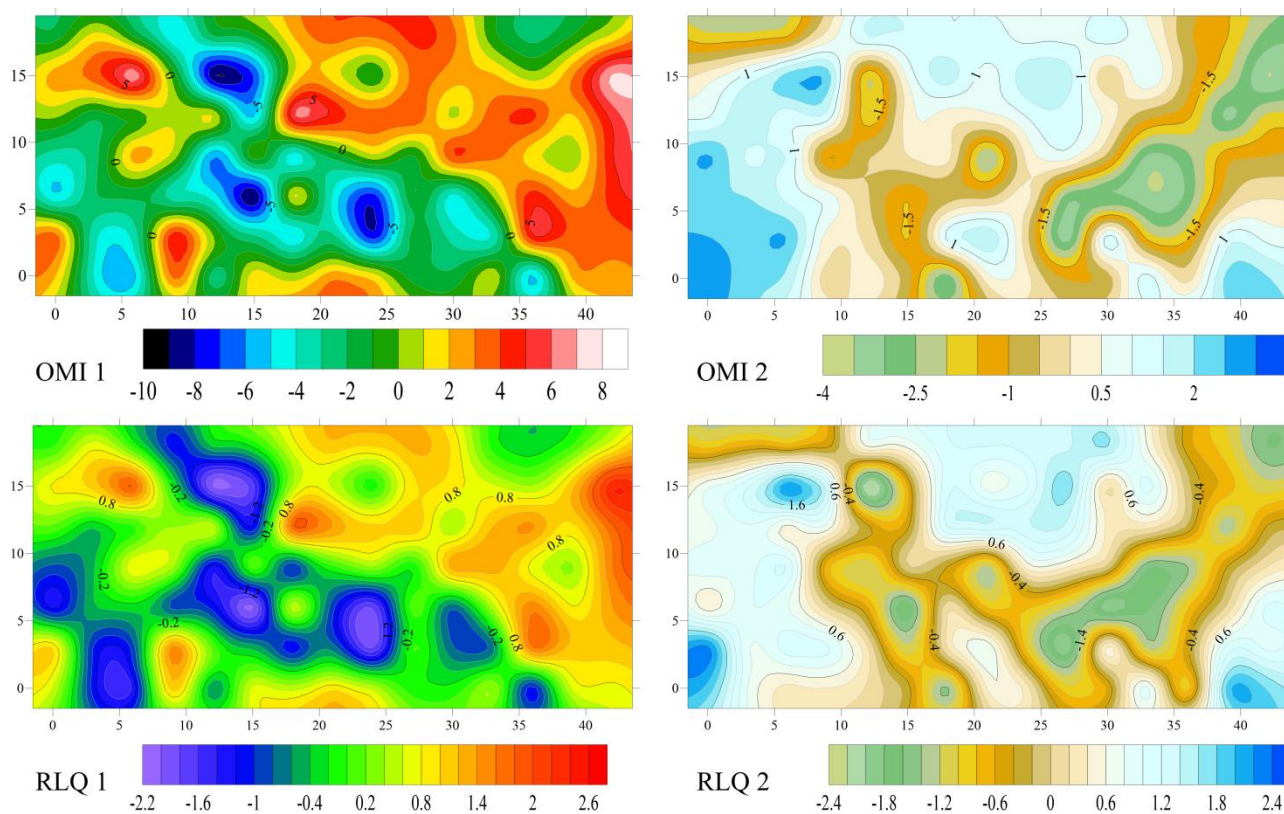


Рис. 4.6. Просторова мінливість ОМІ- та RLQ-осей. Осі абсцис та ординат – локальні координати експериментального полігона

4.2. УГРУПОВАННЯ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ ЗА УМОВ ПОМІРНОГО РІВНЯ РЕКЕРАЦІЙНОГО НАВАНТАЖЕННЯ

На досліджуваній ділянці виявлено 35 видів ґрунтових тварин (табл. 4.4). Щільність населення ґрунтової макрофауни становить 493.10 екз./м². Дошові черв'яки є найчисленною та різноманітною групою сапрофагів у межах полігона й представлені 3 видами. Чисельність населення дошових черв'яків становить 73.18% від загальної чисельності макрофауни. Серед дошових черв'яків переважає за чисельністю ґрунтовий середньоярусний вид *Aporrectodea trapezoides*. Чисельність популяції цього виду становить 292,27 екз./м². Поряд з указаним видом ґрунтового дошового черв'яка представлені також *Aporrectodea rosea*, а норні – *Dendrobaena nassonovi*. Чисельність коконів дошових черв'яків становить 23.31 шт./м².

Таблиця 4.4. Видовий склад, екологічні характеристики та чисельність ґрунтової макрофауни

Вид	Ценоморфа	Трофоморфа	Топоморфа	Гігоморфа	Трофоцено- морфа	Форморфа	Аероморфа	Карбонатно- морфа	Фаза	Щільність±ст. помилка, екз./м ²
<i>Aporrectodea rosea</i>	Pr	SF	End	Ms	OlgTr	B4	APhil	HCarPhil	imago	34.74±2.23
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	St	SF	End	Ms	MsTr	B4	SAPhil	CarPhil	imago	292.27±17.31
<i>Dendrobaena nassonovi</i>	St	SF	Anec	Ks	UMgTr	B4	SAPhil	CarPhil	imago	10.51±1.37
<i>Lumbricidae sp.</i>	Sil	SF	End	Ms	UMgTr	B4	APhil	CarPhil	cocoon	23.31±2.23
<i>Enchytraeus sp. 1</i>	Pr	SF	End	Hg	MgTr	A1	SAPhil	CarPhil	imago	10.21±1.30
<i>Pardosa lugubris</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	MsTr	A2	SAPhil	ACarPhil	imago	1.07±0.39
<i>Harpactea rubicunda</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	MsTr	A2	SAPhil	ACarPhil	imago	1.98±0.52
<i>Geophilus proximus</i>	Pr	ZF	End	Ms	MgTr	A2	SAPhil	HCarPhil	imago	1.68±0.48
<i>Lithobius curtipes</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	OlgTr	A1	SAPhil	ACarPhil	imago	1.98±0.52
<i>Megaphyllum rossicum</i>	Sil	SF	Ep	Ms	MsTr	A2	APhil	ACarPhil	imago	28.19±2.33
<i>Malthodes marginatus</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	MsTr	A2	SAPhil	ACarPhil	larvae	3.66±0.69
<i>Brachinus crepitans</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	MgTr	A1	APhil	HCarPhil	imago	0.15±0.15
<i>Calathus fuscipes</i>	St	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A2	APhil	HCarPhil	imago	5.49±1.01
<i>Harpalus affinis</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A2	APhil	HCarPhil	imago	6.70±1.47
<i>Harpalus affinis</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A2	APhil	HCarPhil	larvae	2.90±0.68
<i>Harpalus distinguendus</i>	St	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A3	APhil	HCarPhil	imago	4.11±0.75
<i>Ophonus azureus</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	MgTr	A2	APhil	CarPhil	imago	0.30±0.21

Вид	Ценоморфа	Трофоморфа	Топоморфа	Гігоморфа	Трофоцено- морфа	Формоморфа	Аероморфа	Карбонато- морфа	Фаза	Щільність±ст. помилка, екз./м ²
<i>Poecilus versicolor</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	MgTr	A1	SAPhil	CarPhil	imago	0.30±0.21
<i>Cetonia aurata</i>	Sil	SF	End	Ms	UMgTr	B7	SAPhil	CarPhil	larvae	0.30±0.21
<i>Otiorhynchus raucus</i>	Sil	FF	End	Ks	MgTr	B7	HAPhob	CarPhil	larvae	5.49±1.01
<i>Silpha carinata</i>	Pal	SF	Ep	Hg	MgTr	A3	HAPhob	ACarPhil	imago	2.29±0.70
<i>Silpha carinata</i>	Pal	SF	Ep	Hg	MgTr	A3	HAPhob	ACarPhil	larvae	3.05±0.69
<i>Philonthus decorus</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	OlgTr	A1	APhil	ACarPhil	imago	1.68±0.53
<i>Staphylinus erythropterus</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	MsTr	A1	SAPhil	ACarPhil	imago	3.05±0.69
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	St	FF	End	Ms	UMgTr	B7	SAPhil	CarPhil	larvae	5.18±0.93
<i>Chloromyia formosa</i>	Sil	SF	Ep	Hg	MgTr	A2	SAPhob	HCarPhil	larvae	3.50±0.65
<i>Tabanus bromius</i>	Pr	ZF	End	Ms	MsTr	B5	SAPhil	CarPhil	larvae	2.59±0.62
<i>Agrotis segetum</i>	Sil	FF	End	Ks	MsTr	B4	SAPhil	CarPhil	larvae	4.57±1.08
<i>Armadillidium vulgare</i>	Sil	SF	Ep	Ms	MgTr	A3	APhil	CarPhil	imago	0.76±0.33
<i>Trachelipus rathkii</i>	Pal	SF	Ep	Hg	MgTr	A3	HAPhob	CarPhil	imago	2.29±0.55
<i>Chondrula tridens</i>	St	FF	Ep	Ks	MgTr	A3	APhil	CarPhil	imago	9.60±1.29
<i>Helix albescens</i>	St	FF	Ep	Ks	MgTr	A3	APhil	HCarPhil	imago	15.09±1.56
<i>Monacha cartusiana</i>	Sil	FF	Ep	Ks	MgTr	A2	APhil	CarPhil	imago	2.59±0.69
<i>Limacus maculatus</i>	Sil	FF	End	Ms	MgTr	B4	SAPhob	ACarPhil	imago	1.52±0.46

Умовні позначки: ценоморфи: St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; трофоморфи: SF – сапрофаги, FF – фітофаги, ZF – зоофаги; топоморфи: End – ендегейні, Ep – епігейні, Apes – норники; гігоморфи: Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи: OlgTr – оліготрофоценоморфи, MsTr – мезотрофоценоморфи, MgTr – мегатрофоценоморфи, UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; фоморфи: A – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші розмірів тріщинуватості ґрунту, 2 – розміри тіла порівнянні із тріщинуватістю, 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті, 4 – переміщення зі зміною товщини тіла, 5 – переміщення без зміни товщини тіла, 6 – риття нір з допомогою кінцівок, 7 – С-подібна форма тіла; аероморфи: APhil – аерофіли, SAPHil – субаерофіли, HAPhob – геміаерофоби, SAPHob – субаерофоби, APhob – аерофоби; карбонатоморфи: CarPhob – карбонатофоби, ACarPhil – акарбонатофіли, HCarPhil – гемікарбонатофіли, CarPhil – карбонатофіли, HpCarPhil – гіперкарбонатофіли

Гігроморфи дощових черв'яків представлені ксерофілами й мезофілами. Серед дощових черв'яків зустрічаються пратанти та степанти. Таким чином, комплекс дощових черв'яків досліджуваного полігона багаточисельний і різноманітний як у таксономічному, так і екологічному аспектах.

Крім дощових черв'яків до трофічної групи сапрофагів належать ендегейні енхитреїди (10.21 екз./м²), епігейні кивсяки *Megaphyllum rossicum* (28.19 екз./м²), личинки та імаго *Silpha carinata* (2.29 та 3.05 екз./м² відповідно), личинки *Chloromyia formosa* (3.50 екз./м²) та мокриці *Trachelipus rathkii* (2.29 екз./м²) і *Armadillidium vulgare* (0.76 екз./м²). Хижі губоногі багатоніжки представлені власне ґрунтовою землянкою *Geophilus proximus* (1.68 екз./м²), для свого переміщення вони використовують систему ґрунтових нір і тріщин та епігейною кістянкою *Lithobius curtipes* (1.98 екз./м²). Хижаки також представлені імаго жужелиць (*Brachinus crepitans*, *Calathus fuscipes*, *Harpalus distinguendus*, *Harpalus affinis*, *Ophonus azureus*, *Poecilus versicolor*), імаго коротконадкрилих жуків (*Staphylinus erythropterus* і *Philonthus decorus*), личинками *Harpalus affinis*, *Malthodes marginatus*, *Tabanus bromius* і павуками. Група фітофагів різноманітна й представлена личинками підгризаючих совок *Agrotis segetum* (4.57 екз./м²), пластинчастовусих жуків *Rhizotrogus aestivus* (5.18 екз./м²), жуків-слоників *Otiorhynchus raucus* (5.49 екз./м²) і молюсками *Limacus maculatus* (1.52 екз./м²), *Chondrula tridens* (9.60 екз./м²), *Helix albescens* (15.09 екз./м²), *Monacha cartusiana* (2.59 екз./м²). Основу ценоморфічної структури ґрунтової макрофауни за кількістю видів становлять сільванти (47.1 %) та пратанти (23.5 %) (рис. 4.7). Дещо менше степантів (20.6 %) та палюдантів (8.8 %). За чисельністю видів ситуація дещо інша – основу ценоморфічної структури макрофауни становлять пратанти (64.0 % за чисельністю), трохи менше степантів (19.0 %) та сільвантів (16.8 %) та одично зустрічаються палюданти (0.2%) (рис. 4.8). Особливості екоморфічної структури населення за кількістю видів указують на потенціал заселення даного біотопу, який визначається умовами оточення.

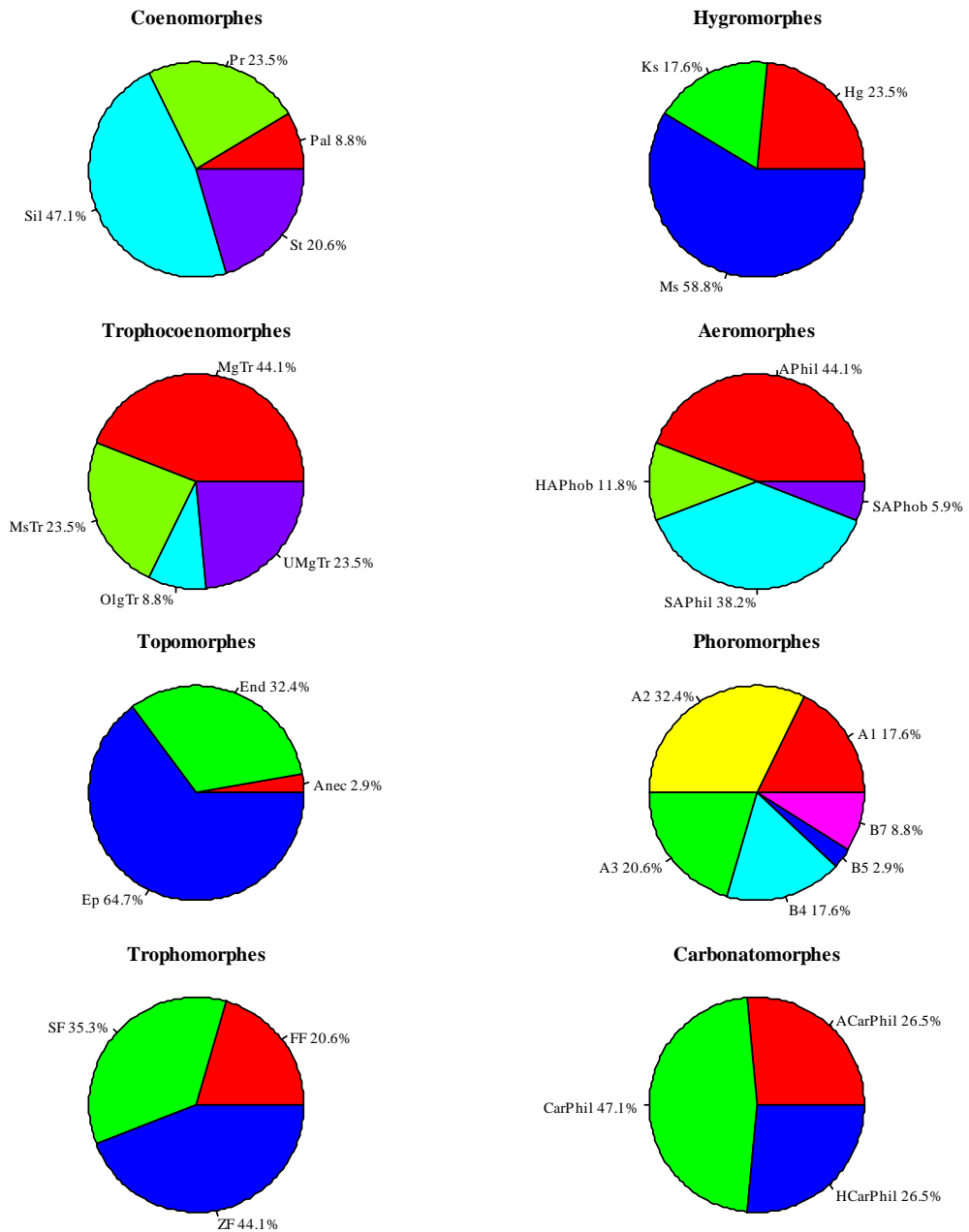


Рис. 4.7. Екологічна структура ґрунтової макрофауни (% за кількістю видів): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; гігморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатобоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендегейні. Ep – епігейні, Anecc – норники; фоморфи (Phomorphes): А – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші за тріщини у ґрунті; 2 – розміри тіла, співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами чи тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

У свою чергу екоморфічна структура за чисельністю видів вказує на те, які екологічні групи мають переваги в даній екосистемі, що залежить від конкретних умов даного біотопу. Таким чином, досліджена екосистема формується в умовах переважно лучно-лісового оточення, а специфіка умов, які сформовані в даній екосистемі, є степо-лучною.

Лісова ценоморфа, яка представлена значною різноманітністю видів, поступається своєю чисельністю порівняно з іншими ценоморфами. Болотні види представлені певною кількістю, але за чисельністю ця ценоморфа практично зникає з угруповання.

Серед гігоморф за кількістю видів переважають мезофіли (58.8%), дещо менше гігрофілів (23.5%) та ксерофілів (17.6 %). За чисельністю видів у гігоморфічній структурі значно переважають мезофіли (86.5%), трохи менше ксерофілів (10.3%) і гігрофілів (3.1%). Таким чином, загальні умови, в яких формується населення досліджуваного біотопу, є мезофільними. Специфіка конкретних умов полягає у зсуві в бік більшої мезофітизації за рахунок зменшення частки як ксерофільних, так і гігрофільних видів. Таким чином, дане угруповання є стенотопно мезофільним.

У структурі трофоценоморф за кількістю видів переважають мегатрофоценоморфи (44.1%). Ультрамегатрофоценоморфи та мегатрофоценоморфи представлені рівною мірою (23.5 %). Частка оліготрофоценоморф становить 8.8 %. За чисельністю видів позиції вказаних екоморф змінюються місцями: лідером стають представники оліготрофоценоморф (59.1%), їм значно поступаються мезотрофоценоморфи (19.0%). Частка інших трофоценоморф значно менша: мегатрофоценоморф – 10.0 %, ультрамегатрофоценоморф – 11.9 %. Таким чином, екосистема формується в умовах рівня трофності едафотопу, який може бути охарактеризований як ультрамега-мегатрофний, у той час як конкретні умови екосистеми змінюють трофічний рівень на оліготрофний.

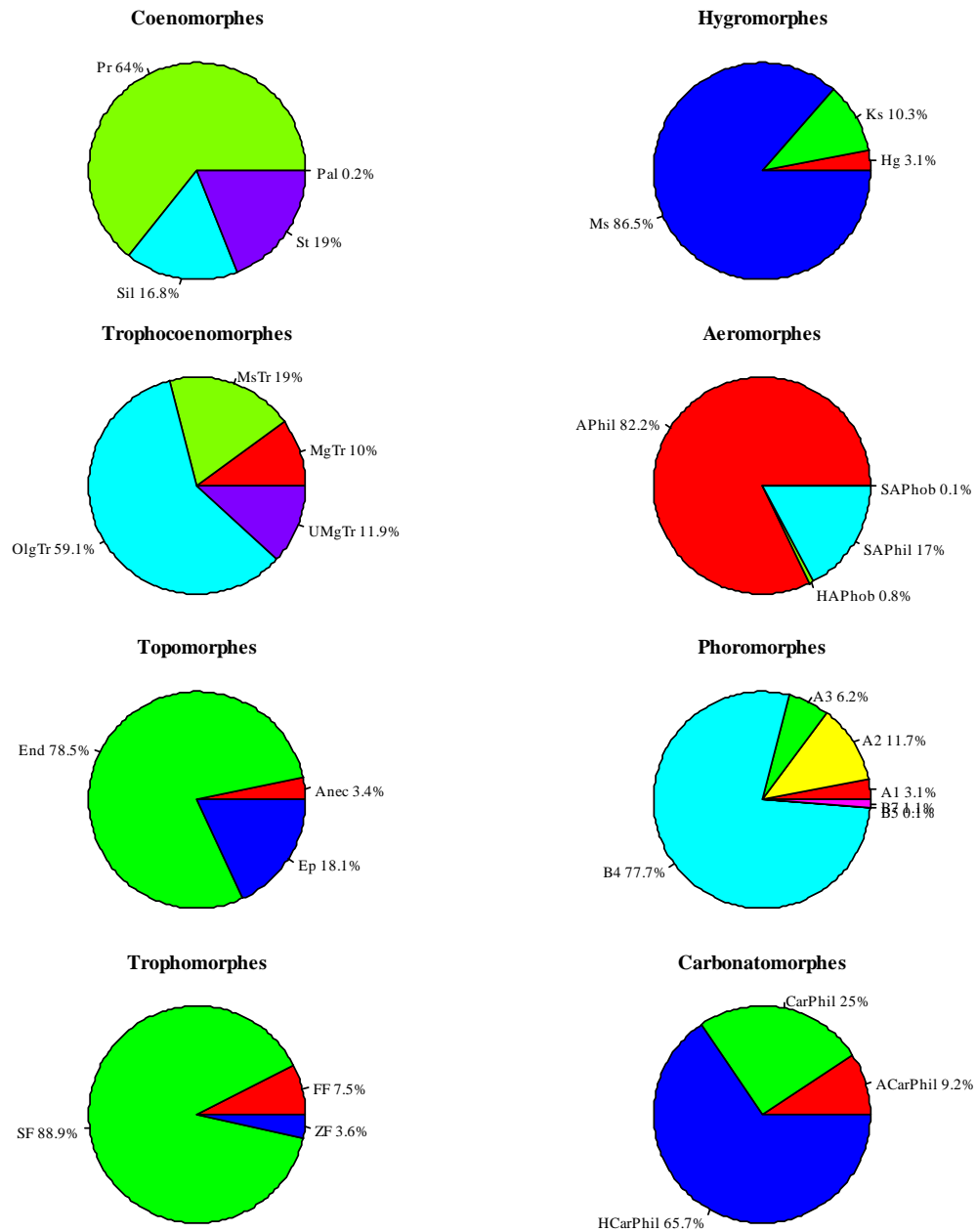


Рис. 4.8. Екологічна структура ґрунтової макрофауни (% за чисельністю видів): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; гігморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HyperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): А – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші за тріщини у ґрунті; 2 – розміри тіла, співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстильці або співрозмірні з великими щілинами чи тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

За кількістю видів серед аероморф переважають аерофіли (44.1%) та субаерофіли (38.2 %). За чисельністю частка аерофілів значно зростає (82.2 %). Отже, особливістю тваринного населення ґрунту даної екосистеми є його висока потреба в достатньому рівні аерації ґрунту.

Серед топоморф переважають епігейні форми (64.7 %). Частка ендогейнних видів менше практично у два рази (32.4 %). Норники складають 2.9 %. За чисельністю видів ендогейні види значно переважають (78.5 %). Це свідчить про сприятливі умови для існування педобіонтів у ґрунті, а з іншого боку – про значний тиск на підстилковий блок в умовах рекреації в зелених насадженнях загального користування.

Форморфи за кількістю видів представлені широким діапазоном, які значною мірою представлені в рівній мірі. За чисельністю серед форморф значно переважають види, які здатні прокладати ґрунтові ходи зі зміною форми тіла (77.7 %).

Представленість трофоморфи за кількістю видів є досить вирівняною. Зоофаги становлять 44.1 % від кількості видів, сапрофаги – 35.3 %, фітофаги – 20.6 %. За чисельністю значно переважають сапрофаги (88.9 %). Зоофаги становлять 3.6 %, а фітофаги – 7.5 %.

Серед карбонатоморф за кількістю видів переважають карбонатофіли (47.1 %). Акарбонатофіли та гемікарбонатофіли представлені у рівних пропорціях (26.5 %). За чисельністю видів переважають гемікарбонатофіли (65,7%). Акарбонатофіли становлять 9.2 %, а карбонатофіли – 25.0 %.

Властивості ґрунту розглянуті нами як детермінанти екологічного простору угруповання макрофауни (табл. 4.5). Для твердості ґрунту в досліджуваній ділянці характерне збільшення зі зростанням глибини. У верхньому ґрунтовому шарі середня твердість становить 1.17 ± 0.036 МПа, а в нижньому – 4.54 ± 0.067 МПа. Для верхнього шару ґрунту характерним практично лінійне зростання твердості з глибиною, яке припиняється на глибині 35–40 см через фіксацію показників твердості.

Таблиця 4.5. Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни та їх кореляції з осями, які одержані в результаті ОМІ- та RLQ-аналізів (наведені статистично вірогідні коефіцієнти для $p < 0.05$)

Параметри середовища	Середнє ± ст. помилка	Персентиль		CV,%	ОМІ- вісь 1	ОМІ- вісь 2	RLQ- вісь 1	RLQ- вісь 2
		2,5%	97,5%					
<i>Твердість ґрунту на глибині, МПа</i>								
0–5 см	1.17±0.036	0.66	2.10	31.7	–0.05	0.02	–0.29	–0.30
5–10 см	1.49±0.039	0.90	2.50	26.6	–0.09	–0.03	–0.65	0.06
10–15 см	1.88±0.046	1.10	2.80	24.9	–0.15	0.00	–0.66	0.01
15–20 см	2.31±0.062	1.40	4.00	27.3	–0.14	0.03	–0.49	–0.07
20–25 см	2.68±0.054	1.70	3.90	20.7	–0.19	0.00	–0.75	0.22
25–30 см	2.80±0.059	1.62	4.00	21.6	–0.19	–0.02	–0.82	0.45
30–35 см	2.80±0.059	1.50	3.93	21.6	–0.11	–0.04	–0.81	0.52
35–40 см	2.86±0.060	1.70	4.10	21.4	–0.12	–0.05	–0.82	0.60
40–45 см	3.03±0.064	1.90	4.50	21.6	–0.11	–0.03	–0.76	0.55
45–50 см	3.18±0.073	2.10	5.10	23.6	–0.08	–0.06	–0.79	0.64
50–55 см	3.46±0.084	2.00	5.20	24.9	–0.09	–0.04	–0.79	0.72
55–60 см	3.68±0.089	2.00	5.31	24.8	–0.09	–0.06	–0.81	0.69
60–65 см	3.73±0.090	2.10	5.41	24.7	–0.11	–0.05	–0.88	0.71
65–70 см	3.88±0.092	2.40	5.63	24.3	–0.10	–0.06	–0.90	0.73
70–75 см	4.03±0.088	2.50	5.63	22.5	–0.12	–0.06	–0.88	0.68
75–80 см	4.19±0.093	2.50	5.86	22.6	–0.14	–0.05	–0.91	0.67
80–85 см	4.37±0.091	2.50	5.98	21.4	–0.10	–0.05	–0.88	0.75
85–90 см	4.44±0.096	2.60	6.09	22.1	–0.12	–0.05	–0.85	0.70
90–95 см	4.54±0.067	3.20	6.09	15.2	–0.12	–0.06	–0.81	0.58
95–100 см	4.54±0.067	3.20	6.09	15.2	–0.12	–0.06	–0.81	0.58
<i>Фізичні властивості ґрунту</i>								
Електропровідність, дСм/см	0.10±0.004	0.02	0.17	42.4	0.21	–0.03	0.32	–0.27
Вологість, %	24.8±0.30	18.5	30.9	12.5	0.43	–0.16	0.38	0.21
<i>Дистанції до пішохідних доріжок та дерев</i>								
Дистанція до доріжок, м	4.14±0.316	0.00	12.19	78.2	0.04	–0.02	0.11	0.36
Дистанція до дерев, м	2.51±0.145	0.72	6.95	59.1	0.08	0.00	0.36	–0.61

З глибини 50–55 см монотонне збільшення твердості поновлюється. Середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігону перевищують критичні для росту кореневих систем рослин (3–3,5 МПа) [294] з різною вірогідністю вже починаючи з ґрунтових шарів 15–20 см. Це дозволяє припустити високий структуруючий вплив просторової варіабельності твердості ґрунту як на трав'яний покрив, так і на організацію ґрунтового тваринного населення. Коефіцієнт варіації твердості ґрунту має тенденцію до зменшення зі зростанням глибини до шару 25–30 см. Після варіація стагнує до глибини 85–90 см, а з глибини 90–95 різко зменшується.

Електропровідність ґрунту в середньому дорівнює 0.10 ± 0.004 дСм/см і характеризується коефіцієнтом варіації 42.4 %. Максимальні значення можуть досягати рівня 0.17 дСм/м, що значно менше нижнього порога негативного впливу на рослинність високих концентрацій електролітів, який становить 1,5–2,0 дСм/м [362]. Низький рівень електропровідності ґрунту дозволяє припустити низький трофічний рівень ґрунту досліджуваної екосистеми. Електропровідність статистично вірогідно корелює з твердістю ґрунту на різних глибинах. Кореляція позитивна з твердістю ґрунту на глибині 0–5 см та 5–10 см ($r = 0.46$, $p < 0.01$ та $r = 0.21$, $p < 0.01$ відповідно). Кореляція від'ємна з твердістю на глибинах від 70–75 до 90–95 см (статистично вірогідні коефіцієнти кореляції знаходяться у діапазоні -0.21 – $-0,33$).

Вологість ґрунту становить 24.8 ± 0.30 % та і 95 % випадків знаходиться в діапазоні 18.5–30.9 %. Вологість та електропровідність позитивно корелюють між собою ($r = 0.47$, $p < 0.01$). У свою чергу, кореляція вологості та твердості ґрунту є від'ємною на глибині твердості 15–50 см (статистично вірогідні коефіцієнти кореляції знаходяться у діапазоні -0.20 – $-0,28$).

Дистанція до рекреаційних доріжок становить у середньому 4.14 ± 0.316 та у 95 % випадків варіює в межах 0.00–12.19 м. Дистанція до стовбурів дерев незалежно від виду становить у середньому 2.51 ± 0.145 та у 95 % випадків варіює в межах 0.72–6.95 м.

Одночасне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволило оцінити властивості екологічної ніші ґрунтової макрофауни (табл. 4.6). Загальна інерція, яка може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середній маргінальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів. У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 0,70. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 74,37%, а друга – 9,61% інерції. Таким чином, перші дві осі описують 83,99% інерції, що цілком достатньо, для проведення опису диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 23,41) рівень значимості становить $p = 0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни.

Маргінальність, яка статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 7 видів (альтернатива – більше) та для 2 (альтернатива – менше) із 34, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 3). Отже, для значного числа видів макрофауни досліджуваного полігона типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їх екологічної ніші. Маргінальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов для існування виду від типових умов у межах даного місцеперебування. Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більше толерантність, тим менша спеціалізація. Залишкова толерантність укажує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки вимірювань. Такі види, як *Poecilus versicolor*, *Armadillidium vulgare* та *Brachinus sclopeta* характеризуються високою маргінальністю. Типові екологічні умови, представлені в межах досліджуваного місцеперебування, значно відмінні від оптимальних умов для зазначених видів. Вказані види є підстилковими. Значна трансформація підстилкового блоку під впливом рекреації значно трансформує екологічний простір цих видів.

Таблиця 4.6. Аналіз маргінальності видів угруповання макрофауни*

Вид макрофауни	Інерція	ОМІ	Tol	Rtol	<i>p</i> -рівень
<i>Aporrectodea rosea</i>	22.64	1.10	26.70	72.20	0.05
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	23.88	2.20	31.70	66.00	0.01
<i>Dendrobaena nassonovi</i>	25.45	1.90	8.90	89.30	0.24
<i>Lumbricidae</i> (кокон)	23.94	3.60	30.80	65.50	0.02
<i>Enchytraeus sp.</i>	22.55	3.40	15.80	80.80	0.11
<i>Pardosa lugubris</i>	20.78	7.80	1.20	91.10	0.75
<i>Harpactea rubicunda</i>	21.10	2.10	1.20	96.70	0.92
<i>Geophilus proximus</i>	14.35	4.80	4.20	91.10	0.94
<i>Lithobius curtipes</i>	21.28	4.20	11.70	84.00	0.66
<i>Megaphyllum rossicum</i>	23.95	1.00	17.40	81.70	0.18
<i>Malthodes marginatus</i>	20.93	7.80	29.80	62.40	0.15
<i>Brachinus sclopeta</i>	32.85	100.00	0.00	0.00	0.19
<i>Calathus fuscipes</i>	22.58	3.40	23.40	73.20	0.30
<i>Harpalus affinis</i>	21.87	3.30	3.20	93.50	0.65
<i>Harpalus affinis</i> (larvae)	20.99	2.30	14.20	83.50	0.89
<i>Harpalus distinguendus</i>	25.03	1.70	6.50	91.80	0.76
<i>Ophonus azureus</i>	24.78	21.30	10.70	68.10	0.78
<i>Poecilus versicolor</i>	9.40	49.10	3.50	47.40	0.94
<i>Cetonia aurata</i>	24.78	21.30	10.70	68.10	0.85
<i>Otiorhynchus raucus</i>	25.56	4.20	5.80	90.00	0.16
<i>Silpha carinata</i>	26.79	8.80	10.10	81.10	0.39
<i>Silpha carinata</i> (larvae)	29.03	2.70	4.00	93.30	0.57
<i>Philonthus decorus</i>	17.02	12.90	9.70	77.30	0.41
<i>Staphylinus erythrocephalus</i>	22.78	3.40	14.20	82.30	0.64
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	19.29	5.70	24.90	69.40	0.12
<i>Chloromyia formosa</i>	24.57	2.60	8.00	89.40	0.51
<i>Tabanus bromius</i>	21.53	3.20	7.30	89.50	0.76
<i>Agrotis segetum</i>	28.41	23.90	35.10	41.00	0.01
<i>Armadillidium vulgare</i>	35.77	59.30	15.50	25.20	0.01
<i>Trachelipus rathkii</i>	24.57	10.80	16.60	72.60	0.11
<i>Chondrula tridens</i>	26.65	4.00	39.50	56.50	0.05
<i>Helix albescens</i>	22.00	1.60	10.70	87.70	0.24
<i>Monacha cartusiana</i>	27.44	11.80	28.50	59.70	0.14
<i>Limacus maculatus</i>	21.27	6.10	11.20	82.70	0.70
<i>ОМІ</i>	23.41	–	–	–	0.01

*Умовні позначки: ОМІ – індекс середньої відстані (маргінальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; представлені дані індексів в% від сумарної варіабельності; *p*-рівень за методом Монте-Карло після 999 ітерацій.

Найбільш толерантним є наступні види: *Aporrectodea trapezoides*, *Agrotis segetum* та *Chondrula tridens*. Фактично, вказаний перелік вказує на комплекс видів, який є типовим для даної екосистеми та спримають

відповідну територію в цілому як таку, яка найбільшою мірою відповідає екологічному стандарту виду. Навпаки, вузькоспеціалізованими видами, для існування яких в межах території існують тільки обмежені ділянки, є *Brachinus sclopeta*, *Harpactea rubicunda* та *Pardosa lugubris*.

Залишкова толерантність досить велика для ряду видів (для *Harpactea rubicunda* – 96.7%, для *Harpalus affinis* – 93,5%, для личинок *Silpha carinata* – 93.3 %), що дозволяє припустити значну роль у структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни факторів нейтральної природи, або інших, не врахованих у даному дослідженні.

Аналіз кореляції ґрунтових властивостей та ОМІ-осей свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин у межах досліджуваного полігона є твердість ґрунту в межах усього вимірюваного шару (особливо на глибині 20–30 см), вологість та електропровідність ґрунту, а також дистанція до дерев (вісь 1). Важливу роль також відіграють твердість ґрунту в поверхневих шарах (0–5 та 5–10 см), електропровідність, вологість та відстань від рекреаційних доріжок (вісь 2).

ОМІ-осі задають градієнти середовища, уздовж якого упорядковуються види (рис. 4.9). Крайні позиції уздовж ОМІ-осі 1 займають з одного боку *Armadillidium vulgare*, *Agrotis segetum*, *Monacha cartusiana*, а з іншого – *Silpha carinata*, *Poecilus versicolor*, *Brachinus crepitans*. Крайні позиції уздовж ОМІ-осі 2 займають з одного боку *Ophonus azureus*, *Cetonia aurata*, *Armadillidium vulgare*, а з іншого – *Rhizotrogus aestivu*, *Otiorhynchus raucus*. Слід відзначити, що переважна більшість видів є підстилковими, але на даному етапі аналізу дуже важко висунути гіпотезу, яка б пояснювала спостережувану ординацію видів в угрупованні.

У результаті аналізу RLQ встановлено, що 91.24% загальної варіації (загальної інерції) описують перших дві осі RLQ (84.19 та 7.05% відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,017.

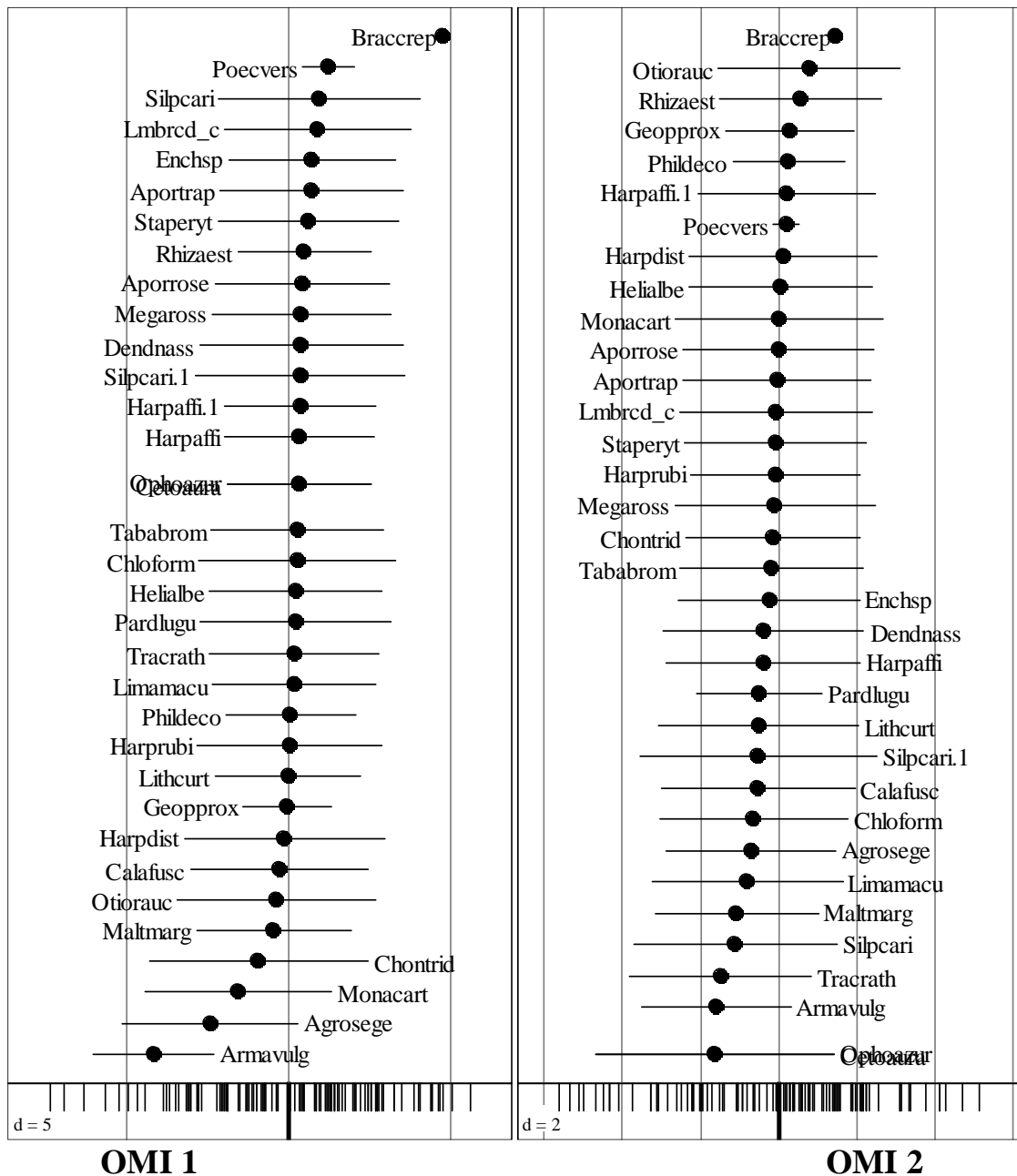


Рис. 4.9. Проекції екологічних ніш видів ґрунтової макрофауни на осях ОМІ 1 та ОМІ 2: нижня частина – від'ємні значення осей, верхня – позитивні значення осей

Aporrose – *Aporrectodea rosea*; *Aportrap* – *Aporrectodea trapezoides*; *Dendnass* – *Dendrobaena nassonovi*; *Lmbrcd_c* – *Lumbricidae* (кокон); *Enchsp* – *Enchytraeus sp.*; *Pardlugu* – *Pardosa lugubris*; *Geopprox* – *Geophilus proximus*; *Lithcurt* – *Lithobius curtipes*; *Megaross* – *Megaphyllum rossicum*; *Maltmarg* – *Malthodes marginatus*; *Braccsclo* – *Brachinus sclopeta*; *Calafusc* – *Calathus fuscipes*; *Harpaffi* – *Harpalus affinis*; *Harpaffi.1* – *Harpalus affinis* (larvae); *Harpdist* – *Harpalus distinguendus*; *Ophiour* – *Ophonus azureus*; *Poecvers* – *Poecilus versicolor*; *Cetoaura* – *Cetonia aurata*; *Otiorauc* – *Otiorhynchus raucus*; *Silpcari* – *Silpha carinata*; *Silpcari.1* – *Silpha carinata* (larvae); *Phildeco* – *Philonthus decorus*; *Staperyt* – *Staphylinus erythrocephalus*; *Rhizaest* – *Rhizotrogus aestivus*; *Chloform* – *Chloromyia formosa*; *Tababrom* – *Tabanus bromius*; *Agrosege* – *Agrotis segetum*; *Armavulg* – *Armadillidium vulgare*; *Tracrath* – *Trachelipus rathkii*; *Chontrid* – *Chondrula tridens*; *Helialbe* – *Helix albescens*; *Monacart* – *Monacha cartusiana*; *Limamacu* – *Limacus maculatus*

Наявність статистично вірогідного зв'язку між екоморфами макрофауни та екологічними предикторами підтверджена за допомогою множинного тесту глобальної значущості зв'язків як на основі пермутації сайтів ($p < 0.001$) так і на основі пер мутації видів ($p = 0.004$). Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища, структурою угруповання і його екоморфічною організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів макрофауни), вплив факторів середовища та значення екоморфічних характеристик для структурування угруповання ґрунтових тварин (рис. 4.10). Вісь 1, виділена в результаті RLQ-аналізу, характеризує значну роль твердості ґрунту в структуруванні угруповання макрофауни на всіх вимірних глибинах (табл. 2, рис. 6). Вісь 1 від'ємно корелює з твердістю ґрунту, але позитивно з електропровідністю та вологістю ґрунту. Вісь 1 позитивно корелює з дистанцією від доріжок та з дистанцією до дерев. Маркерами позитивних значень осі 1 є мезофіли, сапрофаги які здатні утворювати нори в ґрунті, при цьому змінюючи поперечний розмір тулоба. Маркерами від'ємних значень осі 1 є ксерофіли, фітофаги, епігейні форми, карбонатофіли. Цю ось можна інтерпретувати як результат структурючого впливу деревинної рослинності.

Вісь 2 чутлива до тенденцій протилежних змін твердості ґрунту на різних глибинах. Мова йде про тенденцію зменшення твердості на глибині 0–5 та 15–20 см з одного боку, що супроводжується збільшенням твердості на глибинах більше 25–30 см. Ця вісь значно корелює з електропровідністю та вологістю, а також з дистанціями до дерев та доріжок. Ось 2 можна інтерпретувати як структуруючий вплив рекреаційного навантаження на ґрунтову макрофауну. Позитивні значення осі 2, які відповідають меншому рівню рекреаційного навантаження, маркуються норниками та акарбонатофілами. Від'ємні значення осі 2, які відповідають високому рівню рекераціного навантаження, маркуються фороморфами, які здатні прокладати ґрунтові ходи та мають С-подібну форму тіла.

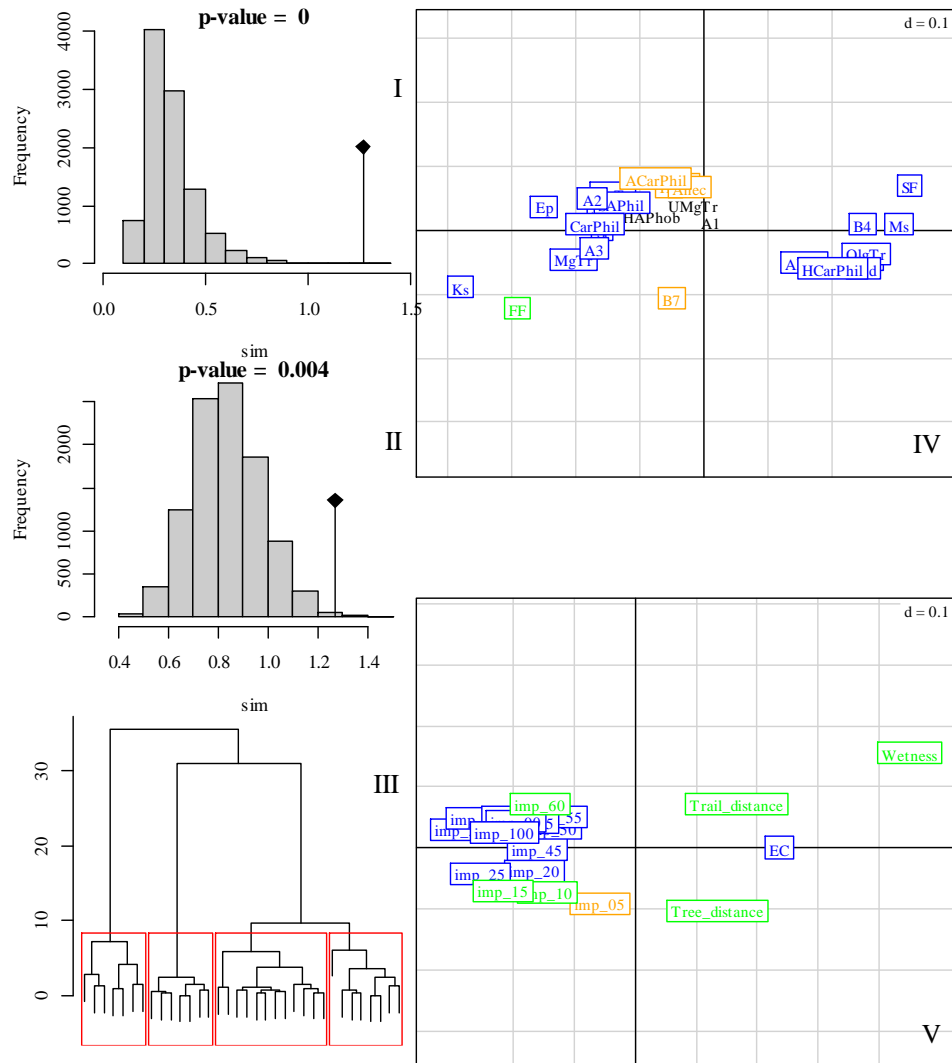


Рис. 4.10. Результати аналізу RLQ

I – множинний тест глобальної значущості зв'язків між екоморфами макрофауни та екологічними предикторами на основі пермутації сайтів, II – множинний тест глобальної значущості зв'язків між екоморфами макрофауни та екологічними предикторами на основі пермутації видів, III – кластерний аналіз видів на основі значень RLQ-осей, IV – розміщення екоморф у просторі RLQ-осей (синій колір – статистично вірогідна кореляція з віссю 1, жовтий колір – з віссю 2, зелений колір – з обидвома осями), V – розміщення екологічних предикторів у просторі RLQ-осей (синій колір – статистично вірогідна кореляція з віссю 1, жовтий колір – з віссю 2, зелений колір – з обидвома осями), ценоморфи (Cenotomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocenotomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPHil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатобоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HyperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендегейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщин у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстильці або співрозмірні з великими щілинами чи тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – C-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їх екологічної структури та зв'язків з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дозволив виділити чотири комплекси видів, які формують функціональні групи А, В, С та D (рис. 4.11). Центроїд функціональної групи А наближений до початку системи координат. Цей кластер включає дощових черв'яків *Aporrectodea rosea*, кокони дощових черв'яків та личинок *Cetonia aurata*, які надають перевагу гниючій деревені, енхитреїд, *Geophilus proximus*, жужелиць роду *Harpalus* та *Brachinus crepitans*. Це комплекс видів, які є типовими у цілому для даної екосистеми та є помірно толерантними для рекреаційного навантаження. Кластер В об'єднує види, які є більш чутливими до рекреаційного навантаження, а представники кластеру С є найбільш чутливими до рекреації. Цей кластер об'єднує підстилкових (епігейних) видів тварин, розміри тіла яких співрозмірні з розмірами між частками підстилки. Представники кластеру D є комплексом порівняно ксерофільних видів-фітофагів, які в цілому є досить гетерогенними за іншими екологічними властивостями.

Область, яка відповідає найбільшому рівню рекреаційного навантаження, є вакантною. Це свідчить про те, що найбільш трансформовані ділянки випадково заселяються представниками різних екологічних груп.

RLQ-вісі та ОМІ-вісі значно позитивно корелюють. Відповідно, просторові патерни RLQ- та ОМІ-осей є дуже подібними між собою (рис. 4.12).

4.3. ЗНАЧЕННЯ ЕКОМОРФ ДЛЯ ПОЯСНЕННЯ ПРОСТОРОВОГО ВАРІЮВАННЯ УГРУПОВАННЯ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ

Міське середовище впливає на формування флори – опосередковано (через зміну умов існування) і безпосередньо (за рахунок фізичного знищення рослин), перетворюючи її в строкатий конгломерат елементів як місцевого походження, так і сторонніх [261,363,364].

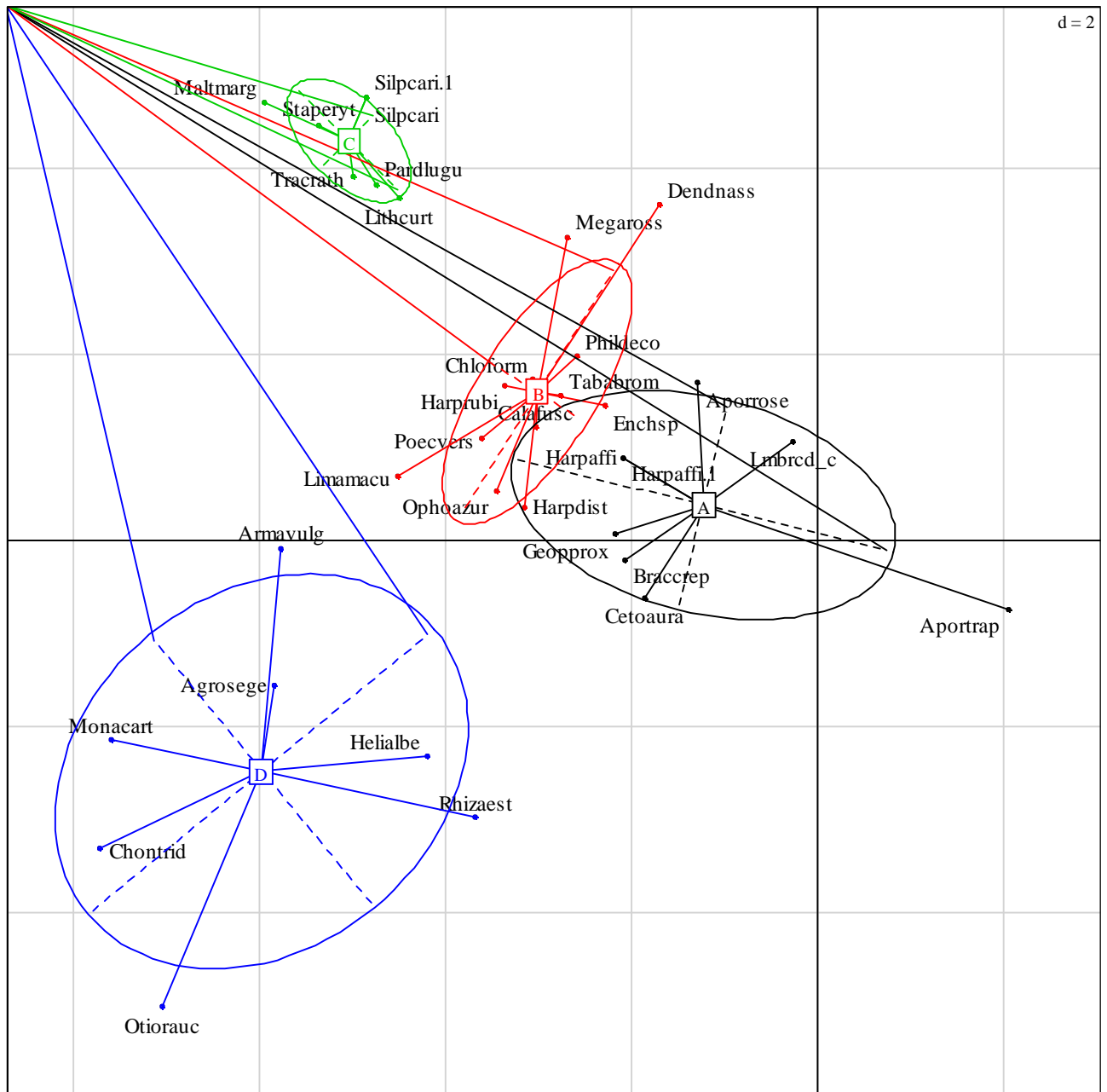


Рис. 4.11. Розташування функціональних груп (кластерів) у просторі RLQ-осей: *Aporrose* – *Aporrectodea rosea*; *Aportrap* – *Aporrectodea trapezoides*; *Dendnass* – *Dendrobaena nassonovi*; *Lmbrcd_c* – *Lumbricidae* (кокон); *Enchsp* – *Enchytraeus sp.*; *Pardlugu* – *Pardosa lugubris*; *Geopprox* – *Geophilus proximus*; *Lithcurt* – *Lithobius curtipes*; *Megaross* – *Megaphyllum rossicum*; *Maltmarg* – *Malthodes marginatus*; *Braccsclo* – *Brachinus sclopeta*; *Calafusc* – *Calathus fuscipes*; *Harpaffi* – *Harpalus affinis*; *Harpaffi.1* – *Harpalus affinis* (larvae); *Harpdist* – *Harpalus distinguendus*; *Ophoazur* – *Ophonus azureus*; *Poecvers* – *Poecilus versicolor*; *Cetoaura* – *Cetonia aurata*; *Otiorauc* – *Otiorhynchus raucus*; *Silpcari* – *Silpha carinata*; *Silpcari.1* – *Silpha carinata* (larvae); *Phildeco* – *Philonthus decorus*; *Staperyt* – *Staphylinus erythrocephalus*; *Rhizaest* – *Rhizotrogus aestivus*; *Chloform* – *Chloromyia formosa*; *Tababrom* – *Tabanus bromius*; *Agrosege* – *Agrotis segetum*; *Armavulg* – *Armadillidium vulgare*; *Tracrath* – *Trachelipus rathkii*; *Chontrid* – *Chondrula tridens*; *Helialbe* – *Helix albescens*; *Monacart* – *Monacha cartusiana*; *Limamacu* – *Limacus maculatus*

Урбанофлора – це сукупність видів, що самостійно існують на міській території. З позицій сучасної флористики це локальна флора або елементарна флора регіонального рівня [365]. Нами встановлено, що в межах міського парку на трав'яний ярус впливають природні й антропогенні фактори середовища.

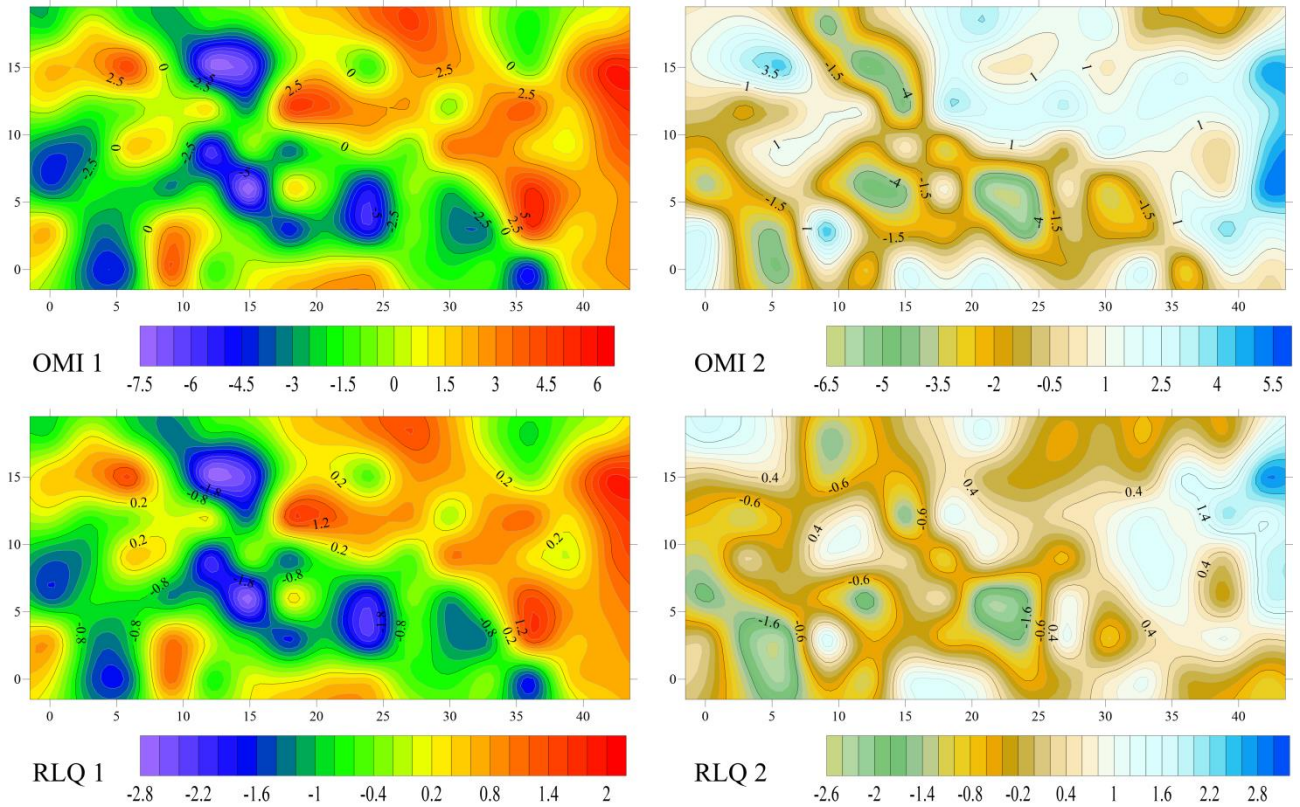


Рис. 4.12. Просторова мінливість OMI- та RLQ-осей. Осі абсцис та ординат – локальні координати експериментального полігона

Густина деревостану є важливим природним чинником, який діє на трав'яний ярус переважно через регуляторну функцію доступу до сонячного світла. Кількісно трофність та вологість можна оцінити за допомогою показника електричної провідності, який залежить як від кількості розчинених у ґрунтовій рідині солей (трофність), так і від вологості. Виділяють чотири найважливіших типи факторів антропогенного впливу на живий надґрунтовий покрив у рекреаційних лісах. Серед них – фактори механічного ушкодження (аж до повного знищення) при витоптуванні наземних органів рослин, у тому числі бруньок поновлення. Особливо

страждають при цьому найменш захищені рослини з високими соковитими пагонами, із бруньками поновлення, розташованими над поверхнею ґрунту або в самій його поверхні. Відносно більш стійкими виявляються види з розетковим розташуванням листків, невисокими пружними пагонами, з досить надійно захищеними бруньками поновлення. Зміна фізичних параметрів ґрунту – вологості, аерованості, щільності, температурного режиму й т. ін. [366]. У результаті цього порушується нормальне функціонування систем підземних органів рослин.

Загальною особливістю є те, що підвищення рівня електричної провідності ґрунту сприяє зростанню проективного покриття трав'яного ярусу. Ця закономірність має свої особливості й залежить від рівня рекреаційного навантаження. Найбільш сильно виражена така залежність в умовах низької рекреаційної трансформації середовища, на що вказує найвищий кореляційний коефіцієнт між проективним покриттям та електричною провідністю. Зі зростанням рівня рекреаційного навантаження кореляція між цими показниками зменшується та відповідно найменша кореляція встановлюється і за умов найвищого рівня рекреаційного тиску.

Підкреслимо, що рівень електричної провідності ґрунту визначає верхню можливу межу проективного покриття, яка може бути за відповідних умов. Як механізм залежності проективного покриття трав'яного ярусу від електричної провідності можна розглянути роль вологості та трофності едафотопу, які електрична провідність маркує. Найбільш вірогідно, що ці дві властивості в умовах досліджуваного парку варіюють погоджено, власне чому і можливою є їх ідентифікація за допомогою одного інтегрального показника, яким є електрична провідність ґрунту. Цілком фізіологічним є результат, коли збільшення вмісту води та поживних речовин у ґрунті сприяють збільшенню життєвості рослин.

Густина деревостану також суттєво впливає на проективне покриття трав'яного ярусу. Визначено, що деревинні та трав'янисті рослини є антагоністами: збільшення густини деревостану супроводжується

зменшенням проективного покриття трав'янистих рослин. Ліс трансформує різноманітні кліматичні складові, при цьому найбільшою мірою змінюючи радіаційний режим [367–369]. Під пологом лісу освітленість набагато менша, причому в різних типах і в різних ділянках лісу вона неоднакова, оскільки відрізняються й склад порід, і світлопроникність пологу, і повнота деревостану. Різко скорочується загальна кількість радіації, оскільки значна частина її перехоплюється кронами дерев і чагарників [370,371]. Освітлення стає дуже строкатим, що залежить не тільки від деревинно-чагарникового пологу, але й від переміщення сонця протягом дня, від розгойдування дерев вітром, від хмарності [372]. Зміни відбуваються протягом усього вегетаційного періоду в зв'язку з настанням різних фенологічних фаз [373]. При цьому кожний тип лісу характеризується своєю специфікою, передусім обумовленою породою-едифікатором і структурою екосистеми. У штучних насадженнях (лісових культурах) визначальний вплив на світловий режим робить головна порода та густина посадки [66,374–376].

Встановлені аналітичні залежності можна проілюструвати на конкретних прикладах. Високий рівень густини деревостану екранує поверхню ґрунту від сонячного світла, внаслідок чого трав'яний ярус практично повністю елімінується. В умовах тіньового світлового режиму рекреаційне навантаження є вторинним фактором, який впливає на трав'янисту рослинність. За умов розрідженого деревостану з полутіньовим світловим режимом формуються сприятливі умови для розвитку трав'яного покриву. За таких умов інтенсивне рекреаційне навантаження виступає в ролі значного обмежувального фактора, який негативно впливає на трав'яний рослинний покрив. Трав'янисті рослини формують острівні осередки, які ізольовані в результаті інтенсивного рекреаційного навантаження. Упорядкування руху відвідувачів парку по встановлених пішохідних доріжках значно знижує рекреаційне навантаження на ділянки парку, які розташовані поряд [56].

Кількісно високий рівень рекреаційного використання території позбавляє фатально негативних наслідків, попереджає їх появу. Формується суцільний трав'яний покрив, проективне покриття якого визначається природними чинниками – вологістю та трофністю едафотопу. Рівень проективного покриття, функціональні та естетичні властивості трав'яного покриву будуть залежати від адекватно підбраного асортименту видів рослин, які такий покрив формують. Тому врахування едафічних властивостей оселищ є найважливішою умовою створення функціонально дієвих та естетичних типів рослинного покриву з трав'янистих рослин в умовах лісопаркових насаджень. Найголовнішими заходами в обговорюваному напрямку є організація рекреаційного навантаження через спрямовування його в рамках існуючої мережі пішохідних доріжок, які передбачені планом лісопаркового насадження, та профілактика виникнення і розвитку несанкціонованих пішохідних доріжок, які здатні значно знизити кількісні показники, різноманіття та естетичність трав'яного покриву [56].

Зниження рекреаційного навантаження може по-різному сприйматися різними біогеоценотичними ярусами лісової екосистеми. Можна припустити, що зниження рекреаційного навантаження позитивно впливає на деревинні рослини, внаслідок чого їх обмежувальний вплив на трав'яний ярус зростатиме. Саме тому можуть спостерігатися ефекти, коли зниження рекреаційного навантаження не завжди супроводжується збільшенням проективного покриття трав'яного ярусу [56].

Як свідчать одержані дані, у межах дослідженого лісопаркового насадження вказаний рівень твердості вже може бути перевищений з верхніх шарів ґрунту. В шарі 0–5 см у 95 % випадків рівень 3 МПа не перевищується, але вже більш глибокі шари ґрунту мають твердість, яка більша, ніж критична. Це вказує на велике значення твердості ґрунту як лімітуючого фактору в формуванні структури як рослинного покриву, так і перебігу ґрунотвірних процесів у межах паркового насадження [49].

Твердість залежить від вологості ґрунтів, від вмісту в ґрунті органічної речовини, складу поглинених катіонів, співвідношення структурних агрегатів, і дуже помітно залежить від гранулометричного складу [377]. Все це обумовлює перспективність використання твердості і в ґрунтово-генетичних, і в агрономічних дослідженнях. З ґрунтово-фізичних факторів, що впливають на твердість, на перше місце слід поставити вміст води в ґрунті та її енергетичний стан [378]. Далі з фізичних факторів – гранулометричний склад, щільність складання, структурний склад, розмір пір і співвідношення великих і тонких пір та інші [379–381]. Перераховані чинники вирішальним чином впливають на показник сили конуса і здатність ґрунту стискатися [49,382].

Встановлений рівень варіації твердості вказує на наявність різноманітних джерел впливу на цей показник. Високий рівень мінливості цього показника у верхньому шарі викриває на важливе значення поверхневого ущільнення ґрунту, яке може відбуватися внаслідок рекреаційної активності. Локальні максимуми на різних глибинах вказують на наявність таких джерел варіації, як природна гетерогенність у складенні ґрунту та вплив кореневих систем рослин на твердість ґрунту. Живі організми – рослини та тварини – можуть як зазнавати негативного впливу підвищеної твердості ґрунту, так і бути фактором відновлення оптимального фізичного стану ґрунту після його переущільнення. Результатом рівноваги цих процесів на фоні рекреаційної діяльності і є спостережувані патерни профільної мінливості значень твердості ґрунту. Висока твердість ґрунту в будь-якому шарі сприяє зменшенню руху вологи в цілому через профіль ґрунту і обмежує поширення кореневої системи [383,384]. Показники твердості були застосовані в якості інтегрального показника фізичного стану ґрунтів. Якщо раніше у Швеції строкатість врожаю найчастіше розглядали як наслідок перерозподілу поживних елементів у ґрунті, то в цій роботі надзвичайно широкий розкид врожайних даних на поле (від 4,0 до 11,5 т зерна/га) пояснили варіабельністю твердості ґрунту. Була встановлена досить

ясна закономірність: врожай був вище там, де менше твердість [385]. Одночасно було встановлено відмінності в динаміці розвитку корневих систем протягом вегетації ячменю. За іншими даними, зернові культури цілком переносять підвищену твердість (20-25 кгс/см²), у той час як для просапних, коренеплодів, садових і овочевих вона неприйнятна [386]. Оптимальні параметри в цих випадках не перевищують 5–10 кгс/см². Твердість вище 30 кгс/см² і особливо вище 40-50 кгс/см² сильно пригнічує і навіть зупиняє ріст корневих систем більшості культур [294]. Також було встановлено, що твердість ґрунту корелює з індикаторними значеннями освітленості за Елленбергом. У свою чергу, відмінностей в індикаторних значеннях азотного харчування між рослинами, різними за ступенем толерантності до твердості ґрунту, виявлено не було [49,232,387,388].

Одержані експериментальні результати вказують на систематичне переважання більшої твердості, ніж це можна очікувати за умов випадкової альтернативи, у верхніх шарах ґрунту 0–5 та 5–10 см. При цьому шар ґрунту 5–10 см є більш показовим, ніж шар 0–5 см. Очевидно, шар ґрунту, який виходить на денну поверхню, зазнає впливу широкого різноманіття факторів, багато з яких мають локальну та випадкову природу. Це можуть бути і детальномасштабні фактори, які пов'язані з просторовою організацією рослинного покриву, які неможливо оцінити в рамках проведеного дослідження з відповідною регулярністю сітки опробування. Також це можуть бути нерегулярні впливи, які пов'язані з рекреаційною активністю або господарською діяльністю в парку [49].

Максимум асиметрії, як це було відмічено, вказує на наявність зсуву розподілу в бік менших значень, ніж можна очікувати в ситуації з випадковою альтернативою. Очевидно, переущільнені сусідні шари ґрунту за профілем формують захисні екрани від негативних впливів, внаслідок чого між ними формується прошарок меншої твердості. Такий результат дозволяє викрити ще один аспект рекреаційного впливу на твердість ґрунту: під впливом рекреації відбувається не тільки збільшення твердості ґрунту, але й

формується функціональної шаруватої структури ґрунту. На даному етапі досліджень ми не можемо стверджувати, що шаруватість відбувається і на морфологічному рівні, але висновок про функціональну шаруватість виглядає досить переконливим. Таким чином, «зубчастий» профільний розподіл значень асиметрії твердості вказує на формування функціональної шаруватості ґрунтів, які зазнають рекреаційного впливу. Амплітуда коливань показників асиметрії затухає з глибиною, що також вказує на те, що саме рекреація є джерелом формування відповідних патернів [49].

Встановлено, що переважна більшість розподілів значень твердості ґрунту по шарах характеризується позитивним ексцесом. Позитивний ексцес вказує на тяжіння значень облікової величини до модального рівня більшою мірою, ніж це можна передбачати з позиції повністю випадкового процесу. Такий результат також відповідає нашому припущенню про формування функціонально шаруватої структури під рекреаційним впливом. За умов шаруватої структури більш високі значення ознаки будуть зменшуватися, а більш низькі – збільшуватися, тобто буде відбуватися наближення до рівня, який найбільш характерний для даного шару ґрунту. Від’ємні значення ексцеса маркують двовершинний розподіл. Він характерний переважно для приповерхневих шарів ґрунту. Двовершинність є результатом незбалансованої дії суттєво відмінних факторів. Альтернативою розподілу як з позитивним так і з негативним ексцесом є нормальний розподіл, який виникає як результат реалізації випадкового процесу, на який не діють ніякі зовнішні фактори, або діють дуже велика їх кількість, серед яких неможливо виділити один або декілька найважливіших. У свою чергу, двовершинність є результатом дизруптивного процесу як результат антагоністичного впливу двох зовнішніх факторів. У якості таких факторів слід розглядати дію таких причин, які зменшують твердість ґрунту, так і дію причин, які твердість ґрунту збільшують. Слід відзначити, що у приповерхневих шарах дія факторів, які протистоять зростанню твердості, є найбільш інтенсивною. Це активне протікання фізичних явищ усадки та набухання при перепадах

вологості ґрунту, які найбільші саме у верхніх ґрунтових шарах. Також діяльність ґрунтових тварин та значне розростання кореневих систем рослин спостерігається саме у дерновому шарі або у лісовій підстилці. Фізичні процеси та біологічна активність дієво розпушують ґрунт та сприяють зменшенню його твердості. Систему «твердість ґрунту – корінь» не можна представляти як односторонній вплив твердості на формування і розвиток коренів. Корінь також впливає на ґрунт, причому в залежності від культури і особливостей її кореневих систем іноді цей вплив сягає істотної значущості [389–393]. За допомогою показників твердості добре розрізняються посіви просапних культур і культур суцільної сівби. Останні, як правило, мають твердість на 5–10 кгс/см² більше [49,232,386]. З іншого боку, саме верхній шар ґрунту в паркових насадженнях зазнає найбільшого впливу рекреаційної діяльності. Тому переважання рекреаційного впливу створює осередки більшої твердості, а у зонах, де такий вплив відсутній, або не значний, спостерігається альтернативний пік в розподілі з меншими значеннями твердості. Твердість знаходиться в тісній залежності з розміром агрегатів, що складають структуру, а також безпосередньо визначають умови зростання рослин [394–396]. У ґрунтах, що характеризуються значною твердістю, порушуються водний, повітряний і біологічний режими, що негативно позначається на розвитку рослин і врожаї [264,389,397–401]. Твердість ґрунту суттєво змінюється протягом сезону [49,402].

Таким чином, одержані результати викрили дві особливості. По-перше, збільшення рекреаційного навантаження спричиняє збільшення твердості ґрунту. В цілому, цей результат є дещо тривіальним. По-друге, збільшення твердості ґрунту під впливом рекреації відбувається немонотонно з наявністю декількох (трьох) максимумів кореляційного зв'язку, які маркують максимумами впливів рекреації на твердість ґрунту. Наявність максимального реагування твердості ґрунту на рекреацію в шарі 0–5 см пояснити можна безпосереднім витоштуванням поверхні ґрунту відвідувачами парку та чим більше такий вплив, тим більший буде зв'язок твердості та рекреації. У

випадку однорідних властивостей ґрунту в його профілі ми можемо очікувати монотонне зменшення зв'язку твердості та рекреаційного навантаження з глибиною внаслідок затухання тиску на ґрунт від відвідувачів. Але ми цього не спостерігаємо та навпаки, встановлено наявність двох локальних максимумів кореляційного зв'язку на різних глибинах. Слід відзначити, що зростання кореляційного зв'язку з глибиною та наявність його локальних максимумів неможливо пояснити на основі припущення про безпосередній вплив навантаження, яке здійснюють відвідувачі парку на ґрунт [49]. Причини виникнення локальних максимумів кореляційного зв'язку слід шукати через встановлення інших механізмів варіювання твердості ґрунту, ніж тільки фізичне навантаження на ґрунт при рекреації. Ми виходимо із припущення, що тиск відвідувачів на ґрунт не є безпосередньою причиною, але запускає комплекс процесів, які приводять до формування локальних максимумів кореляції твердості та інтенсивності рекреаційного навантаження. Нами було виказане припущення, що ущільнення ґрунту під зовнішнім тиском відбувається не рівномірно з затуханням з глибиною, а з утворенням функціональних шарів, які відрізняються за своїми властивостями. Вже наявність таких шарів є фактором регуляції ґрунтотворних процесів за умов рекреації, внаслідок чого може відбуватися магніфікація кореляційного зв'язку з глибиною. Безумовно, кореляція вказує на зростання твердості в певних шарах ґрунту зі збільшенням рекреаційного навантаження, але на відміну від первинного збільшення в шарі 0–5 см, локальні максимуми твердості слід інтерпретувати як зони вторинного зростання твердості, так як тиск на поверхню ґрунту не є безпосередньою причиною їх виникнення. У дослідженнях науковців було виявлено, що підвищення рівня рекреації негативно впливає на властивості ґрунту та індукує зменшення рослинного покриву та біологічного різноманіття [403–405]. Рекреація найбільше впливає на шар підстилки та органічний горизонт [406]. Показано, що ґрунт на глибині 0–5 см значно ущільнений внаслідок рекреаційної активності [407]. Рослинність, лісова

підстилка та верхній шар ґрунту відіграють вирішальну роль у запобіганні ерозії ґрунту [408]. Рекреаційне навантаження спричиняє ущільнення та ерозію ґрунту [409]. Ущільнення змінює структуру пор ґрунту і може перешкоджати проникненню коренів, спричинює неадекватне вкорінення та погіршення росту рослин [410,411]. Ущільнення ґрунту впливає на ріст і розвиток рослинності [412,413]. Опір проникненню в ґрунт був визнаний одним з основних обмежуючих факторів розвитку коренів [414]. Змінні ґрунтового та рослинного покриву можуть розглядатися як предиктори небезпеки ерозії внаслідок рекреаційних навантажень [415]. Низькі показники інфільтрації, спричинені ущільненням ґрунтів, негативно впливають на навколишнє середовище міста, що призводить до застою води або обмеженого водопостачання, збільшення миттєвих затоплень та поганої якості поверхневих вод [413,416]. Опір проникненню ґрунту як показник ущільнення ґрунту суттєво залежав від кількох змінних ґрунту, таких як вміст води, щільність ґрунту, органічні речовини, текстура та структура ґрунту [417]. Через місцевості проникність ґрунту змінюється внаслідок зміни вмісту вологи в ґрунті, зміни типу ґрунту, глибини, текстури, вмісту грубих осколків та органічних речовин та експозиції гірських порід, зміни різних типів механічного впливу, спричиненого людиною на ґрунт [49,418].

Шаруватість може бути причиною обмеження закономірної міграції повітря та вологи профілем ґрунту. Відомо, що вологість та вміст повітря в ґрунті безпосередньо відбиваються на його твердості. Необхідно додати, що таким чином окрім того, що твердість сама по собі є мірою супротиву ґрунтового тіла пенетрації, вона таким чином тісно корелює з умовами для існування ґрунтових тварин та кореневих систем рослин. Біотичні складові є дієвими антагоністами явищ зростання твердості ґрунту. Тому шаруватість може виступати у якості лімітуючого фактору процесів, які відновлюють фізичний стан ґрунту, що може стати причиною формування зон зростання твердості у ґрунті вторинного характеру [49]. Таким чином, аналіз одержаних даних по твердості ґрунту вказує на те, що рекреаційна активність у

лісопарковому насадженні може призводити до зростання цього показнику. Нами встановлено, що характер описових статистик показників твердості ґрунту по шарах цілком підтверджує гіпотезу про ще один аспект впливу рекреації – це виникнення явища функціональної шаруватості ґрунтів. Вона виражається у формуванні структур, в яких шари з більшою твердістю розмежовуються шарами меншої твердості. Наявність таких структур може викликати комплекс негативних явищ, які пов'язані з проникненістю вологи через шар ґрунту, міграційній здатності повітря в ґрунті, можливість росту корневих систем рослин та руху тварин. Шарувата структура може формувати локальні водонепроникні горизонти, які будуть обмежувати здатність ґрунту вбирати вологу. Таке обмеження має інший безпосередній негативний наслідок – це активація явищ ерозій, так як у разі випадіння інтенсивних опадів вертикальний потік води переорієнтується на латеральний, який є важливим чинником ерозії ґрунту. Також такі водонепроникні горизонти є нічим іншим, як аналогами плужної підшви, які здатні обмежувати ріст корневих систем рослин та міграцію ґрунтових тварин [49].

Щільність населення ґрунтової макрофауни за умов помірного рекреаційного навантаження становить 493.10 екз./м², а за умов високого рекреаційного навантаження щільність становить 376.53 екз./м². З одного боку, одержані свідчення про те, що збільшення рекреаційного навантаження призводить до зменшення щільності тваринного населення ґрунтів. З іншого боку, загальний рівень чисельності та видового різноманіття паркових насаджень є порівняно високим. За аналогічною методикою було здійснено облік ґрунтових тварин в інших екосистемах, що дозволяє порівняти кількісні показники угруповань. У Ботанічному саду ДНУ (м. Дніпро) щільність макрофауни варіює в діапазоні від 114.6 до 409.9 екз./м², а у більш вологих умовах зростає до 616.4–1050.5 екз./м² [15]. У лісі в заплаві р. Дніпро чисельність макрофауни становила 91.4 екз./м² [419] та 178.4 екз./м² [358]. Основу угруповання ґрунтової макрофауни парку становлять дощові

черв'яки, які представлені ендегічними та норними формами. Ці екологічні особливості вказують на значний потенціал угруповання до педотурбаційної активності та покращенню ґрунтових режимів внаслідок утворення агрегатів та розпушення ґрунту [420–422]. Також треба відмити ту обставину, що в угрупованні відсутні епігейні дощові черв'яки, які є типовими для лісових екосистем [423]. Така екологічна особливість є наслідком рекреаційного впливу, який негативно позначається на мешканцях лісової підстилki [424]. Серед підстилкових тварин найбільшу чисельність мають високо рухливі види, такі як двопарноногі багатоніжки *Megaphyllum rossicum*. Чисельність менш рухливих підстилкових видів, такі як мокриці або молюски, значно менша. Очевидно, що в умовах значної фрагментації підстилкового шару рухливість є адаптацією до існування в умовах рекреаційного навантаження [425]. Молюски здатні формувати осередки з високою чисельністю у мікростаціях, де рівень рекреаційного навантаження є меншим [242,350,355].

Екоморфічна структура дозволяє створити уявлення про екологічні особливості угруповання. У лісопарковому насадженні переважають сильванти та пратанти, а також представлені представники інших ценоморф. Співвідношення екоморф за кількістю видів та чисельністю дає різні результати. Екоморфічна структура за кількістю видів залежить від історії екосистеми, особливостей оточуючих екосистем та від міграційної здатності видів. Екоморфічна структура за чисельністю вказує на переваги, які має та або інша екоморфа за конкретних екологічних умов. Так, сильванти значно переважають за кількістю видів, але поступаються за чисельністю. Аналогічна ситуація спостерігається для топоморф: за кількістю видів переважають епігейні види, а за чисельністю переважають ендегічні види. Очевидно, що перебудова ценоморфічної структури обумовлена рекреаційним впливом, внаслідок якого найбільшою мірою знижується чисельність епігейних сильвантів. Поряд з безпосереднім впливом елімінації підстилкового блоку на ґрунтових безхребетних відбувається ксерофітизація умов, яка сприяє розвитку степантів у зоні активної рекреації. За умов

лісового оточення в штучному насадженні степ анти представлені переважно еврибіонтами і зростання частки степових видів є механізмом підтримання стійкості угруповання у цілому, але воно також пов'язане з дестабілізацією саме лісової складової. Лісовий моноценоз набуває властивостей степо-лісового амфіценозу.

Важлива роль рекреації у структуруванні угруповання доводиться важливим значенням ґрунтових властивостей, динаміка яких в межах дослідженої території обумовлена рекреаційним тиском [404]. Слід відзначити, що динаміка ґрунтових властивостей, яка індукована рекреацією, відбувається на фоні природної мінливості властивостей ґрунту. Важливим драйвером такої мінливості є деревостан [404,426]. Деревина є важливим фактором структурування екологічного простору, що безпосередньо впливає на рослинний покрив, ґрунт та ґрунтову біоту [376]. Певною мірою дерева також організують рекреаційне навантаження. Помірна щільність деревостану є привабливою для рекреації, але при цьому найбільша інтенсивність рекреації відбувається на певній відстані від конкретних дерев. Саме тому між відстанню до дерев та до пішохідних доріжок спостерігається від'ємна кореляція.

Екологічний простір дослідженої території є однорідним для переважної більшості підстилкових видів ґрунтових тварин, тоді як для ендемічних видів територія не є однорідною внаслідок рекреаційного навантаження. RLQ-аналіз дозволяє більш ретельно дослідити роль екоморфічної організації в структуруванні угруповання та формуванні його просторових патернів. Цей підхід дозволив встановити, що ділянки з меншим рівнем рекреаційного навантаження є більш вологими, тоді як рекреаційне навантаження призводить до зростання ґрунтової пенетраційної стійкості та зменшенню вологості ґрунту. Комплекс тварин, які надають перевагу меншому рівню рекреаційного навантаження має спільні екологічні риси. Цей комплекс представлений переважно мезофільними сапрофагами, гемікарбонатофілами, які здатні до активного прокладання ґрунтових галерей зі зміною товщини

тіла. Очевидно, що цей комплекс представлений переважно дощовими черв'яками та його екологічні особливості вказують на високий рівень функціональної активності ґрунтових тварин. Антиподом є комплекс, який надає перевагу рекреаційно трансформованим мікроділянкам. Цей комплекс представлений ксерофільними епігейними фітофагами. Норники надають перевагу територіям, які наближені до дерев, а С-подібно зігнені личинки частіше зустрічаються у зоні рекреації. Наявність норних видів є свідченням цілісності ґрунтового профілю лісової екосистеми у цілому: як поверхневого шару підстилки, так і галереї з ходів у самому ґрунті [427]. Норники живляться переважно мертвими рослинними залишками у листовій лісовій підстилці та активно їх переміщують вглибину ґрунту [428]. Також прокладання галереї ходів у ґрунті можливо за певної його вологості [429,430]. Слід відзначити можливість фізичної стійкості ходів тривалий час, бо їх створення є значно енергоємним процесом [431]. Руйнування ходів за різних причин є фактором елімінації черв'яків-норників.

С-подібні личинки не будують систему ходів, а кожна тварина існує в індивідуальній капсулі, яка є ізольованою від навколишнього середовища, що забезпечує збереження вологи [287]. Очевидно, що така стратегія переміщення є найбільш актуальною для сухих ґрунтів, які також внаслідок недостатньої зволоження є дуже фізично резистентними. Ротові органи личинок комах слугують як для живлення корінням рослин, звідки переважно тварини одержують вологу, а також для зрізання шару ґрунту в капсулі, де тварина знаходиться. Рихлий ґрунт втискається каудальним кінцем тіла личинки у протилежний бік капсули, таким чином сама капсула постійно переміщується в ґрунті. Очевидна, така модель переміщення, яка є типовою адаптацією у степових екосистемах, є преадаптацією для існування в умовах рекреаційного навантаження, яке пов'язане з ксерофітизацією екологічних умов, збільшенням ґрунтової пенетраційної резистентності та зменшенням вологості ґрунту.

Екоморфічна організація дозволяє інтерпретувати тренди мінливості угруповання ґрунтової макрофауни за умов впливу рекреаційного навантаження, а також пояснити просторові патерни ґрунтової макрофауни.

ВИСНОВКИ ЗА РОЗДІЛОМ

1. Екологічний простір екосистем в умовах рекреації структуровано між екологічними нішами ґрунтової макрофауни. Маргинальність, толерантність та залишкова толерантність кількісно характеризують положення екологічних ніш в екологічному просторі. Мінливість ґрунтових властивостей, яка індукована природними факторами або рекреацією, є драйвером структурування екологічного простору ґрунтової макрофауни. Ґрунтові тварини є найчутливішими до мінливості твердості, вологості та електропровідності ґрунту.

2. Між факторами навколишнього середовища в зелених насадженнях загального користування, структурою угруповання ґрунтової макрофауни і його екоморфічною організацією існує зв'язок. Екоморфічний аспект структури угруповання ґрунтової макрофауни є більш чутливим до рекреаційного навантаження, ніж розподіл екологічних ніш між видами в екологічному просторі, що дозволяє припустити, що перебудови екоморфічної структури угруповання є умовою стійкості його організації.

3. Природна варіабельність ґрунтових умов в межах екосистеми проявляє себе у зміні співвідношення ксерофілів, фітофагів, карбонатofilів з одного боку та пратантів, палюдантів та гіперкарбонатofilів – з іншого. Менший рівень рекреаційного навантаження є сприятливим для сапрофагів та акарбонатofilів. До високого рівня рекреаційного навантаження толерантними є зоофаги, геміаерофоби та мегатрофи. Область, яка відповідає найбільшому рівню рекреаційного навантаження, є вакантною. Це свідчить про те, що найбільш трансформовані ділянки випадково заселяються представниками різних екологічних груп.

РОЗДІЛ 5.

ВПЛИВ РЕКРЕАЦІЇ НА ҐРУНТОВУ МАКРОФАУНУ ТЕХНОЗЕМІВ

5.1. ПРОСТОРОВА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАННЯ МАКРОФАУНИ ТЕХНОЗЕМУ В МЕЖАХ МІСЬКОГО ПАРКУ

Метою роботи було встановити закономірності просторової організації екоморфічного різноманіття ґрунтової макрофауни технозему в межах урбанізованої території в умовах інтенсивного рекреаційного навантаження (Ботанічний сад Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, м. Дніпро). Досліджуваний полігон № 12 тальвегу відрога балки Довга (48°25'55.24"З, 35°2'20.27"В) [108].

На досліджуваній ділянці було виявлено 27 видів ґрунтових тварин (табл. 5.1). Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігону становить 131,96 екз./м². Дощові черви є численною та різноманітною групою сапрофагів у межах полігону та представлені 4 видами. За щільністю населення дощові черви становлять 44.80 % від загальної щільності населення макрофауни. Домінантом є власне-ґрунтовий верхньоярусний *Aporrectodea c. trapezoides*. Його чисельність становить 39.47 екз./м². Власне-ґрунтові дощові черви представлені також *Octolasion lacteum* і *Aporrectodea r. rosea*, а ґрунтово-підстилкові – *Lumbricus rubellus*. Гігроморфи дощових червів представлені гігрофілами та мезофілами. Ценоморфічний спектр також досить широкий – серед дощових червів представлені степанти, пратанти та сільванти. Таким чином, комплекс дощових червів досліджуваного полігону є рясним і різноманітним як у таксономічному, так і екологічному аспектах.

Крім дощових червів до трофічної групи сапрофагів належать епігейні кивсяки *Megaphyllum rossicum* (2.74 екз./м²), полідесмуси *Polydesmus inconstans* (3.96 екз./м²) і мокриці *Trachelipus rathkii* (13,10 екз./м²).

Таблиця 5.1. Видовий склад і чисельність ґрунтової макрофауни

Вид	Ценоморфа	Гігоморфа	Трофоценоморфа	Аероморфа	Топоморфа	Форморфа	Трофоморфа	Карбонатоморфа	Фаза	Щільність, екз./м ²
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	Pr	Ms	OlgTr	APhil	End	B4	SF	HCarPhil	imago	39.47
<i>Aporrectodea rosea</i>	St	Ms	MsTr	SAPhil	End	B4	SF	CarPhil	imago	3.96
<i>Lumbricus rubellus</i>	Pr	Hg	MsTr	HAPhob	Ep	B4	SF	ACarPhil	imago	13.10
<i>Octolasion lacteum</i>	Sil	Ms	MsTr	APhil	End	B4	SF	HpCarPhil	imago	2.59
<i>Zacheus lupatus</i>	Sil	Ms	MgTr	APhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	imago	2.90
<i>Pardosa lugubris</i>	Sil	Ms	MsTr	SAPhil	Ep	A2	ZF	ACarPhil	imago	2.74
<i>Geophilus proximus</i>	Pr	Ms	MgTr	SAPhil	End	A2	ZF	HCarPhil	imago	13.26
<i>Megaphyllum rossicum</i>	Sil	Ms	MsTr	APhil	Ep	A2	SF	ACarPhil	imago	2.74
<i>Polydesmus inconstans</i>	Sil	Ms	OlgTr	APhil	Ep	A1	SF	CarPhil	imago	3.96
<i>Amara aulica</i>	Pr	Ms	MgTr	APhil	Ep	A2	FF	HCarPhil	imago	0.91
<i>Bembidion properans</i>	St	Ms	MsTr	APhil	Ep	A1	ZF	CarPhil	imago	2.90
<i>Carabidae sp. (larv.)</i>	Sil	Ms	MgTr	APhil	End	B5	ZF	CarPhil	larvae	1.68
<i>Harpalus affinis</i>	Pr	Ms	UMgTr	APhil	Ep	A2	ZF	HCarPhil	imago	0.91
<i>Carinatodorcadion carinatum</i>	St	Ks	UMgTr	SAPhil	End	B4	FF	HCarPhil	larvae	0.46
<i>Otiorhynchus raucus</i>	Sil	Ks	MgTr	HAPhob	End	B7	FF	CarPhil	larvae	0.91

<i>Dermestes lanarius</i>	St	Ks	MgTr	APhil	Ep	A1	SF	CarPhil	larvae	0.61
<i>Agriotes sputator</i>	St	Ks	UMgTr	APhil	End	B5	FF	CarPhil	larvae	0.46
<i>Staphylinus caesareus</i>	Sil	Hg	MsTr	SAPhil	Ep	A2	ZF	CarPhil	imago	0.61
<i>Melolontha melolontha</i>	Pr	Hg	MsTr	HAPhob	End	B7	FF	ACarPhil	larvae	3.96
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	St	Ms	UMgTr	SAPhil	End	B7	FF	CarPhil	larvae	0.46
<i>Agrotis segetum</i>	Sil	Ks	MsTr	SAPhil	End	B4	FF	CarPhil	larvae	2.29
<i>Trachelipus rathkii</i>	Pal	Hg	MgTr	HAPhob	Ep	A3	SF	CarPhil	imago	13.10
<i>Cochlicopa lubrica</i>	Pr	Ms	MgTr	SAPhil	End	A1	SF	HCarPhil	imago	0.61
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	St	Ks	UMgTr	APhil	Ep	A3	FF	HCarPhil	imago	0.15
<i>Chondrula tridens</i>	St	Ks	MgTr	APhil	Ep	A3	FF	CarPhil	imago	9.14
<i>Zonitoides nitidus</i>	Pal	Hg	MgTr	SAPhil	Ep	A2	SF	CarPhil	imago	3.96
<i>Limacus maculatus</i>	Sil	Ms	MgTr	SAPhob	End	B4	FF	ACarPhil	imago	4.11

Умовні позначки: Ценоморфи (Coenomorphae): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; гігоморфи (Hygomorphae): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphae): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphae): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphae): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HyperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphae): End – ендегейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фоморфи (Phomorphae): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші за тріщини у ґрунті; 2 – розміри тіла, співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами чи тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphae): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Хижі губоногі багатоніжки представлені землянкою *Geophilus proximus* (13.26 екз./м²). Ці тварини для свого переміщення використовують систему ґрунтових нір і тріщин. Хижаки також представлені личинками жувелиць, імаго коротконадкрилих жуків *Staphylinus caesareus*, павуками та косариками. Група фітофагів різноманітна та представлена підгризаючими личинками совок (Noctuidae), пластинчастовусих жуків (*Melolontha melolontha* і *Rhizotrogus aestivus*), жувелиць, жуків-вусанів (*Carinatodorcadion carinatum*) і молюсками (5 видів).

За кількістю видів в угрупованні переважають сільванти (45.5 %). Дещо менше в угрупованні пратантів (24.2 %) та степантів (21.2 %). Епізодично зустрічаються палюданти. Аналіз за чисельністю видів вказує, що основу ценоморфічної структури макрофауни становлять пратанти (64,5 %). Частка сільвантів складає 16,1 %, а степантів – 19,1 % (рис. 5.1). Палюданти за чисельністю є дуже рідкісними (0,2 %). Таким чином, ценоморфічний вигляд тваринного населення досліджуваного полігону можна охарактеризувати як лучний зі степовими та лісовими елементами. Слід відзначити, що більша кількість лісових видів представлена меншою чисельністю, а менша кількість степових та лучних видів представлені більшою чисельністю.

В гігморфічній структурі угруповання за кількістю видів переважають мезофіли (57.6 %). Ксерофіли становлять 18.2 %, а гігрофіли – 24.2 %. Таким чином, гігморфічний діапазон видів є достатньо широким. За чисельністю видів, серед гігморф переважають мезофіли (86,4 %), значно менше ксерофілів (10,4 %). Зрідка зустрічаються гігрофіли (3,2 %). Таким чином, гігморфічна структура населення є мезофільною. За чисельністю видів мезофільний характер угруповання набуває ще більшої повноти.

В угрупованні переважають мегатрофоценоморфи (45.5 %). Олігомезотрофоценоморфи становлять 9.1 % від кількості видів в угрупованні, мезотрофоценоморфи – 21.2 %, ультрамегатрофоценоморфи – 24.2 %. За чисельністю видів в угрупованні домінують оліготрофоценоморфи (59,6 %).

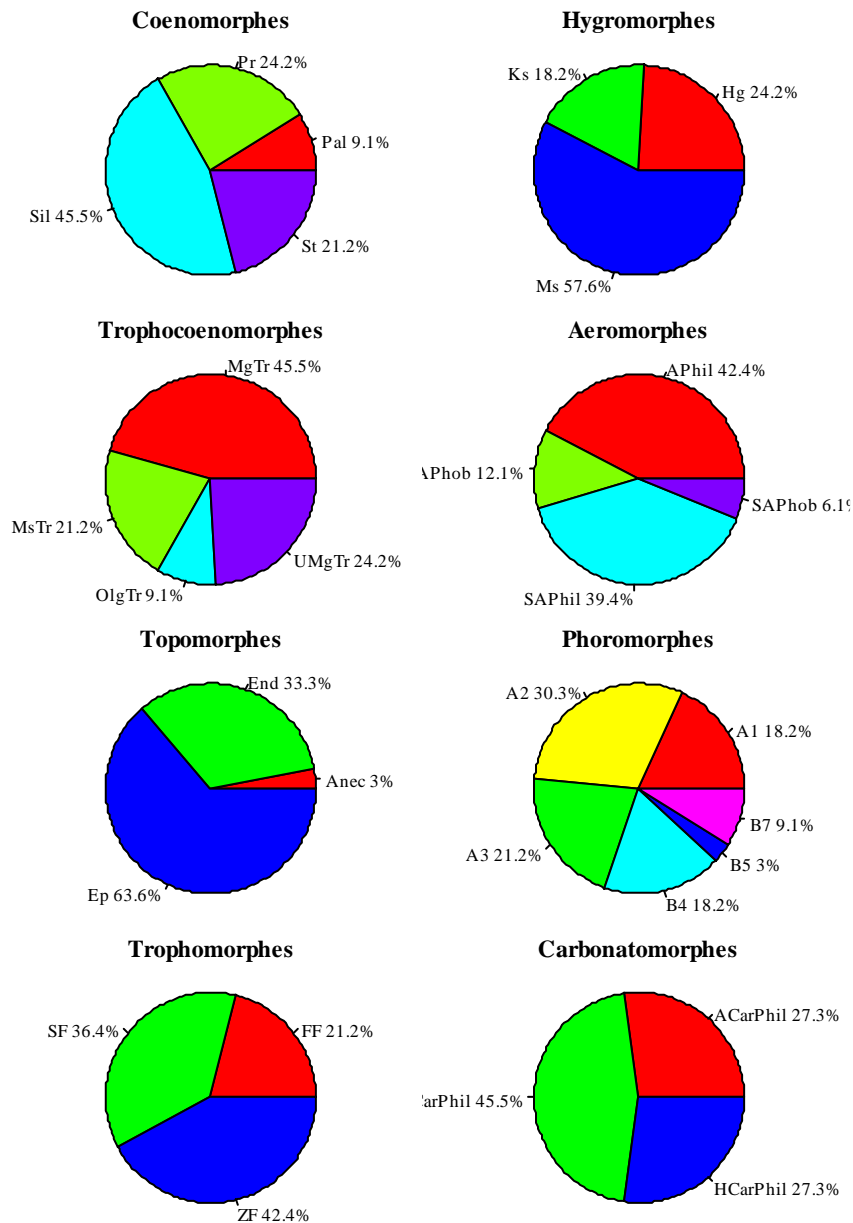


Рис. 5.1. Екологічна структура ґрунтової макрофауни (за кількістю видів): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатобоби; ACarPhil – акарбонатобіли; HemiCarPhil – гемікарбонатобіли; CarPhil – карбонатобіли, HyperCarPhil – гіперкарбонатобіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендегейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphes): А – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщин у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Мезотрофоценоморфи становлять 18.3 % від чисельності угруповання, мегатрофоценоморфи – 10.1 %, ультратрофоценоморфи – 12.0 %. Таким чином, за кількістю видів угруповання є мегатрофоценоморфним, а за чисельністю – оліготрофоценоморфним.

Серед аероморф за кількістю видів переважають аерофіли (42.4 %) та субаерофіли (39.4 %). За чисельністю аерофіли є домінантними в угрупованні (82.3 %).

За кількістю видів в угрупованні переважають епігейні форми (63.6 %). Частка ендегейнних видів трохи менша (33.3 %). Норники складають 3 %. За чисельністю видів у структурі топоморф ендегейні форми значно переважають (79,2 %) над епігейними (17,4 % відповідно).

За кількістю видів форморофічна структура є досить вирівняною у тому сенсі, що рівень домінування лідерів серед форморф є не значним. У свою чергу, за чисельністю видів серед форморф очевидно переважають тварини, що активно прокладають ходи зі зміною форми тіла (B4) – 78,4 %. Тоді як наступна форморфа за значимістю в угрупованні – це тварини, які використовують існуючу систему порожнин і розміри тіла яких більше порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті (A3) – становить тільки 6,3 %.

Трофічна структура за кількістю видів є також вирівняною, тоді як за кількістю видів можна виділити очевидного лідера. Безумовними домінантами є сапрофаги (89,6 %). Частка зоофагів становить 2,8 %, а фітофагів – 7,6 %.

За кількістю видів в угрупованні переважають карбонатофіли (45.5 %). Гімікарбонатофіли та акарбонатофіли представлені у рівній пропорції (по 27.3 % відповідно). За чисельністю переважають гемікарбонатофіли (66.3 %) (рис. 5.2).

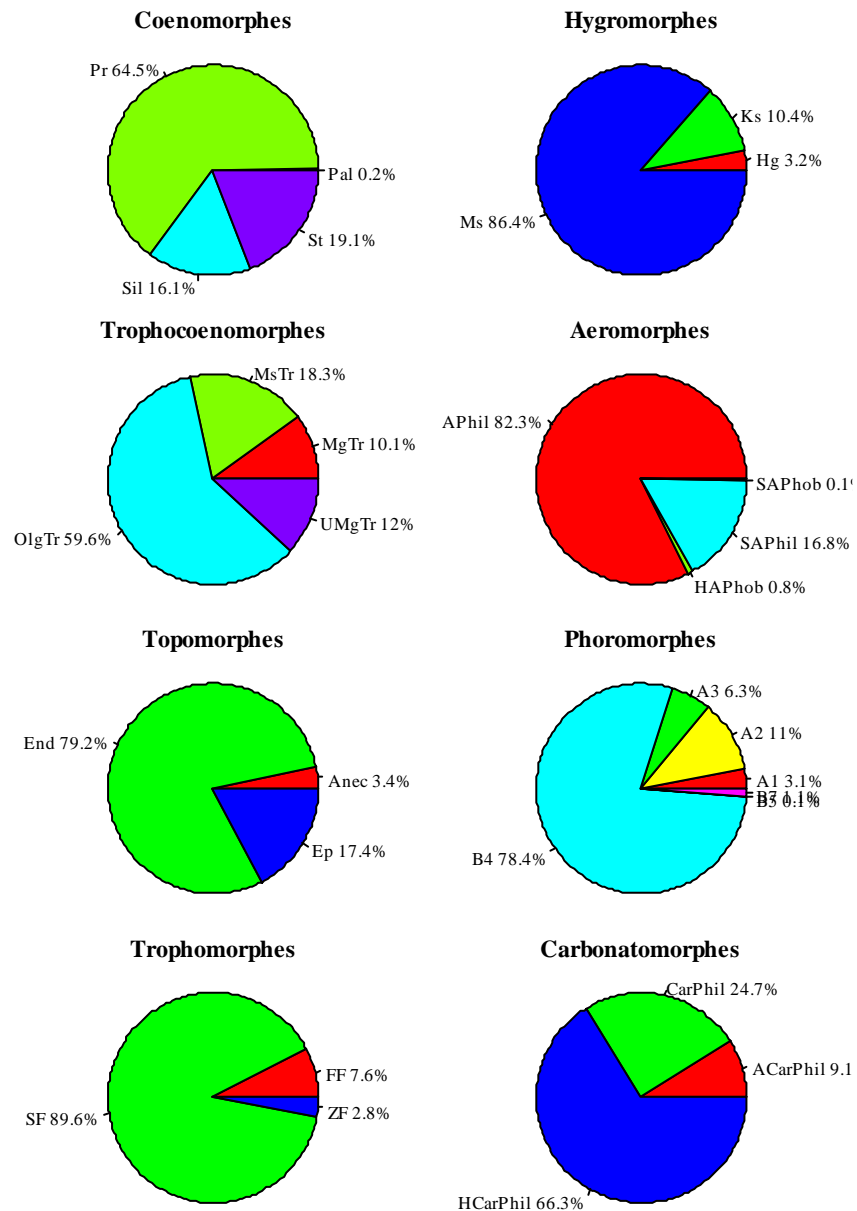


Рис. 5.2. Екологічна структура ґрунтової макрофауни (за чисельністю видів): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HyperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендегейні, Ep – епігейні, Anec – норники; фоморфи (Phoromorphes): А – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщин у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання макрофауни (табл. 5.2). Для твердості ґрунту в дослідженій ділянці характерно монотонне збільшення зі зростанням глибини.

Таблиця 5.2. Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни

Параметри середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %	RLQ вісь 1	RLQ вісь 2
		- 95 %	+ 95%			
<i>Твердість ґрунту на глибині, МПа</i>						
0–5 см	1,80	1,71	1,89	25,08	-0,52	0,12
5–10 см	2,40	2,27	2,53	27,84	-0,79	-0,29
10–15 см	3,07	2,90	3,23	27,68	-0,89	-0,45
15–20 см	3,83	3,64	4,02	26,28	-0,85	-0,63
20–25 см	4,26	4,06	4,47	25,44	-0,86	-0,68
25–30 см	4,63	4,41	4,86	24,93	-0,85	-0,73
30–35 см	4,77	4,52	5,01	26,56	-0,85	-0,74
35–40 см	4,85	4,57	5,12	29,56	-0,83	-0,72
40–45 см	4,94	4,64	5,24	31,49	-0,82	-0,72
45–50 см	5,02	4,70	5,34	33,06	-0,81	-0,73
<i>Фізичні властивості, потужність підстилки та висота травостою</i>						
Електропровідність, дСм/см	0,51	0,48	0,54	30,42	0,26	-0,13
Температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 10.06.2018	24,74	24,15	25,32	12,25	0,41	-0,34
Потужність підстилки, см	1,84	1,10	2,57	210,09	0,21	0,28
Висота травостою, см	43,44	40,20	46,68	38,59	0,12	0,57

У верхньому ґрунтовому шарі твердість у середньому становить 1,78 МПа, а в нижньому – 5,00 МПа. Середні значення твердості ґрунту в межах дослідженого полігону перевищують критичні для росту корневих систем рослин (3–3,5 МПа) уже починаючи із ґрунтових шарів 15–20 см [294].

Це дозволяє припустити високий структуруючий вплив просторової варіабельності твердості ґрунту на організацію ґрунтового тваринного населення. Для коефіцієнта варіації твердості ґрунту характерний наявність двох локальних максимумів (на глибині 10–20 і 45–50 см) і локальних мінімумів (0–5 і 30–35 см). Електропровідність ґрунту в середньому становить 0,48 дСм/см і характеризується коефіцієнтом варіації 30,39 %. Початок негативного впливу на рослинність мегаполіса високих концентрацій електролітів починається з величин електропровідності 1,5–2,0 дСм/м [432,433]. Спостережувані значення електропровідності значно нижче зазначених величин, що свідчить про відсутність гнітючого впливу ґрунтового розчину на рослинність і імовірно, на тварин. Температура ґрунтового шару 5–7 см у період проведення дослідження становила 24,71°C при коефіцієнті варіації 12,22 %. Потужність рослинної підстилки в межах ділянки становить 1,81 см з коефіцієнтом варіації 210,06 %. Високе значення коефіцієнта варіації обумовлене тим, що в 13 пробних точках підстилка була відсутня, при цьому максимальні значення потужності досягають значень 20–22 см. Коефіцієнт варіації для висоти травостою становить 38,56 % при середньому рівні цього показника 43,41 см.

Спільне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволили оцінити властивості екологічної ніші ґрунтової макрофауни (табл. 3). Загальна інерція, яка може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середній маргинальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів та на упаковку екологічних ніш в угрупованні. У результаті проведеного аналізу о що загальна інерція становить 1,68. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 51,81 %, а друга – 21,62 % інерції. Таким чином, перші дві осі описують 73,43 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб опис диференціації та упаковки екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення

маргинальності угруповання (ОМІ = 2,90) рівень значимості становить $p = 0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни.

Маргинальність, яка статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 7 видів з 16, для яких проведений ОМІ-Аналіз (табл. 5.3).

Таблиця 5.3. Аналіз маргинальності видів угруповання макрофауни

Види	Скорочення	Інерція	ОМІ	Tol	Rtol	p -рівень
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	A_trapezoides	8,40	24,30	67,20	0,01	0,01
<i>Aporrectodea rosea</i>	A_rosea	32,10	24,80	43,10	0,06	0,06
<i>Aranea</i>	Aranea	9,80	16,70	73,50	0,20	0,20
<i>Bembidion properans</i>	Bembidion	31,90	14,80	53,30	0,19	0,19
<i>Carabidae sp. (larv.)</i>	Carabidae	33,50	23,90	42,60	0,09	0,09
<i>Chondrula tridens</i>	Ch_tridens	18,70	36,40	44,90	0,08	0,08
<i>Geophilus proximus</i>	G_proximus	7,90	13,50	78,60	0,10	0,10
<i>Agrotis segetum</i>	Lepidoptera	11,10	25,40	63,50	0,47	0,47
<i>Limacus maculatus</i>	Limax	45,60	24,10	30,30	0,21	0,21
<i>Lumbricus rubellus</i>	L_rubellus	4,70	8,10	87,20	0,30	0,30
<i>Megaphyllum rossicum</i>	M_rossicum	38,90	22,30	38,80	0,17	0,17
<i>Melolontha melolontha</i>	M_melolontha	10,70	13,80	75,50	0,60	0,60
<i>Octolasion lacteum</i>	O_lacteum	40,70	21,80	37,40	0,10	0,10
<i>Polydesmus inconstans</i>	P_inc	19,90	34,90	45,20	0,22	0,22
<i>Trachelipus rathkii</i>	T_rathkii	30,50	31,30	38,20	0,08	0,08
<i>Zonitoides nitidus</i>	Z_nitidus	20,60	12,90	66,60	0,15	0,15
<i>ОМІ</i>		–	2,90	–	–	0,01

Умовні позначки: ОМІ – індекс середньої далекості (маргинальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; представлені дані індексів в % від сумарної варіабельності; p -рівень за методом Монте-Карло після 999 ітерацій.

Таким чином, для значного числа видів макрофауни досліджуваного полігона типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їх екологічної ніші. Маргинальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов

для проживання виду від типових умов у межах даного місцеперебування. Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більше толерантність, тем менше спеціалізація. Залишкова толерантність указує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки вимірювань. Такі види, як *Zonitoides nitidus*, *Megaphyllum rossicum*, *Octolasion lacteum* характеризуються високої маргинальністю та спеціалізацією (низькою толерантністю). Таким чином, досліджене місцеперебування для даних видів є досить екстремальним, у межах якого вони займають дуже обмежене число мікростацій. Толерантними до умов даного місцеперебування є такі види, як *Polydesmus inconstans*, *Chondrula tridens* і *Trachelipus rathkii*. Залишкова толерантність досить велика для ряду видів (для *Lumbricus rubellus* – 87,2 %, для *Geophilus proximus* – 78,6 %), що дозволяє припускати значну роль у структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни факторів нейтральної природи. Конфігурація екологічних ніш макрофауни представлена на рисунку 5.3. Аналіз даних, наведених на рисунку 2, свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин є твердість ґрунту в усіх обмірюваних шарах і температура ґрунту (вісь 1). Також важливу роль відіграє електропровідність ґрунту та висота травостою (вісь 2). Отримана візуалізація екологічних ніш ґрунтових тварин свідчить про те, що практично всі ніші витиснуті в зону меншої твердості ґрунту на всіх глибинах. Це свідчить про істотний екологічний вплив твердості ґрунту на макрофауну.

Результати аналізу RLQ представлено на рисунку 5.4. Установлено, що 91,82 % загальної варіації (загальної інерції) описують перших дві осі RLQ (81,91 і 9,91 % відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,002. Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища (у нашому випадку – едафічні характеристики, потужність підстилки й висота травостою), структурою угруповання і його екоморфічною організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру

угруповання (розташування видів макрофауни), точки відбору проб (просторовий компонент із урахуванням того, що координати точок відбору фіксувалися), ваги факторів середовища та ваги екоморфічних характеристик ґрунтових тварин (рис. 3).

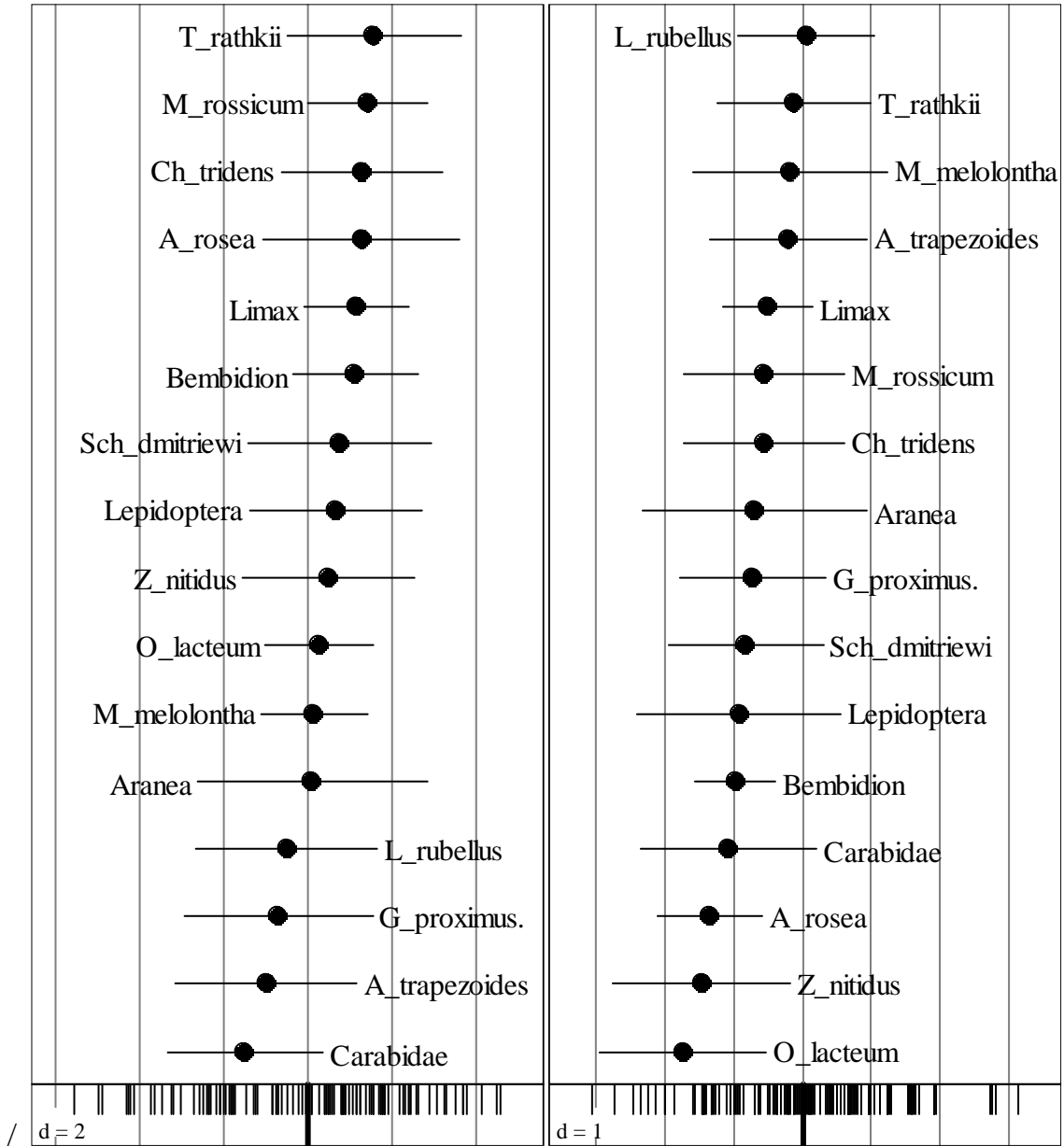


Рис. 5.3. Упаковка екологічних ніш видів угруповання ґрунтової макрофауни: Координатні осі задані компонентами маргинальності; початок координат – нульова маргинальність. Еліпс позначає інерцію екологічної ніші. Промені зв'язують центроїд екологічної ніші із сайтами зустрічі виду в просторі маргинальності угруповання.

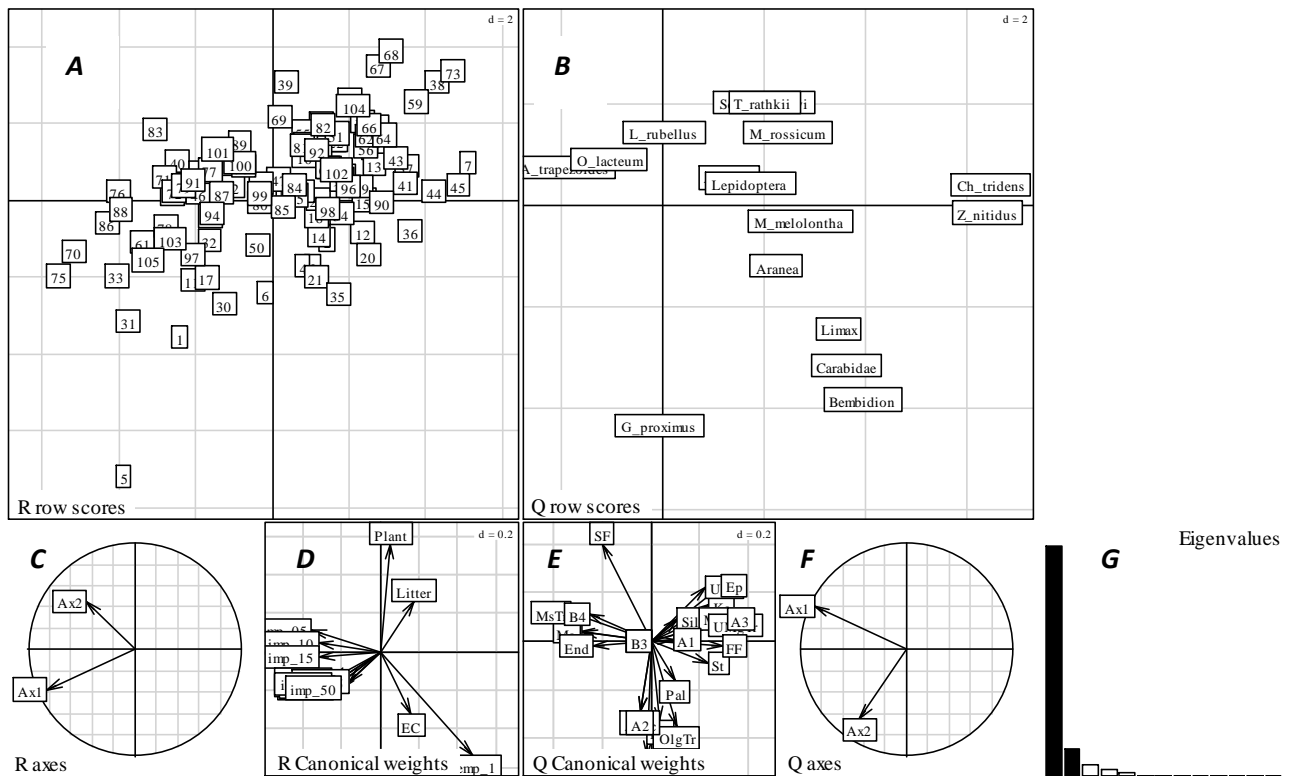


Рис. 5.4. Результати аналізу RLQ : вісь абсцис – RLQ -вісь 1, вісь ординат – RLQ -вісь 2; **A** – ваги точок відбору проб (R -матриця) по RLQ -осям; **B** – ваги видів (Q -матриця) по RLQ -осям; **C** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу змінних середовища та RLQ -осей; **D** – кореляція змінних середовища та RLQ -осей; **E** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу екоморф і RLQ -осей; **F** – кореляція екоморф і RLQ -осей; **G** – гістограма власних чисел.

Осі RLQ 1 і 2 визначаються мінливістю твердості ґрунту. Особливістю осі 1 є синхронний характер впливу, починаючи із глибини 10–15 см. Для осі 2 характерним є наростання впливу із глибиною та досягнення максимального рівня детермінації твердістю ґрунту починаючи із глибини 25–30 см. Важливим маркером осі 1 є температура ґрунту, а осі 2 – висота травостою.

RLQ -аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їх екологічної структури та зв'язками з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дозволив виділити чотири комплекси видів, які формують функціональні групи А, В, С і D (рис. 5.5).

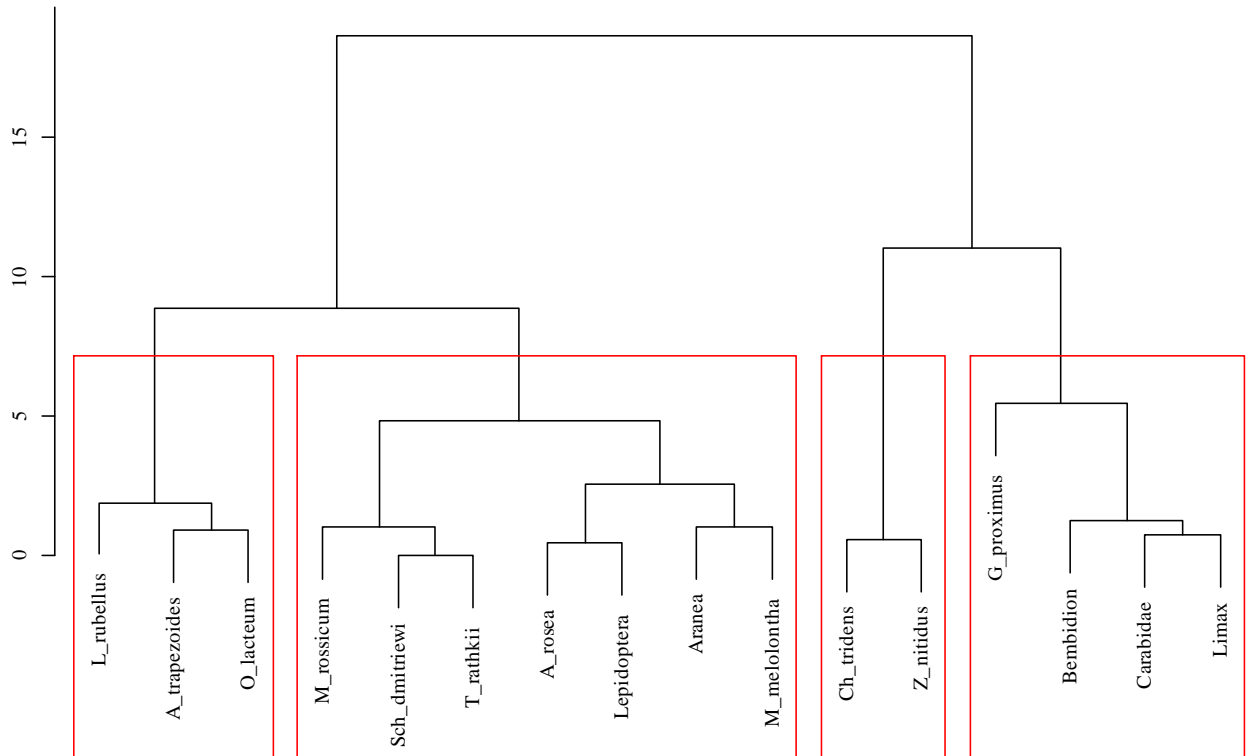


Рис. 5.5. Кластерный анализ структуры тваринного населення макрофауни

Розташування цих функціональних груп у просторі RLQ осей презентовано на рисунку 5.6. Усі функціональні групи розташовані переважно в області позитивних значень осі 1, що відповідає ділянкам з меншою твердістю ґрунту.

Центроїди функціональних груп А і В найбільш близькі до початку координат, що свідчить про те, що представники цих груп займають найбільш типові для ділянок сайти. Функціональна група А, представлена властивоґрунтовими та підстилковими дощовими червами, позитивно реагує на вирівняний розподіл твердості ґрунту в профілі. Очевидно, причиною тому є здатність цих тварин самотійно прокладати ґрунтові ходи. Екологічною характеристикою цієї групи є їхня приналежність до ендегейних мезофілів, мезотрофоценоморф, тварини, які здатні формувати ґрунтові ходи та переміщуються зі зміною товщини тіла.

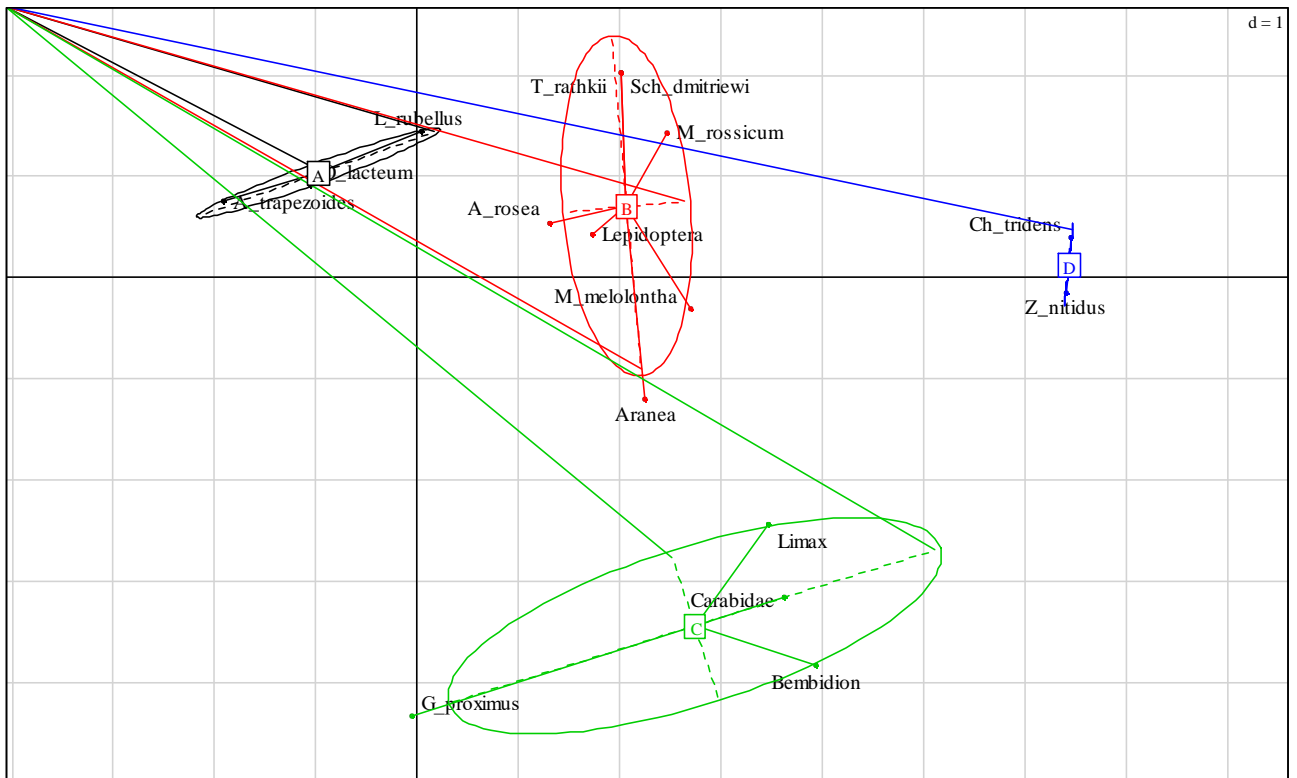


Рис. 5.6. Розташування функціональних груп у просторі RLQ-осей

Найбільш крайню позицію уздовж осі RLQ 1, протилежно до кластеру А, займають представники функціональної групи D, до складу якої входять епігейні молюски. Імовірно, з комплексу факторів, які характеризують вісь 1, для позиціонування групи D найбільш важливим є потужність підстилки. Екологічними маркерами позитивних значень осі 1 є різноманітна сукупність екологічних характеристик ґрунтових тварин, деякі з яких є протилежними – ультрагігрофіли й ксерофіли, сільванти та степанти. Очевидно, ця обставина дозволяє припустити, що гігроморфи та ценоморфи не є важливими аспектами в створенні структурних одиниць тваринного населення, позначуваних мінливістю осі 1. Важливість мають топоморфи (тісний зв'язок з підстилковим блоком) і трофоморфи (висока частка фітофагів). Таким чином, RLQ ось 1 маркує строкатість ґрунтового покриву технозему, яка виникла внаслідок особливостей технології його створення.

Екологічна специфіка функціональних груп В и С визначається їх протилежним положенням по осі 2. Для групи В характерне переважання сапрофагів, а для групи В – переважання зоофагів. Функціональна група В

позитивно реагує на потужність підстилки та висоту травостою, але негативно – на твердість ґрунту. Твердість ґрунту можна розглядати не тільки як фактор, який обмежує переміщення тварин у ґрунті але і як показник можливості зберігатися в ґрунті системи ходів і нір, якщо такі вже створені. У цьому контексті можна розглядати позитивний зв'язок твердості ґрунту функціональної групи С.

Ця думка підтверджується тією обставиною, що маркерами негативних значень осі 1 є норники та фороморфи А2 – вони переміщуються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, а їх розміри тіла менші за розміри тріщинуватості ґрунту.

Просторове розміщення значень RLQ-осей презентовано на рисунку 5.7. У мінливості RLQ-осі 1 лінійний тренд описує тільки 7,7 % дисперсії, при цьому в регресійній моделі, у якій у якості предикторів виступають географічні координати, достовірними є тільки вісь ординат. Лінійний тренд RLQ-осі 2 описує 10,3 % дисперсії. Таким чином, для обох осей лінійний тренд не є ключовою особливістю просторової організації угруповання ґрунтової макрофауни.

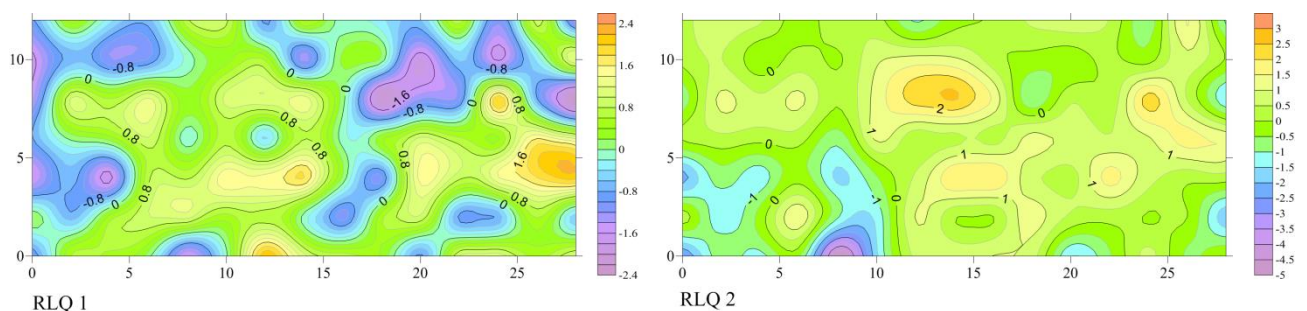


Рис. 5.7. Просторова мінливість RLQ-осей

На рисунках, які відбивають просторову мінливість RLQ-осей 1 і 2 характерними є області з високими та низькими значеннями осей, які мають неправильно-овальну (амебоподібну) форму. Аналіз даних, представлених раніше, указує на те, що просторові патерни, які індикуються варіабельністю осі 1, найбільшою мірою пов'язані з неоднорідністю ґрунтових умов у межах

вивченого полігона, тому що маркером цієї осі є твердість ґрунту в межах усього ґрунтового профілю, де проведені виміри. Імовірно, саме із цим пов'язана більша контрастність і звивистість границь структурних плям відповідного просторового патерну. Вісь 2 також маркірується твердістю, але іншим важливим маркером є висота травостою. Можна припустити, що у випадку осі 2, твердість ґрунту є вже не причиною варіабельності екологічних умов, а наслідком просторової організації рослинного покриву. Відомо, що рослинність є істотним модулятором ряду ґрунтових властивостей, у тому числі й твердості ґрунту. Таким чином, ми можемо припустити, що *RLQ*-вісь 1, що відбиває зв'язок ґрунтових умов і екологічних властивостей тваринного населення, обумовлена педогеними факторами. У свою чергу, *RLQ*-вісь 2 відбиває організуючу роль фітогенних факторів, які у своїй дії на ґрунтову макрофауну також переломлюються через трансформацію ґрунтових умов.

Фізичні характеристики ґрунту описують екологічну обстановку в ґрунті [434]. Техноземи як штучно створені ґрунтоподібні конструкції характеризуються високою варіабельністю властивостей [248,435–437]. Для характеристики просторової неоднорідності ґрунту як середовища існування ґрунтових тварин нами обрані показники, які задовольняють двом вимогам [36]. Насамперед, це екологічна релевантність, тобто це показники, які здатні інформативно відобразити особливості ґрунту як середовища існування рослин і ґрунтових тварин. Важливий ще один критерій – для опису просторової мінливості екологічних властивостей показник повинен бути відносно легко вимірним, тобто за короткий проміжок часу можна одержати значний обсяг даних [15,438]. Такі показники, як твердість, електропровідність і температура ґрунту за допомогою сучасних інструментів можуть бути досить швидко виміряні у великій кількості. а оцінки неоднорідності ґрунту чітко корелюють із властивостями тваринного населення ґрунту [15,296,357,404,426,439].

Аналіз маргинальності видів показав, що візуально однорідна та відносно мала за розмірами ділянка являє собою неоднорідне середовище проживання для ґрунтових тварин. Установлене, що конструктивні особливості технозему, які проявляють себе через варіабельність твердості в горизонтальному та вертикальному напрямку, призводять до значної диференціації тваринного населення ґрунту даного ділянки. Варіабельність твердості впливає також на водний режим ґрунту, який впливає на рослинний покрив ділянки, що кількісно відбиваються в показниках електропровідності й температури ґрунту, а також висоти травостою. Використання морфологічних або фізіологічних особливостей тварин для оцінки ступеня видових відмінностей застосовне для однорідних таксономічних або екологічних груп, що володіють порівнянними характеристиками, які також можна інтерпретувати екологічно. Ґрунтова макрофауна представлена високим таксономічною і екологічною різноманітністю форм, зрівняти яких по морфологічним або фізіологічним критеріям досить важко. Екологічне насичення характеристик у різних групах буде не однаковим, а базис для їхнього порівняння буде нерівнозначним. Тому для описання екологічних особливостей ми застосовуємо екоморфичний аналіз ґрунтових тварин.

Фактично, на основі ландшафтно-екологічного розподілу видів в екологічному просторі встановлюється їхня приналежність до тієї або іншої екологічній групи – екоморфи. Різні напрямки виділення екоморф на ландшафтному рівні умовно вважаються незалежними та формують екологічну матрицю (у багатомірному просторі – багатомірну матрицю, або тензор). На рівні біогеоценозу ступінь скорельованості екоморф, імовірно, буде вищою, тому ґрунтові тварини будуть формувати локальні, але функціонально значимі, угруповання. Регулярне співвідношення екоморф у цих функціональних групах буде відбиттям їх організаційної структури та екологічного різноманіття. Отримані дані свідчать про справедливість висловленого припущення. Важливо відзначити той факт, що функціональні групи, виділені в екологічному просторі за допомогою RQL-аналізу,

демонструють регулярні патерни просторової мінливості. Локальні функціональні групи характеризуються екологічними характеристиками, які розкривають у термінах одних екоморф властивості інших, що займають більш високе ієрархічне положення. Так, установлене, що в межах вивченого полігона, степові екоморфи представлені мегатрофами, ксерофілами, мегатрофоценоморфами та здебільшого – фітофагами або хижими формами. Лугові та болотні форми є переважно підстилковими (болотні) або норниками (лугові), гігрофілами або ультрагірофілами, ультрамегатрофоценоморфами, сапрофагами.

Піонерний комплекс деструктивних локусів представлений функціональною групою, яка не має чіткого ценотичного статусу, але тяжіє до степового типу. Такий результат наближає нас до розуміння механізмів трансформації угруповання ґрунтових тварин під антропогенним впливом. Для цього потрібно повернутися до розуміння ценоморф як індикаторів типів кругообігу речовин і потоку енергії за О. Л. Бельгардом [440]. У такому трактуванні ми спостерігаємо руйнування системної ценотичної єдності комплексу під антропогенним впливом, а функціональна група з'являється перед нами як ситуативна множина видів. Очевидно, таке трактування є гіпотетичним і вимагає своєї подальшої перевірки. Однак розглянутий алгоритм збирання матеріалів і їх статистичної обробки дає практичний інструмент для розв'язання даного завдання.

5.2. ПРОСТОРОВО-ЕКОЛОГІЧНА ТРАНСФОРМАЦІЯ УГРУПОВАННЯ НА РІВНІ ЕКОСИСТЕМИ

У цьому підрозділі ми маємо на меті застосувати концепцію гемеробії у більш широкому контексті, ніж це робиться зазвичай, а саме для пояснення закономірностей трансформації угруповань ґрунтової макрофауни техноземів, які знаходяться під впливом фактору рекреації. Ми перевіримо наступні гіпотези. 1). Гемеробія на рівні окремої екосистеми проявляє себе через трансформацію упакування екологічних ніш видів в угрупованні

грунтової макрофауни. 2) Антропогенний вплив викликає адаптивні зміни у функціональній структурі угруповання ґрунтової макрофауни. 3). Функціональні зміни угруповання макрофауни спрямовані на відновлення екологічних функцій ґрунту, порушених внаслідок впливу гемеробії.

На досліджуваній ділянці було виявлено 29 видів ґрунтових тварин (табл. 5.4). Щільність населення ґрунтової макрофауни становить 205,1 екз./м². Дошові черви є найчисленною та різноманітною групою сапрофагів у межах полігону та представлені 3 видами. Чисельність населення дошових червів становить 52,6 % від загальної чисельності макрофауни. Серед дошових червів переважає за чисельністю ґрунтовий середньорусний вид *Octolasion lacteum*. Чисельність популяції цього виду становить 18,6 екз./м². Поряд з вказаним видом, ґрунтові дошові черви представлені також *Aporrectodea c. trapezoides*, а ґрунтово-підстилкові дошові черви представлені *Lumbricus rubellus*. Гігроморфи дошових червів представлені гігрофілами й мезофілами. Серед дошових червів зустрічаються пратанти та сільванти. Таким чином, комплекс дошових червів досліджуваного полігону чисельний і різноманітний як у таксономічному, так і екологічному аспектах.

Крім дошових червів до трофічної групи сапрофагів належать епігейні кивсяки *Megaphyllum rossicum* (2,6 екз./м²), полідесмуси *Polydesmus inconstans* (11,6 екз./м²) і мокриці *Trachelipus rathkii* (25,0 екз./м²). Хижі губоногі багатоніжки представлені землянкою *Geophilus proximus* (2,7 екз./м²), які для свого переміщення використовують систему ґрунтових нір і тріщин. Хижаки також представлені імаго жужелиць (*Amara aulica*, *Calathus melanocephalus*, *Harpalus rufipes*, *Orphonus azureus*, *Zabrus spinipes*) загальною чисельністю 7.9 екз./м², імаго коротконадкрилих жуків (*Staphylinus caesareus* і *Philonthus decorus*), і павуками (*Pardosa lugubris*). Група фітофагів різноманітна й представлена личинками підгризаючих совок, пластинчастовусих жуків, жужелиць, жуків-вусанів і молюсками.

Таблиця 5.4. Видовий склад, екологічні характеристики та чисельність ґрунтової макрофауни

Вид	Ценоморфа	Гігоморфа	Трофоцено- морфа	Аероморфа	Топоморфа	Форморфа	Трофо- морфа	Карбонато- морфа	Фаза	Щільність, екз./м ²
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	Pr	Ms	OlgTr	APhil	End	B4	SF	HCarPhil	imago	34.4
<i>Lumbricus rubellus</i>	Pr	Hg	MsTr	HAPhob	Ep	B4	SF	ACarPhil	imago	35.4
<i>Octolasion lacteum</i>	Sil	Ms	MsTr	APhil	End	B4	SF	HpCarPhil	imago	38.1
<i>Pardosa lugubris</i>	Sil	Ms	MsTr	SAPhil	Ep	A2	ZF	ACarPhil	imago	5.3
<i>Geophilus proximus</i>	Pr	Ms	MgTr	SAPhil	End	A2	ZF	HCarPhil	imago	2.7
<i>Megaphyllum rossicum</i>	Sil	Ms	MsTr	APhil	Ep	A2	SF	ACarPhil	imago	2.6
<i>Polydesmus inconstans</i>	Sil	Ms	OlgTr	APhil	Ep	A1	SF	CarPhil	imago	11.6
<i>Amara aulica</i>	Pr	Ms	MgTr	APhil	Ep	A2	FF	HCarPhil	imago	5.3
<i>Calathus melanocephalus</i>	St	Ks	MgTr	APhil	Ep	A2	ZF	HCarPhil	imago	0.8
<i>Harpalus rufipes</i>	Pr	Ms	MsTr	SAPhil	Ep	A3	ZF	CarPhil	imago	1.2
<i>Ophonus azureus</i>	Pr	Ms	MgTr	APhil	Ep	A2	ZF	CarPhil	imago	0.2
<i>Zabrus spinipes</i>	St	Ks	UMgTr	APhil	Ep	A3	FF	HCarPhil	imago	0.5
<i>Carinatodorcadion carinatum</i>	St	Ks	UMgTr	SAPhil	End	B4	FF	HCarPhil	larvae	0.9
<i>Cetonia aurata</i>	Sil	Ms	UMgTr	SAPhil	End	B7	SF	CarPhil	larvae	0.5
<i>Otiorhynchus raucus</i>	Sil	Ks	MgTr	HAPhob	End	B7	FF	CarPhil	larvae	3.7
<i>Agriotes sputator</i>	St	Ks	UMgTr	APhil	End	B5	FF	CarPhil	larvae	0.9

<i>Philonthus decorus</i>	Sil	Ms	OlgTr	APhil	Ep	A1	ZF	ACarPhil	imago	0.2
<i>Staphylinus caesareus</i>	Sil	Hg	MsTr	SAPhil	Ep	A2	ZF	CarPhil	imago	0.6
<i>Melolontha melolontha</i>	Pr	Hg	MsTr	HAPhob	End	B7	FF	ACarPhil	larvae	1.4
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	St	Ms	UMgTr	SAPhil	End	B7	FF	CarPhil	larvae	0.2
<i>Chloromyia formosa</i>	Sil	Hg	MgTr	SAPhob	Ep	A2	SF	HCarPhil	larvae	2.9
<i>Agrotis segetum</i>	Sil	Ks	MsTr	SAPhil	End	B4	FF	CarPhil	larvae	0.3
<i>Trachelipus rathkii</i>	Pal	Hg	MgTr	HAPhob	Ep	A3	SF	CarPhil	imago	25.0
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	St	Ks	UMgTr	APhil	Ep	A3	FF	HCarPhil	imago	6.2
<i>Chondrula tridens</i>	St	Ks	MgTr	APhil	Ep	A3	FF	CarPhil	imago	14.0
<i>Euomphalia strigella</i>	Sil	Hg	MsTr	APhil	Ep	A3	FF	CarPhil	imago	1.1
<i>Limacus maculatus</i>	Sil	Ms	MgTr	SAPhob	End	B4	FF	ACarPhil	imago	0.3
<i>Vitrina pellucida</i>	Sil	Hg	MsTr	HAPhob	Ep	A2	SF	ACarPhil	imago	0.8
<i>Discus ruderratus</i>	Sil	Hg	MgTr	SAPhob	Ep	A2	SF	HCarPhil	imago	8.2

Умовні позначки: Ценоморфи (Coenomorphae): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphae): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphae): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphae): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphae): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HyperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphae): End – ендегейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phoromorphae): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші за тріщини у ґрунті; 2 – розміри тіла, співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами чи тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trochomorphae): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

Основу ценоморфічної структури макрофауни за кількістю видів становлять степанти (41,4 %) та сільванти (34,5 %) (рис. 5.8). За чисельністю ситуація дещо інша – основу ценоморфічної структури макрофауни становлять сільванти (46,8 % за чисельністю), трохи менше пратантів (32,2 %), степантів (16,6 %), одинично зустрічаються палюданти (4,4 %) (рис. 5.8). Особливості екоморфічної структури населення за кількістю видів вказують на потенціал заселення даного біотопу, який визначається умовами оточення. У свою чергу, екоморфічна структура за чисельністю вказує на те, які екологічні групи мають переги у даній екосистемі, що обумовлено конкретними умовами даного біотопу. Таким чином, досліджена екосистема формується в умовах переважно лісо-степового оточення, а специфіка умов, які сформовані у даній екосистемі є лучно-лісовою. Серед гігморф за кількістю видів переважають мезофіли (44,8 %), трохи менше ксерофілів (34,5 %), дуже зрідка зустрічаються гігрофіли (17,2 %) та ультрагігрофіли (3,4 %). За чисельністю видів в гігморфічній структурі переважають мезофіли (55,8 %), трохи менше гігрофілів (34,6 %) і ксерофілів (9,2 %), дуже зрідка зустрічаються ультрагігрофіли (0,4 %). Таким чином, загальні умови, у яких формується населення дослідженого біотопу є ксерофільно-мезофільне. Специфіка конкретних умов полягає у зсуві у бік більшої мезофітизації, внаслідок чого конкретне тваринне населення ґрунту набуває рис гігрофільно-мезофільного угруповання. У структурі трофоценоморф за кількістю видів переважають мегатрофоценоморфи (41,4 %) та мезотрофоценоморфи (31,0 %). За чисельністю видів позиції вказаних екоморф змінюються місцями: лідером є представники мезотрофоценоморф (43,3 %), а їм поступаються мегатрофоценоморфи (28,9 %). Таким чином, екосистема формується в умовах рівня трофності едафотопу, який може бути охарактеризований як мезо-мегатрофний, у той час як конкретні умови екосистеми змінюють трофічний рівень на мега-мезотрофний.

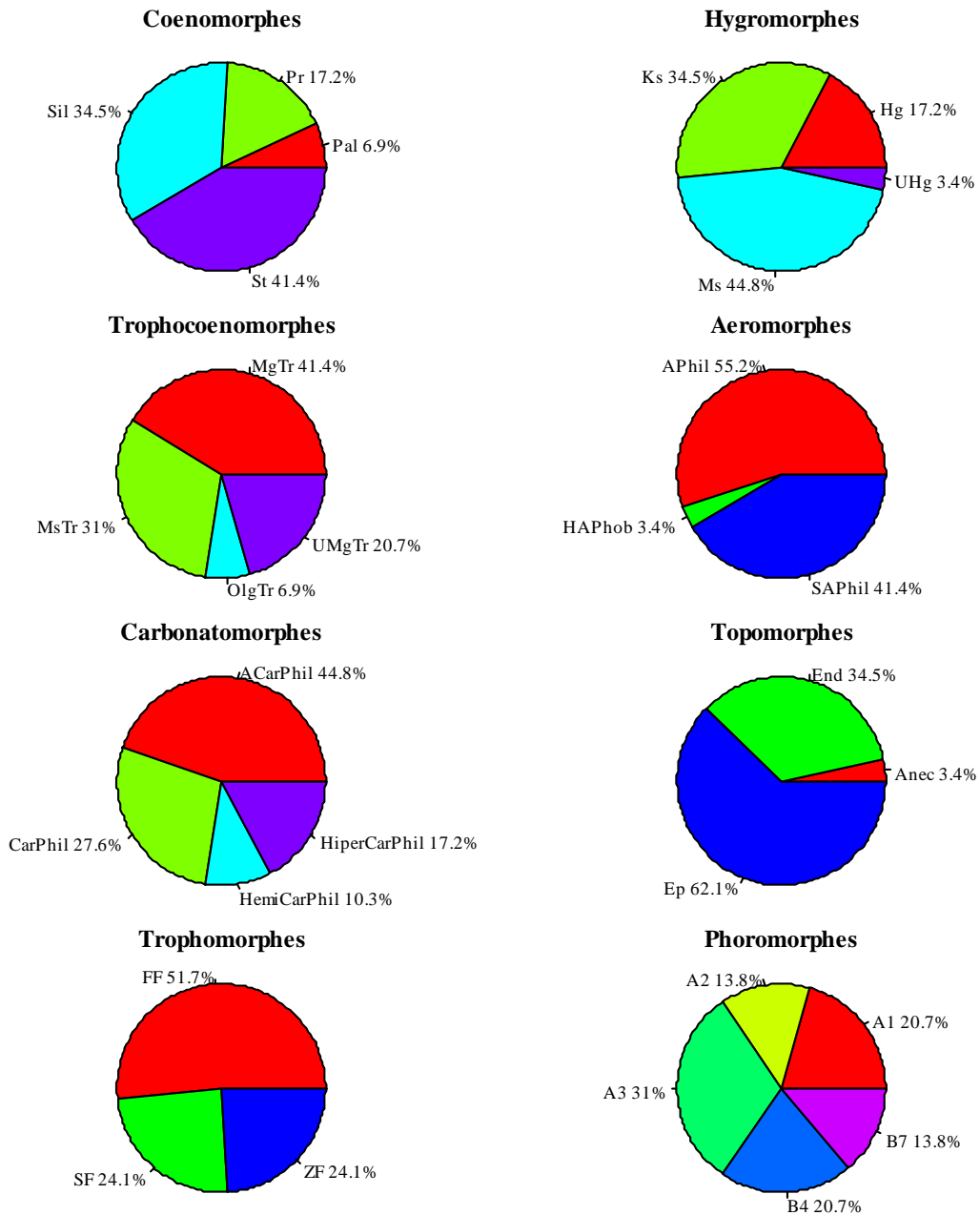


Рис. 5.8. Екологічна структура ґрунтової макрофауни (у % за кількістю видів): ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, UHg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендогейні, Ep – епігейні, Aneс – норники; фороморфи (Phoromorphes): А – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщин у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

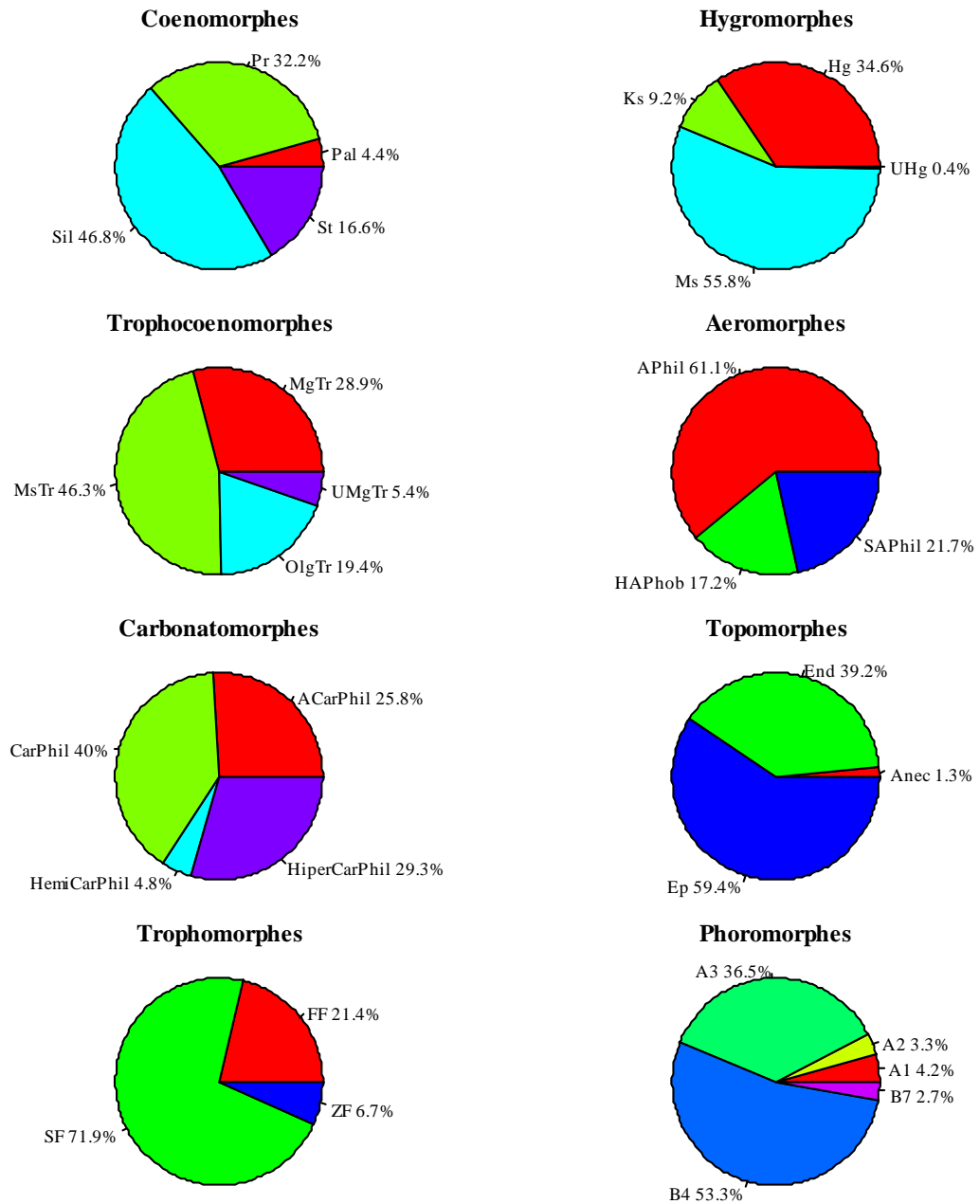


Рис. 5.9. Екологічна структура ґрунтової макрофауни (у % за чисельністю видів): ценоморфи (Coenomorphes)

St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAphob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатобоби; ACarPhil – акарбонатобоби; HemiCarPhil – гемікарбонатобоби; CarPhil – карбонатобоби, HiperCarPhil – гіперкарбонатобоби; топоморфи (Topomorphes): End – ендегейні, Ep – епігейні, Anec – норники; фроморфи (Phoromorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщин у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівки; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

За кількістю видів серед аероморф переважають аерофіли (55,2 %), а за чисельністю перевага цієї аерофофи стає ще більш значною (61,1 %). Таким чином, особливістю тваринного населення ґрунту данної екосистеми є його висока потреба в достатньому рівні аерації ґрунту. Серед карбонатоморф за кількістю видів переважають акарбонатофіли (44,8 %) та карбонатофіли (27,6 %). За чисельністю видів переважають карбонатофіли (40,0 %) та акарбонатофіли (25,8 %). Таким чином, в угрупованні макрофауни перевагу мають види, які є чутливими до вмісту карбонатів в ґрунті. У структурі топоморф за кількістю видів переважають епігейні форми (62,1 %). Характерна дуже низька представленість норників (3,4 %). За чисельністю видів топоморфічна структура практично відповідає структурі за оцінками за кількістю видів.

У трофічній структурі за кількістю видів переважають фітофаги (51,7 %), а за чисельністю безумовними домінантами є сапрофаги (71,9 %). Частка зоофагів становить 6,7 %, а фітофагів – 21,4 %. Форморфічна структура за кількістю видів є вирівняною – частки відповідних форморф не дуже розрізняються, а перевага найвагомішої екологічної групи над іншими не значна. За чисельністю видів чітко можуть бути встановлені дві групи, які формують основу населення ґрунтової макрофауни. Це види, які активно прокладають ходи зі зміною товщини тіла (В4 – 53,3 %) та види, які рухаються з використанням існуючої шпаруватості ґрунту розміри тіла яких більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті (А3 – 36.5 %).

Властивості ґрунту розглянуті нами як детермінанти екологічного простору угруповання макрофауни (табл. 5.5). Для твердості ґрунту в досліджуваній ділянці характерне монотонне збільшення зі зростанням глибини. У верхньому ґрунтовому шарі твердість у середньому становить 2.45 ± 0.10 МПа, а в нижньому – 5.01 ± 0.17 МПа. Середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігону перевищують критичні для росту

кореневих систем рослин (3–3,5 МПа) [294] вже починаючи із ґрунтових шарів 10–15 см.

Таблиця 5.5. Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни та їх кореляції з осями, які одержані у результаті OMI та RLQ аналізів (наведені статистично вірогідні коефіцієнти для $p < 0,05$)

Параметри середовища	Середнє±ст. помилка	Персентиль		CV, %	OMI вісь 1	OMI вісь 2	RLQ вісь 1	RLQ вісь 2
		2,5 %	97,5 %					
<i>Твердість ґрунту на глибині, МПа</i>								
0–5 см	2.45±0.10	1.00	5.20	43.69	0.29	-0.71	-0.86	-
5–10 см	2.95±0.13	1.30	6.00	44.18	0.44	-0.89	-0.93	-
10–15 см	3.56±0.15	1.40	7.00	42.63	0.43	-0.95	-0.94	-
15–20 см	3.86±0.14	1.70	7.02	37.81	0.44	-0.97	-0.95	-
20–25 см	4.21±0.14	2.00	7.36	34.73	0.39	-0.98	-0.95	-
25–30 см	4.46±0.14	2.15	7.52	33.07	0.37	-0.97	-0.94	-
30–35 см	4.63±0.15	2.21	7.89	33.43	0.35	-0.96	-0.92	-
35–40 см	4.79±0.16	2.19	8.21	33.61	0.34	-0.94	-0.90	-
40–45 см	4.90±0.16	2.28	8.60	34.14	0.31	-0.93	-0.89	-
45–50 см	5.01±0.17	2.29	8.94	34.54	0.28	-0.91	-0.86	-
<i>Фізичні властивості ґрунту, потужність підстилки та висота травостою</i>								
Електропровідність, дСм/см	0.50±0.03	0.00	1.05	51.41	-0.26	-	0.88	-
Потужність підстилки, см	1.97±0.22	0.50	10.00	115.20	0.77	-	0.22	-0.45
Висота травостою, см	40.91±1.94	0.00	77.00	48.49	-0.24	-	-0.26	-
Темп_1	18.13±0.09	16.70	20.60	5.18	-0.54	-	-	0.86
Темп_2	19.90±0.11	18.30	22.30	5.48	-0.49	-	-	0.88

Умовні позначки: Темп_1 – температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 06.06.2019; Темп_2 – температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 31.08.2019

Це дозволяє припустити високий структурний вплив просторової варіабельності твердості ґрунту як на трав'яний покрив, так і на організацію ґрунтового тваринного населення. Установлене, що локальний максимум коефіцієнту варіації твердості спостерігається в ґрунтових шарах 5–10 і 45–50 см і становить 44.18 і 34.54 % відповідно. На глибині 25–30 см спостерігається локальний мінімум варіабельності твердості ґрунту, який становить 33.07 %.

Електропровідність ґрунту в середньому становить 0.50 ± 0.03 дСм/см і характеризується коефіцієнтом варіації 51.41 %. Максимальні значення можуть досягати рівня 1,40 дСм/м, що наближається до нижнього порогу негативного впливу на рослинність високих концентрацій електролітів, який становить 1,5–2,0 дСм/м [149,362]. Електропровідність від'ємно корелює з твердістю ґрунту (статистично вірогідні коефіцієнти кореляції для твердості на усіх глибинах знаходяться у діапазоні $-0,72 - -0,85$). Також електропровідність від'ємно корелює з висотою травостою ($r = -0,26$, $p < 0,001$). Лінійна залежність є тільки одним аспектом взаємозв'язку між електропровідністю та висотою травостою. Найбільш адекватною є нелінійна модель з локальним максимумом висоти травостою при електропровідності на рівні 0,4 дСм/м (рис. 5.10). Від найменшого рівня електропровідності до рівня 0,4 дСм/м збільшення електропровідності супроводжується зростанням максимально можливого рівня висоти травостою. При збільшенні електропровідності вище вказаного рівня електропровідність здійснює пригнічуючий вплив на рослинність. Очевидно, за умов нашого експерименту пригнічуючий вплив електропровідності має значно менший рівень, ніж вказаний у літературі. Температура ґрунтового шару 5–7 см у період проведення дослідження становила $18.13 \pm 0.09^\circ\text{C}$ при коефіцієнті варіації 5,18 %. Температура ґрунтового шару у кінці літа становила $19.90 \pm 0.11^\circ\text{C}$ при коефіцієнті варіації 5,48 %. Варіювання температури поверхні ґрунту значною мірою визначається потужністю підстилки. Температура та потужність підстилки пов'язані від'ємною кореляцією ($r = -$

0,23, $p = 0,02$ та $r = -0,20$, $p = 0,03$ відповідно для двох термінів вимірювання температури).

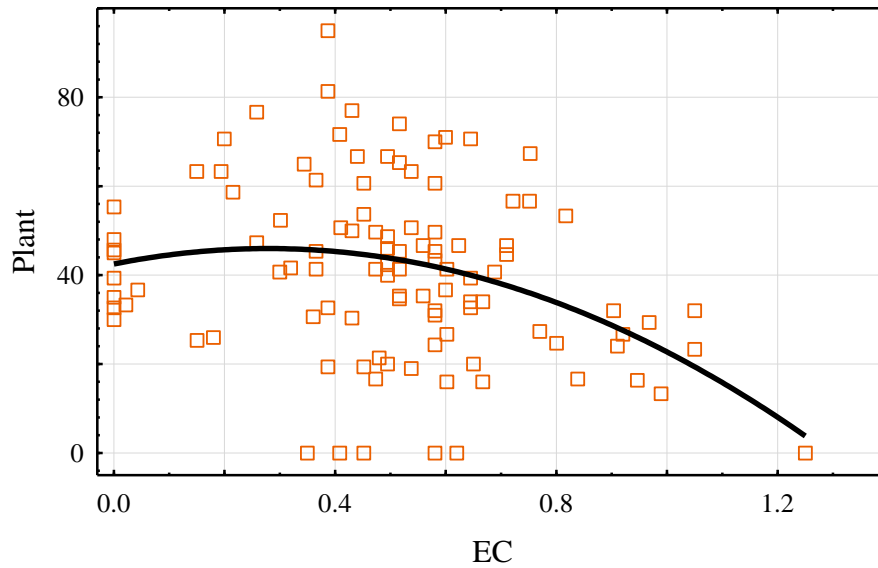


Рис. 5.10. Залежність між висотою травостою (ось ординат – Plant, см) та електропровідністю верхнього шару ґрунту (ось абсцис – EC, дСм/см)

Потужність рослинної підстилки в межах ділянки становить 1.97 ± 0.22 см з коефіцієнтом варіації 115.20. Високий коефіцієнт варіації обумовлений тією обставиною, що у деяких точках відбору проб потужність підстилки досягала 10 см, а в деяких поверхня ґрунту була позбавлена підстилки зовсім. Потужність підстилки від'ємно корелює з твердістю ґрунту на глибині 0–5 см ($r = -0,23$, $p < 0,001$). Коефіцієнт варіації для висоти травостою становить 48,49 % при середньому рівні цього показника 40.91 ± 1.94 см. Висота травостою позитивно корелює з твердістю ґрунту від 10 до 25 см (коефіцієнт кореляції знаходиться у діапазоні 0,19–0,22).

Одночасне вимірювання едафічних характеристик і особливостей структури тваринного населення дозволили оцінити властивості екологічної ніші ґрунтової макрофауни (табл. 5.6).

Таблиця 5.6. Аналіз маргинальності видів угруповання макрофауни*

Види макрофауни	Інерція	ОМІ	Tol	Rtol	<i>p</i> -рівень
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	11,32	3,20	22,50	74,30	0,42
<i>Lumbricus rubellus</i>	16,97	7,10	19,60	73,30	0,01
<i>Octolasion lacteum</i>	14,62	2,80	12,30	84,90	0,07
<i>Pardosa lugubris</i>	12,00	0,60	17,60	81,80	0,94
<i>Geophilus proximus</i>	12,71	4,60	23,30	72,10	0,37
<i>Megaphyllum rossicum</i>	21,21	8,70	44,00	47,40	0,05
<i>Schizoturanus dmitrievi</i>	16,20	10,60	14,90	74,40	0,02
<i>Amara aulica</i>	13,06	12,80	18,20	69,00	0,03
<i>Calathus melanocephalus</i>	11,04	44,40	34,80	20,80	0,08
<i>Harpalus rufipes</i>	13,00	6,30	21,90	71,90	0,35
<i>Ophonus brevicollis</i>	5,13	43,70	9,50	46,80	0,70
<i>Zabrus spinipes</i>	6,72	28,90	22,10	49,00	0,60
<i>Carinatodorcadion carinatum</i>	16,27	22,10	16,50	61,40	0,05
<i>Cetonia aurata</i>	25,92	45,10	4,40	50,60	0,02
<i>Asproparthenis albicans</i>	21,00	11,80	40,60	47,60	0,03
<i>Agriotes sputator</i>	17,87	7,70	4,90	87,40	0,47
<i>Oxyporus rufus</i>	9,58	81,40	7,70	10,90	0,12
<i>Staphylinus caesareus</i>	4,82	24,70	9,10	66,20	0,61
<i>Melolontha melolontha</i>	12,63	19,40	35,70	44,90	0,24
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	8,80	16,10	5,10	78,80	0,67
<i>Stratiomys longicornis</i>	16,41	2,20	20,30	77,40	0,52
<i>Agrotis clavis</i>	13,04	66,20	9,10	24,70	0,08
<i>Trachelipus rathkii</i>	16,76	2,70	16,40	80,90	0,02
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	13,16	2,70	25,20	72,10	0,30
<i>Chondrula tridens</i>	14,87	1,80	4,50	93,70	0,26
<i>Euomphalia strigella</i>	3,04	63,50	2,40	34,10	0,87
<i>Limacus maculatus</i>	19,88	44,10	24,30	31,60	0,10
<i>Vitrina pellusida</i>	24,87	50,30	22,80	26,90	0,01
<i>Discus rudерatus</i>	15,03	11,40	20,10	68,50	0,02
<i>ОМІ</i>	2,92	–	–	–	0,02

*Умовні позначки: ОМІ – індекс середньої відстані (маргинальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; представлені дані індексів в % від сумарної варіабельності; *p*-рівень по методу Монте-Карло після 999 ітерацій.

Загальна інерція, яка може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середній маргинальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів. У результаті проведеного аналізу встановлено, що загальна інерція становить 0,83. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 63,11 %, а друга – 17,63 % інерції. Таким чином, перші дві осі описують 80,74 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб опис диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні провести в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргинальності угруповання (ОМІ = 2,92) рівень значимості становить $p = 0,02$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни.

Маргинальність, яка статистично вірогідно відрізняється від випадкової альтернативи, характерна для 11 видів з 29, для яких проведений ОМІ-аналіз. Таким чином, для значного числа видів макрофауни досліджуваного полігону типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їх екологічної ніші. Маргинальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов для існування виду від типових умов у межах даного місцеперебування. Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більше толерантність, тем менша спеціалізація. Залишкова толерантність укажує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки вимірювань. Такі види, як *Vitrina pellusida*, *Cetonia aurata*, *Carinatodorcadion carinatum* характеризуються високою маргинальністю. Типові екологічні умови, представлені в межах досліджуваного місцеперебування, значно відмінні від оптимальних умов для зазначених видів. Молюск *Vitrina pellusida* – єдиний утрагірофільний вид, представлений в структурі угруповання. Цей підстільковий вид надає перевагу перезволоженним мікростаціям. Протилежними екологічними властивостями характеризується личинка *Carinatodorcadion carinatum*. Личинки цього виду здатні мешкати у ґрунтовій товщі з підвищеною твердістю за умов дефіциту вологи. Личинка *Cetonia*

aurata мешкає в рослинних залишках, що розкладаються, найбільш полюбляє деревину. Такі умови мають локальний характер. Таким чином, маргінальні види окреслюють різноманіття екологічних умов, які характерні для даного біотопу. Найбільш толерантними є переважно мешканці підстилки – *Megaphyllum rossicum*, *Vitrina pellusida*, *Discus ruderatus* та *Lumbricus rubellus*. Залишкова толерантність досить велика для ряду видів (для *Trachelipus rathkii* – 80,9 %, для *Schizoturanius dmitrievi* – 74,4 %), що дозволяє припустити значну роль у структуруванні угруповання ґрунтової макрофауни факторів нейтральної природи, або інших, не врахованих у даному дослідженні.

Аналіз кореляції ґрунтових властивостей та ОМІ-осей свідчить про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин у межах досліджуваного полігону є твердість ґрунту в шарах 0–5, ..., 45–50 см (вісь 1). Також важливу роль відіграють потужність підстилки та температура поверхні ґрунту (вісь 2). Найбільш чутливими до підвищеної твердості ґрунту є такі види, як *Cetonia aurata*, *Discus ruderatus* та *Schizoturanius dmitrievi* (рис. 5.11). Найбільш толерантними до твердості є *Agrotis clavis*, *Limacus maculatus*, *Amara aulica*. Слід відзначити, що як толерантні, так і резистентні до твердості ґрунту види є підстилковими. Резистентні види характеризуються значно меншою рухливістю, тоді як толерантні – це види, які здатні до швидкого пересування. Якщо припустити, що джерелом підвищеної твердості ґрунту є рекреаційне навантаження, тоді стає зрозумілим, що рухливі види здатні більш ефективно використовувати більш трансформовані ділянки екосистеми. Більш термофільними видами та такими, що уникають підвищеної щільності підстилки, є *Vitrina pellusida*, *Oxyporus rufus*, *Calathus melanocephalus*. Очевидно, що ці підстилкові види є чутливими до структури підстилки та надають перевагу такій її організації, яка найбільшим чином відповідає екологічному стандарту виду. В свою чергу, уникають ділянок з підвищеною температурою такі види, як *Cetonia aurata*, *Limacus maculatus* та *Agrotis clavis*.

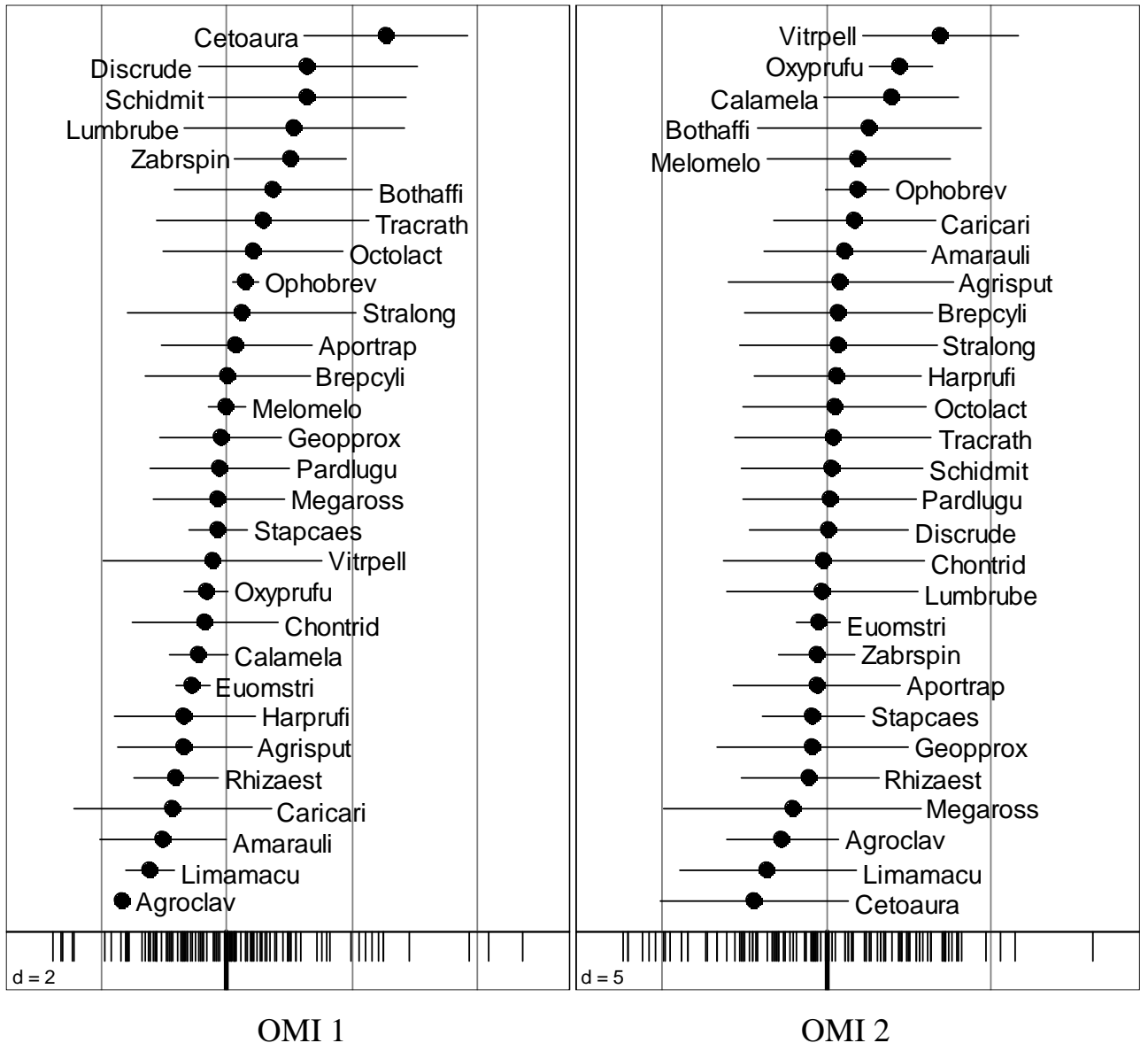


Рис. 5.11. Проекції екологічних ніш видів ґрунтової макрофауни на осі ОМІ 1 та ОМІ 2: Нижня частина – від’ємні значення осей, верхня – позитивні значення осей; *Aportrap* – *Aporrectodea trapezoides*, *Lumbrube* – *Lumbricus rubellus*, *Octolact* – *Octolasion lacteum*, *Pardlugu* – *Pardosa lugubris*, *Geopprox* – *Geophilus proximus*, *Megaross* – *Megaphyllum rossicum*, *Schidmit* – *Schizoturanius dmitrievi*, *Amarauli* – *Amara aulica*, *Calamela* – *Calathus melanocephalus*, *Harprufi* – *Harpalus rufipes*, *Ophobrev* – *Ophonus brevicollis*, *Zabrspin* – *Zabrus spinipes*, *Caricari* – *Carinatodorcadion carinatum*, *Cetoaura* – *Cetonia aurata*, *Bothaffi* – *Bothynoderes affinis*, *Agrisput* – *Agriotes sputator*, *Oxyprufu* – *Oxyporus rufus*, *Stapcaes* – *Staphylinus caesareus*, *Melomelo* – *Melolontha melolontha*, *Rhizaest* – *Rhizotrogus aestivus*, *Stralong* – *Stratiomys longicornis*, *Agroclav* – *Agrotis clavis*, *Tracrath* – *Trachelipus rathkii*, *Brepcyli* – *Brephulopsis cylindrica*, *Chontrid* – *Chondrula tridens*, *Euomstri* – *Euomphalia strigella*, *Limamacu* – *Limacus maculatus*, *Vitrpell* – *Vitrina pellusida*, *Discrude* – *Discus ruderatus*

У результати аналізу RLQ встановлено, що 92,91 % загальної варіації (загальної інерції) описують перших дві осі RLQ (84,44 і 8,47 % відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,018. Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища (у нашому випадку – едафічні характеристики, потужність підстилки та висота травостою), структурою угруповання і його екоморфічною організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів макрофауни), вплив факторів середовища та значення екоморфічних характеристик для структурування угруповання ґрунтових тварин (рис. 6). Вісь 1, виділена в результаті RLQ-аналізу, характеризує значну роль твердості ґрунту в структуруванні угруповання макрофауни на усіх вимірних глибинах (рис. 5.12). Ця вісь негативно корелює із твердістю ґрунту й позитивно – з електропровідністю ґрунту та потужністю підстилки. Вісь 2 характеризується позитивною кореляцією з температурою ґрунту та від'ємною кореляцією з потужністю підстилки. Маркерами позитивних значень RLQ-осі 1 є епігейні мегатрофоценоморфи, сільванти, які рухаються за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту та розміри тіла яких більші порожнин у підстилці або співрозмірні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті. Види ґрунтових безхребетних з вказаними екологічними характеристиками надають перевагу ділянкам з меншою твердістю та більшою електричною провідністю ґрунту. Маркерами від'ємних значень RLQ-осі 1 є ендегейні акарбонатофіли, субаерофіли які рухаються за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту та розміри тіла яких співрозмірні з тріщинами або які рухаються за допомогою активного прокладання ходів зі зміною товщини тіла. Вказаний комплекс адаптацій дозволяє пристосуватися тваринам до умов підвищеної твердості ґрунту. Маркерами позитивних значень RLQ-осі 2 є ксерофільні ультрамегаторофи які активно прокладають ходи без змін товщини тіла. Маркерами від'ємних значень RLQ-осі 2 є мезофіли.

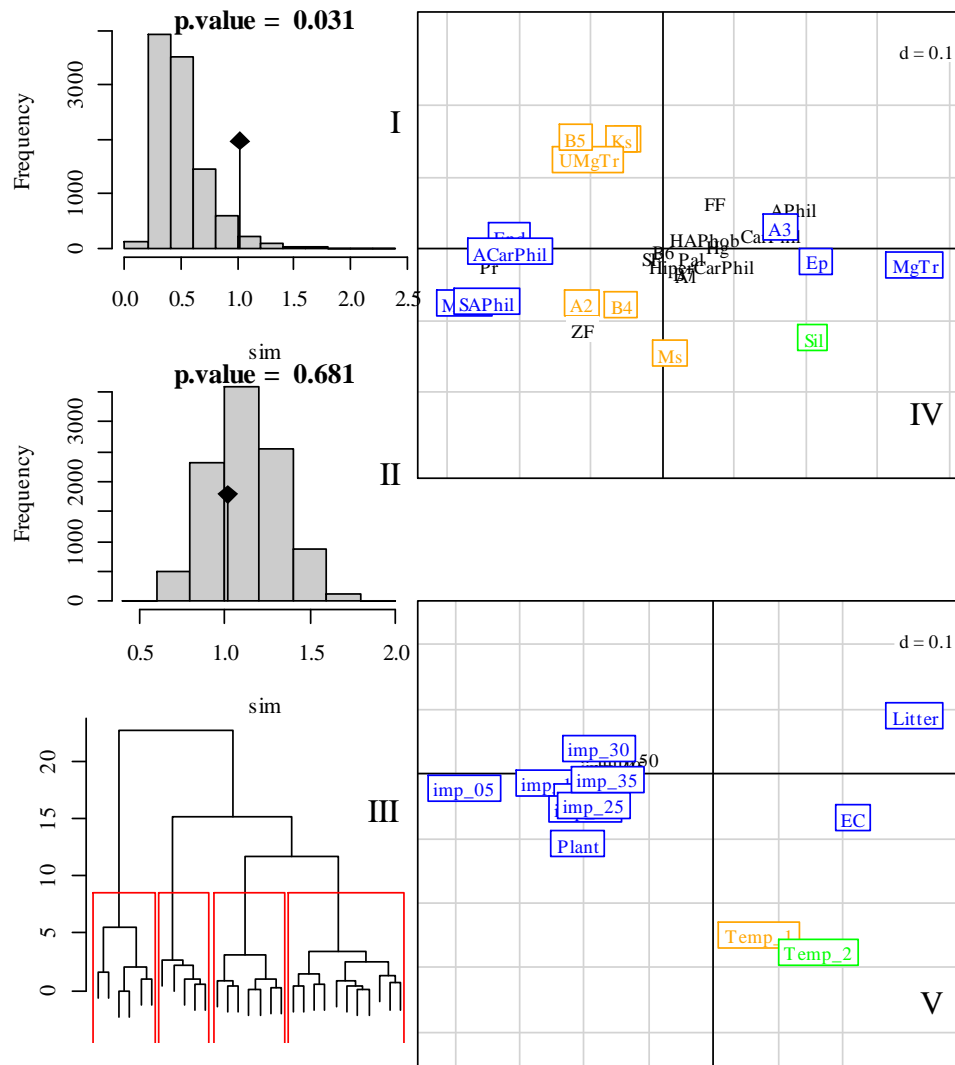


Рис. 5.12. Результати аналізу RLQ

I – множинний тест глобальної значущості зв'язків між екоморфами макрофауни та екологічними предикторами на основі пермутації сайтів, II – множинний тест глобальної значущості зв'язків між екоморфами макрофауни та екологічними предикторами на основі пермутації видів, III – кластерний аналіз видів на основі значень RLQ-осей, IV – розміщення екоморф у просторі RLQ-осей (синій колір – статистично вірогідна кореляція з віссю 1, жовтий колір – з віссю 2, зелений колір – з обидвама осями), V – розміщення екологічних предикторів у просторі RLQ-осей (синій колір – статистично вірогідна кореляція з віссю 1, жовтий колір – з віссю 2, зелений колір – з обидвама осями), ценоморфи (Coenomorphes): St – степанти, Pr – пратанти, Pal – паллюданти, Sil – сільванти; гігроморфи (Hygromorphes): Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи (Trophocoenomorphes): MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UmgTr – ультрамегатрофоценоморфи; аероморфи (Aeromorphes): APhil – аерофіли; SAPhil – субаерофіли; HAPhob – геміаерофоби; карбонатоморфи (Carbonatomorphes): CarPhob – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли, HyperCarPhil – гіперкарбонатофіли; топоморфи (Topomorphes): End – ендегейні. Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи (Phogomorphes): A – переміщення за допомогою існуючої шпаруватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщин у ґрунті; 2 – розміри тіла співрозмірні з тріщинами; 3 – розміри тіла більші порожнин у підстильці або співрозмірні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без змін товщини тіла; 6 – риття нір за допомогою кінцівок; 7 – С-подібна форма тіла; трофоморфи (Trophomorphes): SF – сапрофаги; F – фітофаги; ZF – зоофаги

RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їх екологічної структури та зв'язків з факторами навколишнього середовища. Кластерний аналіз дозволив виділити чотири комплекси видів, які формують функціональні групи А, В, С та D (рис. 5.16). Центроїд функціональної групи А наближен до ділянок, які характеризуються найбільшою твердістю, таким чином кластер 1 – це група видів, яка пристосована до існування у переуцільнених ґрунтах. Кластер В об'єднує види, які навпаки, надають перевагу ґрунтам з низькою твердістю та високою потужністю підстилки та високою електропровідністю ґрунту. До цих властивостей середовища представники кластеру С додають ще вимоги меншої температури поверхневого шару ґрунту. Навпаки, до більш високих температур ґрунту пристосовані представники кластеру D. RLQ ось 1 статистично вірогідно корелює як з ОМІ віссю 1 так і 2 ($r = -0,28, p = 0,003$ та $r = -0,98, p < 0,001$). RLQ ось 2 статистично вірогідно корелює тільки з ОМІ віссю 1 ($r = -0,76, p < 0,001$). Відповідно, просторовий патерн ОМІ осі 1 найбільш подібний до патерну RLQ осі 2, а патерн ОМІ осі 2 – подібний патерну RLQ осі 1 (рис. 5.17).

5.3. ЕКОМОРФІЧНИЙ АСПЕКТ ТРАНСФОРМАЦІЇ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ В УМОВАХ РЕКРЕАЦІЇ

Угруповання безхребетних міських ґрунтів є таксономічно та функціонально різноманітними та містять сапрофагів, фітофагів, хижаків та екосистемних інженерів [149,441–445]. Безхребетні впливають на фізичні та хімічні характеристики міських ґрунтів, а також на практику використання та управління земельними ресурсами [446]. Ґрунтові безхребетні чутливі до багатьох видів діяльності людини та ґрунтових умов, таких як фізичне порушення ґрунтового покриву, забруднення важкими металами, забруднення ґрунту пестицидами, час впливу людей та історія використання земель [7,447–449]. Втрата середовища існування відбувається в міру збільшення інтенсивності урбанізації. У той же час острови в міському

середовищі, які зберігають умови існування біоти, стають все більш фрагментарними і меншими за розміром у градієнті міських порушень [450]. Екологічні коридори – це ландшафтні елементи, які зменшують негативний вплив фрагментації на угруповання членистоногих [451].

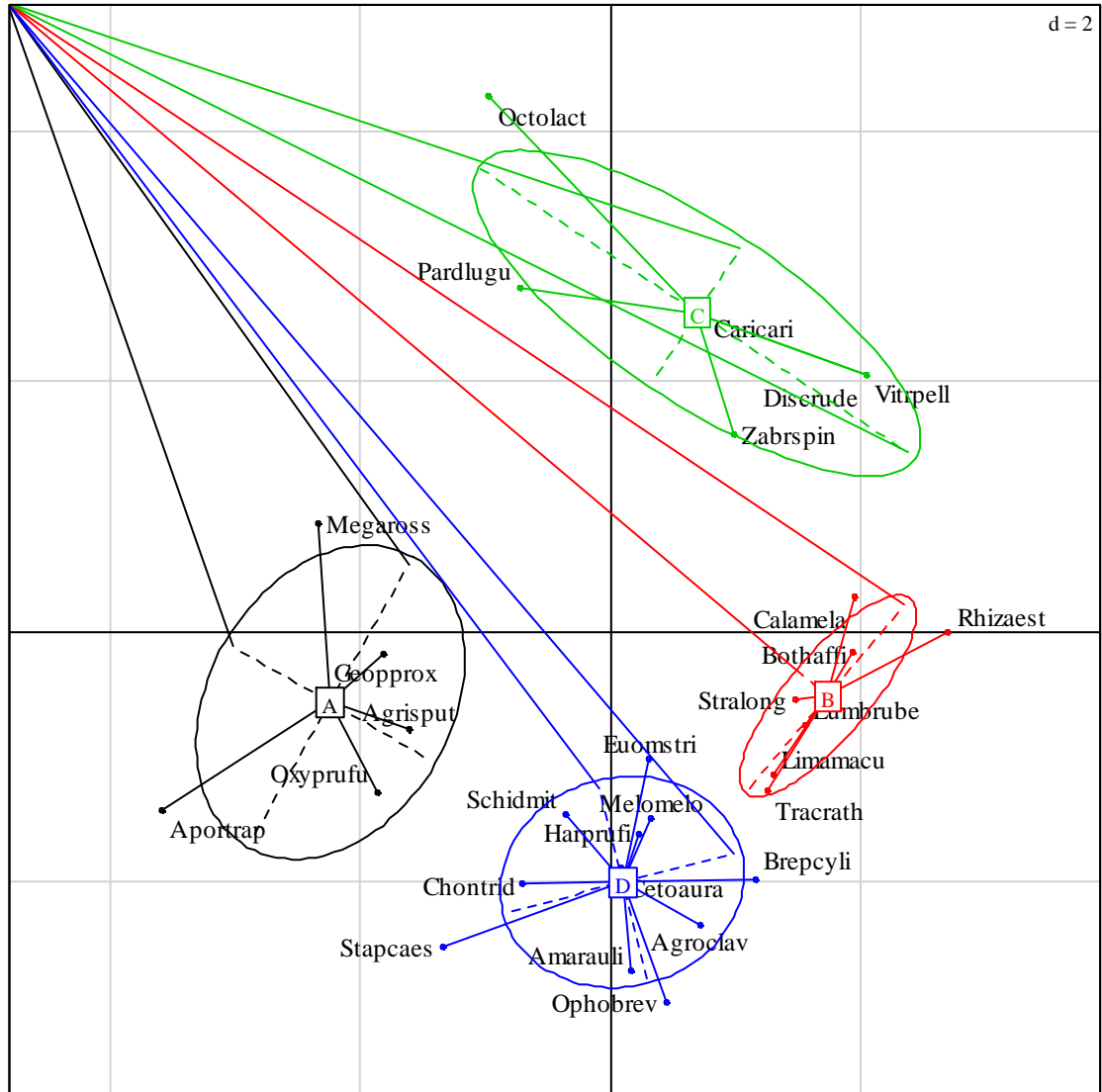


Рис. 5.16. Розташування функціональних груп (кластерів) у просторі RLQ-осей: Кластер А – *Aportrap* – *Aporrectodea trapezoides*, *Geopprox* – *Geophilus proximus*, *Megaross* – *Megaphyllum rossicum*, *Agrisput* – *Agriotes sputator*, *Oxyprufu* – *Oxyporus rufus*, кластер В – *Lumbrube* – *Lumbricus rubellus*, *Calamela* – *Calathus melanocephalus*, *Bothaffi* – *Asproparthenis albicans*, *Rhizaest* – *Rhizotrogus aestivus*, *Stralong* – *Stratiomys longicornis*, *Tracrath* – *Trachelipus rathkii*, *Limamacu* – *Limacus maculatus*, кластер С – *Octolact* – *Octolasion lacteum*, *Pardlugu* – *Pardosa lugubris*, *Zabrspin* – *Zabrus spinipes*, *Caricari* – *Carinatodorcadion carinatum*, *Vitrpell* – *Vitrina pellusida*, *Discrude* – *Discus ruderatus*, кластер D – *Schidmit* – *Schizoturanius dmitrievi*, *Amarauli* – *Amara aulica*, *Harprufi* – *Harpalus rufipes*, *Ophobrev* – *Ophonus brevicollis*, *Cetoaura* – *Cetonia aurata*, *Stapcaes* –

Staphylinus caesareus, *Melomelo* – *Melolontha melolontha*, *Agroclav* – *Agrotis clavis*, *Brepcyli* – *Brephulopsis cylindrica*, *Chontrid* – *Chondrula tridens*, *Euomstri* – *Euomphalia strigella*

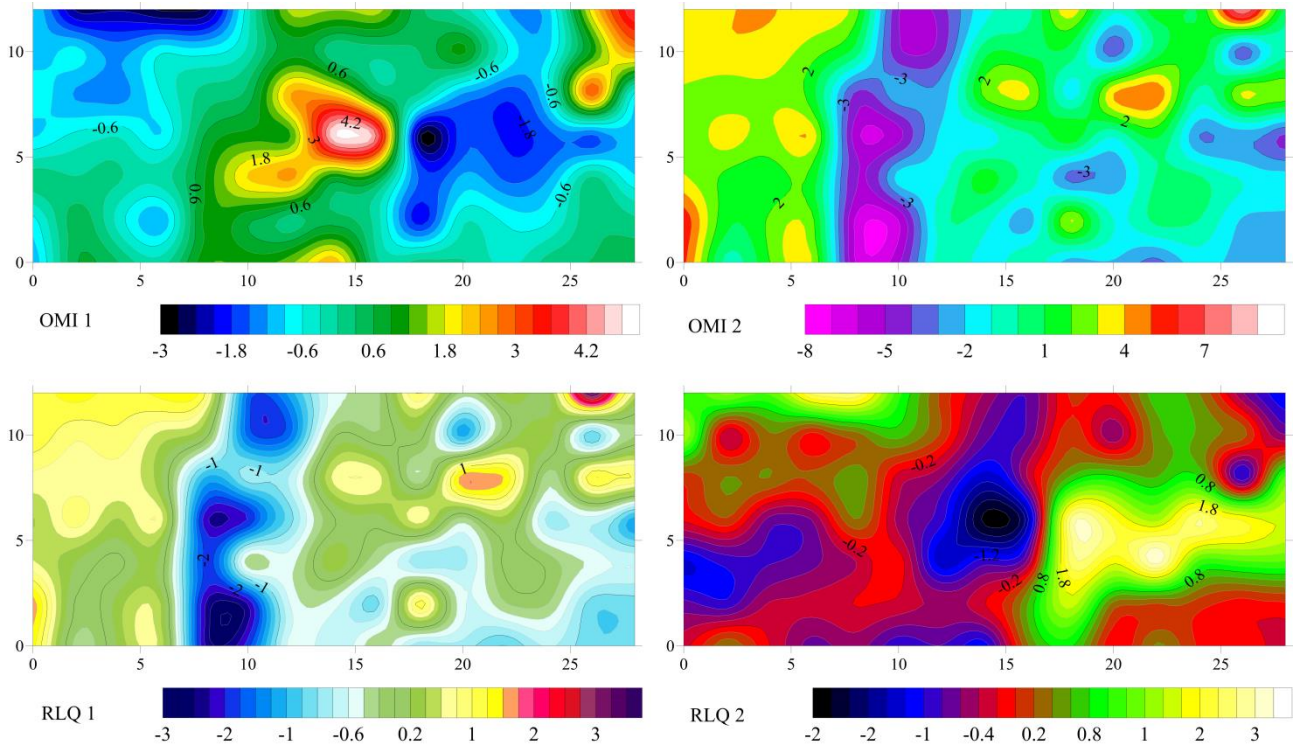


Рис. 5.17. Просторова мінливість ОМІ- та RLQ-осей: Вісь абсцис та ординат – локальні координати експериментального полігону

Досліджений полігон знаходиться у зоні дії складної композиції природних та антропогенних факторів. Ця територія знаходиться там, де раніше існував природний байрачний ліс з притаманним таким біогеоценозам різноманіттям угруповань живих організмів та родючістю ґрунтів. Ще у 30-ті роки минулого століття ця територія була за межами міста та практично не зазнавала антропогенного впливу. В міру розширення м. Дніпро балка Довга опинилась практично у центрі великого міста та зазнає різноманітних впливів. Будівництво масивних споруд поряд з балкою призвело до рухливості ґрунтів і щоб запобігти катастрофічним явищам, тальвег балки був засипаний будівельним сміттям, на поверхні якого сформовані урботехноземи. Дослідний полігон практично впирається одним своїм боком у такі ґрунти. Також слід відзначити високий рівень рекреаційного

навантаження на екосистеми, типовим прикладом яких є досліджений полігон. Слід відзначити, що завдяки екологічним особливостям ґрунтового середовища, за умов антропогенного впливу, зберігалось тваринне населення ґрунту, яке характеризується порівняно високим рівнем чисельності та видового і екологічного різноманіття. Експрес-методом оцінки екологічної специфіки тваринного населення може бути порівняння його екоморфічної структури, оціненої за допомогою кількості видів та за допомогою чисельності екоморф. Видовий склад угруповання зазнає значного впливу навколишнього комплексу тварин, яке є джерелом формування угруповання конкретної екосистеми. Види, які потрапляють до даної екосистеми зазнають дії екологічних фільтрів і можуть або зовсім зникнути з угруповання, або навпаки, за сприятливих умов, значно збільшити свою чисельність. Тому порівняння екоморфічних структур за двома підходами надає можливість виокремити специфічні особливості даного угруповання. Для характеристики просторової неоднорідності ґрунту нами обрані показники, які задовольняють двом вимогам. Насамперед, це екологічна релевантність, тобто це показники, які здатні інформативно відобразити особливості ґрунту як середовища проживання рослин і ґрунтових тварин. Тому важливий ще один критерій – для опису просторової мінливості екологічних властивостей показник повинен бути відносно легко вимірюваний, тобто за короткий проміжок часу можна одержати значний обсяг даних [404]. Такі показники, як твердість, електропровідність і температура ґрунту за допомогою сучасних інструментів можуть бути досить швидко обмірювані у великій кількості, а оцінки неоднорідності ґрунту чітко корелюють із властивостями тваринного населення ґрунту.

Численні антропогенні впливи пригнічують чисельність та різноманіття ґрунтових безхребетних. Напрямок та масштаб відповіді угруповань педобіонтів можуть відрізнятися залежно від таксономічної групи. Так, у більшості таксонів безхребетних щільність населення у відповідь на забруднення ґрунту важкими металами зменшується [149,452–455]. Однак

ізоподи демонструють позитивну реакцію чисельності на забруднення металами у міських ґрунтах [149,456]. Також добре відомо, що пестициди зменшують чисельність угруповань безхребетних у міських ґрунтах. Однак ефекти можуть значно відрізнятись залежно від діючої речовини пестицидів, частоти застосування та частоти використання [457,458]. Інші типи діяльності людини можуть мати рівномірний позитивний вплив на безхребетних ґрунтів. Відомо, що зростання щільності безхребетних з різних таксономічних та функціональних груп може бути викликане збільшенням вмісту органічних речовин у міських ґрунтах [14,149,444,445,459,460]. Ґрунтові безхребетні чутливі до порушення ґрунтів, тому вони є цінними показниками ґрунтових режимів [452] та біоіндикаторами якості ґрунтів у містах [453]. У короткостроковій перспективі через урбанізацію різноманіття та чисельність ґрунтових безхребетних може зменшитися. У довгостроковій перспективі збільшення чисельності толерантних видів може призвести до зміни структури та загальної чисельності угруповання [461]. Одержані нами результати вказують на важливе значення лісової підстилki як фактору збереження біологічного різноманіття угруповань ґрунтової макрофауни.

Роль підстилki важлива для підтримання функціонального різноманіття макрофауни. Застосований нами екоморфічний підхід дозволяє надати об'ємну характеристику екологічній структурі угруповань мешканців ґрунту. Слід відзначити, що функціональна роль педобіонтів визначає їх індикаційні властивості. Сапрофаги застосовуються для індикації ландшафтного стресу [149,462–466]. Дощові черв'яки є типовим компонентом міської ґрунтової фауни і, як правило, розглядаються як корисні організми для поліпшення режимів ґрунту [467]. Дощові черв'яки-норники є показниками залишків найбільш збережених природних угруповань серед ґрунтової макрофауни. Дощові черв'яки, особливо норники, виконують важливі екологічні функції. Дощові черви вносять вагомий внесок у інфільтрацію ґрунту [468]. Роль норних видів у посиленні інфільтрації ґрунту є найбільшою серед педобіонтів [469]. Було встановлено, що швидкість інфільтрації ґрунту

співвідноситься з біомасою дощових черв'яків, довжиною нір, площею їх поверхні та об'ємом [149,469–471]. Водостійкість ґрунтових агрегатів значно підвищується внаслідок активності дощових черв'яків [472]. У свою чергу, підвищення рівня гемеробії негативно впливає на реалізацію відповідних екосистемних послуг, що виконуються за участю ґрунтових тварин. Таким чином, функціональне різноманіття є не тільки чинником стійкості угруповань ґрунтової макрофауни, але і фактором відновлення екологічних функцій ґрунту, які протидіють негативним антропогенним впливам. Так, дощові черви своєю рийною діяльністю значно покращують фізичні властивості ґрунтів, які порушуються внаслідок рекреації [149].

Для оцінки природності середовища існування були також застосовані угруповання багатоніжок та наземних ізопод [473]. Стандартизований відбір проб епігейних членистоногих був використаний при екологічній оцінці стану охорони заповідних територій [474]. У градієнті режиму урбанізації відбувається зменшення видового та функціонального різноманіття багатоніжок [475,476]. Мокриці належать до герпетобіонтних сапрофагів, які є важливими деструкторами листової підстилки. Трофічний рівень, який займають мокриці, значно обмежує можливості реколонізації місцеперебувань у міському середовищі [477]. Мокриці дуже чутливі до зменшення щільності та зміни якості листової підстилки внаслідок різних практик використання земель [478]. Ця та інші особливості біології наземних ізопод роблять їх чутливими організмами для оцінки стійкості екосистем [149,463]. Наші результати вказують на те, що епігейна складова угруповання є важливим осередком біорізноманіття угруповань в умовах рекреації. Але їх підтримання можливе тільки за умов повного або часткового збереження підстилкового блоку. Висока здатність до розселення підстилкових тварин робить їх динамічною складовою угруповання, яка здатна швидко відновлювати населення у порушених ділянках екосистем в умовах рекреації.

Одержані нами результати знаходяться у відповідності з одержаними раніше свідченнями про те, що як чисельність так і різноманіття угруповань

жувелиць демонструють тенденцію до збільшення від міських центрів до рудеральної місцевості [479–481]. Чисельність коротконадкрилих жуків значно збільшується зі зменшенням урбанізації [142,482]. Виявлено, що багатство видів павуків у міських територіях значно вище порівняно з приміськими та сільськими, що пояснюється збільшенням кількості видів у міських районах, що віддають перевагу відкритому середовищу існування [483]. Видалення гнилої деревини внаслідок прямої антропогенної трансформації середовища існування сприяє видам карабід та стафілінід, які адаптовані до життя у відкритому середовищі [484]. Відповідь різних функціональних груп карабід у рудерально-урбаністичному градієнті є основою для розробки простих інструментів та протоколів оцінки екологічних наслідків змін ландшафту, які спричинені людиною [485]. Трофічний рівень може бути вирішальним фактором реакції тварин на урбанізацію. Було зроблене припущення, що урбанізація найменш шкідлива для хижаків [477]. Угруповання наземних молюсків мають високу біоіндикаційну здатність [121,149,355,486,487].

Важливим питанням є оцінка внутрішньої організації угруповання на рівні екосистеми: чи є екосистема внутрішньорганізованою або варіювання видів у межах екосистеми є випадковим? Для природних екосистем знайдена ствердна відповідь – просторова організація та вплив вимірюваних факторів середовища доводять наявність просторової неоднорідності екосистеми та здатність угруповань макрофауни чутливо реагувати на неї [242,353,488,489]. Також показана роль едафічних та факторів та структури рослинного покриву для структурування угруповань ґрунтової макрофауни техноземів [242,248,354]. Для урбоземів одержані свідчення про вплив твердості на структуру угруповання макрофауни [108,490]. Для розуміння механізмів антропогенного впливу на ґрунтову мезофауну в контексті оцінки трансформації її функціональних властивостей особливе значення є виявлення екоморфічного аспекту організаційних перебудов. Тому що саме екоморфічний аспект повно віддзеркалює функціональні властивості

макрофауни [32]. Також свідченням наявності організації на екосистемному рівні є розподіл екологічних ніш між видами угруповання [491,492]. Для описання структури екологічних ніш видів угруповання застосований ОМІ-аналіз [35], а для оцінки ролі екоморф – RLQ-аналіз [38]. Результати, одержані внаслідок обидвох підходів до ординації угруповання, досить подібні. Це свідчить про те, що розподіл екологічних ніш в угрупованні ґрунтової макрофауни обумовлений екологічною специфікою видів, які позначаються екоморфами. Такий результат не є тривіальним, якщо врахувати, екоморфічні особливості видів визначаються або за їх морфолого-екологічними властивостями (трофоморфи та топоморфи), або за їх екологічними преференціями, які виявлені за їх поведінкою у межах ландшафтних градієнтів [32].

Практичні результати роботи впливають з того, що важливим фактором структурування угруповання ґрунтової макрофауни за умов рекреаційного навантаження виступає твердість ґрунту. Цей показник є досить інформативним для характеристики екологічних умов та режимів природних та штучних ґрунтів [242,493–496]. У результаті рекреаційного впливу відбувається не повна елімінація ґрунтової фауни, а її перебудова, яка має функціональний зміст та може бути відповідним чином інтерпретована. Такий результат свідчить про наявність функціональних ресурсів в угруповання для адекватної трансформації в умовах антропогенного впливу. Очевидно, що співставлення кількісних оцінок рекреаційного навантаження з рівнем трансформації угруповань ґрунтової макрофауни може стати основою для нормування цього типу антропогенного навантаження. Значна залежність структури угруповання макрофауни від вимірюваних показників, таких як твердість та електрична провідність, робить ці характеристики ґрунту інформативними експрес-індикаторами стану екосистеми. Також одержані дані підкреслюють важливе значення лісової підстилки у штучних лісопаркових насадженнях як фактору підтримання функціональної стійкості екосистем. Очевидним висновком є неприпустимість знищення цього

важливого біогеогоризонту в лісопаркових насадженнях. Осередки накопичення листового або деревинного опаду є рефугіумами для відновлення біологічного різноманіття та функціональної стійкості екосистем, які знаходяться в умовах інтенсивного антропогенного тиску.

Перспективи подальших досліджень полягають в оцінці ролі нейтральних факторів у структуруванні угруповань ґрунтової макрофауни рекреаційних екосистем. Для цього поряд з оцінкою ролі факторів середовища слід перевірити значення просторових змінних для пояснення організації структури угруповання ґрунтової макрофауни. Важливим результатом може стати визначення ролі гемеробії як драйвера, який визначає співвідношення ніше-залежних та нейтральних факторів у структуруванні угруповання.

ВИСНОВКИ ЗА РОЗДІЛОМ

1. Гемеробія як інтегрований показник антропогенного впливу викликає ієрахічний відгук у екосистем різного рівня організації. Ландшафтні умови та режими формують матрицю, у рамках якої функціонують конкретні екосистеми. На просторовому рівні окремої екосистеми гемеробія викликає комплексну та структуровану відповідь. Сукупність антропогенних факторів формують умови існування екосистеми, а головним регулюючим фактором антропогенного впливу в лісопаркових насадженнях є рекреація.
2. Рекреація проявляє себе через трансформацію упакування екологічних ніш видів в угрупованні ґрунтової макрофауни як відповідь на переущільнення ґрунту та порушення підстількового блоку. Антропогенний вплив викликає адаптивні зміни у функціональній структурі угруповання ґрунтової макрофауни. Угруповання ґрунтової макрофауни володіє ресурсом для опанування переущільнених ґрунтів та для поновлення їх екологічних функцій, порушених внаслідок впливу гемеробії. Здатність до адаптивних змін угруповання є критерієм для нормування антропогенного впливу на довкілля.

3. Варіювання екологічних режимів техноземів у зоні рекреації обумовлено суперпозицією строкатості, яка виникла внаслідок особливостей технології створення техноземів та рекреаційного навантаження. Конструктивні особливості технозему, які проявляють себе через варіабельність твердості в горизонтальному та вертикальному напрямку, призводять до значної диференціації тваринного населення ґрунту даного ділянки.

4. Маркерами локацій зі сприятливими ґрунтовими умовами є ендегейні мезофіли, мезотрофоценоморфи, тварини, які здатні формувати ґрунтові ходи та переміщуються зі зміною товщини тіла. Локації з екстремальними умовами маркуються епігейними ксерофілами різноманітного ценотичного складу. Локації з меншим рівнем рекреаційного навантаження маркуються сапрофагами, з більшим – зоофагами, оліготрофоценоморфами, які рухаються використовуючи існуючу шаруватість ґрунту або підстілки.

ВИСНОВКИ

1. У досліджених екосистемах в межах зелених насаджень загального користування м. Дніпро та Мелітополь виявлено 53 видів ґрунтової макрофауни з 48 родів та 32 родин, 13 порядків, 7 класів та 3 типів. У ценоморфічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни переважають сільванти, у трофічній структурі переважають сапрофаги та хижаки, у топоморфічній структурі переважають епігейні форми. Гігроморфічне різноманіття ценоморф забезпечує стійкість перебігу різних типів кругообігу речовин та потоку енергії за різних умов вологості середовища. В угрупованні переважають мезофіли.
2. Трофоценоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни індикує високий рівень родючості ґрунтів, у межах яких розміщені зелені насадження загального користування. В угрупованні переважають тварини, які переміщуються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, а також аерофіли та субаерофіли. Переважання аероморф, які чутливі до забезпечення повітрям для дихання, свідчить про задовільний повітряний режим в ґрунті зелених насаджень загального користування.
3. В угрупованні ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування найбільш представлені карбонатофіли. Це вказує на високий рівень забезпечення ґрунту сполуками кальцію, що є важливою умовою структуроутворення та формування водостійкої агрегатної структури. У поєднанні з відомостями про трофічну структуру, це свідчить про сприятливі умови для утворення гумусу та підтримання родючості ґрунту.
4. Між факторами навколишнього середовища в зелених насадженнях загального користування, структурою угруповання ґрунтової макрофауни і його екоморфічною організацією існує зв'язок. Екоморфічний аспект структури угруповання ґрунтової макрофауни є більш чутливим до рекреаційного навантаження, ніж розподіл екологічних ніш між видами в екологічному просторі. Це вказує на те, що перебудови екоморфічної структури угруповання є умовою стійкості його організації.

5. Природна варіабельність ґрунтових умов в зелених насадженнях загального користування проявляє себе на рівні ґрунтової макрофауни у зміні співвідношення ксерофілів, фітофагів, карбонатofilів з одного боку та пратантів, палюдантів та гіперкарбонатofilів – з іншого. Менший рівень рекреаційного навантаження є сприятливим для сапрофагів та акарбонатofilів. До високого рівня рекреаційного навантаження толерантними є зоофаги, геміаерофоби та мегатрофи. Найбільш трансформовані рекреаційні ділянки випадково заселяються представниками різних екологічних груп.

6. Варіювання екологічних режимів техноземів у зоні рекреації обумовлено суперпозицією строкатості, яка виникла внаслідок особливостей технології створення техноземів та рекреаційного навантаження. Конструктивні особливості технозему, які проявляють себе через варіабельність твердості в горизонтальному та вертикальному напрямку, призводять до значної диференціації тваринного населення ґрунту.

7. Маркерами локацій зі сприятливими ґрунтовими умовами в техноземах за умов рекреаційного навантаження є ендегейні мезофіли, мезотрофоценоморфи, тварини, які здатні формувати ґрунтові ходи та переміщуються зі зміною товщини тіла. Локації з екстремальними умовами маркуються епігейними ксерофілами різноманітного ценотичного складу. Локації з меншим рівнем рекреаційного навантаження маркуються сапрофагами, з більшим – зоофагами, оліготрофоценоморфами, які рухаються використовуючи існуючу шаруватість ґрунту або підстилки.

- [1] Mexia T, Vieira J, Príncipe A, Anjos A, Silva P, Lopes N, et al. Ecosystem services: Urban parks under a magnifying glass. *Environ Res* 2018;160:469–78. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2017.10.023>.
- [2] Dominati E, Patterson M, Mackay A. A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecol Econ* 2010;69:1858–68. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2010.05.002>.
- [3] Adhikari K, Hartemink AE. Linking soils to ecosystem services - A global review. *Geoderma* 2016;262:101–11. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.08.009>.
- [4] Greinert A. The heterogeneity of urban soils in the light of their properties. *J Soils Sediments* 2015;15:1725–37. <https://doi.org/10.1007/s11368-014-1054-6>.
- [5] Hulisz P, Charzyński P, Greinert A. Urban soil resources of medium-sized cities in Poland: a comparative case study of Toruń and Zielona Góra. *J Soils Sediments* 2018;18:358–72. <https://doi.org/10.1007/s11368-016-1596-x>.
- [6] Lehmann A, Stahr K. Nature and significance of anthropogenic urban soils. *J Soils Sediments* 2007;7:247–60. <https://doi.org/10.1065/jss2007.06.235>.
- [7] Pavao-Zuckerman MA. The nature of urban soils and their role in ecological restoration in cities. *Restor Ecol* 2008;16:642–9. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00486.x>.
- [8] Bray N, Kao-Kniffin J, Frey SD, Fahey T, Wickings K. Soil macroinvertebrate presence alters microbial community composition and activity in the rhizosphere. *Front Microbiol* 2019;10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00256>.
- [9] Lamano Ferreira M, de Souza L, Conti D, Capellani Quaresma C, Reis Tavares A, Gonçalves da Silva K, et al. Soil Biodiversity in Urban Forests as a Consequence of Litterfall Management: Implications for São Paulo's Ecosystem Services. *Sustainability* 2018;10:684. <https://doi.org/10.3390/su10030684>.

- [10] De Vries FT, Thébault E, Liiri M, Birkhofer K, Tsiafouli MA, Bjørnlund L, et al. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2013;110:14296–301. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305198110>.
- [11] Korobushkin DI, Gongalsky KB, Gorbunova AY, Palatov DM, Shekhovtsov S V., Tanasevitch A V., et al. Mechanisms of soil macrofauna community sustainability in temperate rice-growing systems. *Sci Rep* 2019;9:10197. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46733-4>.
- [12] Lavelle P, Decaëns T, Aubert M, Barot S, Blouin M, Bureau F, et al. Soil invertebrates and ecosystem services. *Eur J Soil Biol* 2006;42. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>.
- [13] Hågvar S. The relevance of the Rio-Convention on biodiversity to conserving the biodiversity of soils. *Appl Soil Ecol* 1998;9:1–7. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00115-2](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00115-2).
- [14] Smith J, Chapman A, Eggleton P. Baseline biodiversity surveys of the soil macrofauna of London's green spaces. *Urban Ecosyst* 2006;9:337–49. <https://doi.org/10.1007/s11252-006-0001-8>.
- [15] Yorkina N V., Podorozhniy SM, Velcheva LG, Honcharenko Y V., Zhukov O V. Applying plant disturbance indicators to reveal the hemeroby of soil macrofauna species. *Biosyst Divers* 2020;28:181–94. <https://doi.org/10.15421/012024>.
- [16] Flynn DFB, Mirotchnick N, Jain M, Palmer MI, Naeem S. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. *Ecology* 2011;92:1573–81. <https://doi.org/10.1890/10-1245.1>.
- [17] Clark CM, Flynn DFB, Butterfield BJ, Reich PB. Testing the Link between Functional Diversity and Ecosystem Functioning in a Minnesota Grassland Experiment. *PLoS One* 2012;7:e52821. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052821>.
- [18] Korobushkin DI, Gorbunova AY, Zaitsev AS, Gongalsky KB. Trait-specific response of soil macrofauna to forest burning along a macrogeographic

- gradient. *Appl Soil Ecol* 2017;112:97–100.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.12.004>.
- [19] Gongalsky KB, Zaitsev AS, Korobushkin DI, Saifutdinov RA, Yazrikova TE, Benediktova AI, et al. Diversity of the soil biota in burned areas of southern taiga forests (Tver oblast). *Eurasian Soil Sci* 2016;49.
<https://doi.org/10.1134/S1064229316030042>.
- [20] Korobushkin DI, Butenko KO, Gongalsky KB, Saifutdinov RA, Zaitsev AS. Soil nematode communities in temperate rice-growing systems. *Eur J Soil Biol* 2019;93:103099. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2019.103099>.
- [21] Wood SA, Karp DS, DeClerck F, Kremen C, Naeem S, Palm CA. Functional traits in agriculture: Agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol Evol* 2015;30:531–9. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>.
- [22] Bernhardt-Römermann M, Römermann C, Nuske R, Parth A, Klotz S, Schmidt W, et al. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos* 2008;117:1533–41.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16776.x>.
- [23] Raymond-Léonard LJ, Gravel D, Reich PB, Handa IT. Springtail community structure is influenced by functional traits but not biogeographic origin of leaf litter in soils of novel forest ecosystems. *Proc R Soc B Biol Sci* 2018;285. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0647>.
- [24] Zhukov A V., Shatalin DB. Hygrotop and trophotope of steppe Dnieper biogeocenoses as determinants of β -diversity of earthworm (Lumbricidae) communities. *Biol Bull Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagog Univ* 2016;6:188–222. <https://doi.org/10.15421/201651>.
- [25] Nazarenko NN. Coenomorphs as phytometers of biotopes. *Biosyst Divers* 2016;24:8–14. <https://doi.org/10.15421/011602>.
- [26] Kunah ON, Prokopenko E V., Zhukov A V. Ecomorphic organisation of the Ukraine steppe zone spider community. *Fundam Appl Soil Sci* 2014;15:101–19. <https://doi.org/10.15421/041410>.
- [27] Belgard AL. *Steppe Forestry*. Moscow (in Russian): Forest Industry; 1971.

- [28] Belgard AL. Forest vegetation of South–East part of the Ukraine [Lesnaya rastitel'nost' Yugo-Vostoka USSR]. Kiev (in Russian): Shevchenko Kiev State University Publishing House; 1950.
- [29] Chernyshenko VS, Lysenko YY. A. L. Belgard's ecomorphic analysis as a theoretical basis for mathematical prediction of population dynamics. *Ecol Noospherology* 2008;19:19–30.
- [30] Yorkina N V., Kunakh OM, Budakova VS. Упаковка екологічних ніш та просторова організація угруповання макрофауни міського парку. *Agrology* 2019;2:209–18. <https://doi.org/10.32819/019030>.
- [31] Zhukov A V., Kunah ON, Novikova VA, Ganzha DS. Phytoindicacion estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. *Biol Bull Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagog Univ* 2016;6:91–117. <https://doi.org/10.15421/201676>.
- [32] Zhukov O V. The ecomorphic analysis of the soil animals consortions. Dnipropetrovsk (in Ukrainian): Svidler press; 2009.
- [33] Prokopenko O V., Kunach ON, Zhukov O V., Pakhomov OY. Biological Diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Spiders (Aranei). Dnipropetrovsk: Dnipropetr. Nac. Univ. Press; 2010.
- [34] Zhukov A V., Kunakh ON, Pahomov AY. Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Earthworms (Lumbricidae). Dnipropetrovsk (in Ukrainian).: Dnipro National University Press; 2007.
- [35] Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, Lavergne S, Rebelo T. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 2004;85:1688–99. <https://doi.org/10.1890/03-0148>.
- [36] Kunah ON. Functional and spatial structure of the urbotechnozem mesopedobiont community. *Visnyk Dnipropetr Univ Biol Ecol* 2016;24:473–83. <https://doi.org/10.15421/011664>.
- [37] Galassi DMP, Stoch F, Fiasca B, Di Lorenzo T, Gattone E. Groundwater biodiversity patterns in the Lessinian Massif of northern Italy. *Freshw Biol*

- 2009;54:830–47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02203.x>.
- [38] Dray S, Legendre P. Testing the species traits environment relationships: The fourth-corner problem revisited. *Ecology* 2008;89:3400–12. <https://doi.org/10.1890/08-0349.1>.
- [39] Pavoine S, Vela E, Gachet S, De Bélair G, Bonsall MB. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: A novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *J Ecol* 2011;99:165–75. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01743.x>.
- [40] Dray S, Choler P, Dolédec S, Peres-Neto PR, Thuiller W, Pavoine S, et al. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 2014;95:14–21. <https://doi.org/10.1890/13-0196.1>.
- [41] Artmann M. Urban gray vs. urban green vs. soil protection — Development of a systemic solution to soil sealing management on the example of Germany. *Environ Impact Assess Rev* 2016;59:27–42. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2016.03.004>.
- [42] Dumanski J, Peiretti R. Modern concepts of soil conservation. *Int Soil Water Conserv Res* 2013;1:19–23. [https://doi.org/10.1016/S2095-6339\(15\)30046-0](https://doi.org/10.1016/S2095-6339(15)30046-0).
- [43] Nazaruk M, Zhuk Y. Green zone of small and medium cities of Lviv region: current status and performance issues. *Phys Geogr Geomorphol* 2013;1:54–62.
- [44] La Notte A, D’Amato D, Mäkinen H, Paracchini ML, Liqueste C, Egoh B, et al. Ecosystem services classification: A systems ecology perspective of the cascade framework. *Ecol Indic* 2017;74:392–402. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.030>.
- [45] Morel JL, Chenu C, Lorenz K. Ecosystem services provided by soils of urban, industrial, traffic, mining, and military areas (SUITMAs). *J Soils Sediments* 2015;15:1659–66. <https://doi.org/10.1007/s11368-014-0926-0>.
- [46] Gardiner MM, Landis DA, Gratton C, DiFonzo CD, O’Neal M, Chacon JM, et al. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop

- pest in the north-central USA. *Ecol Appl* 2009;19:143–54.
<https://doi.org/10.1890/07-1265.1>.
- [47] Sousa P, Gomes D, Formigo N. Ecosystem services in environmental impact assessment. *Energy Reports* 2020;6:466–71.
<https://doi.org/10.1016/j.egy.2019.09.009>.
- [48] Pryshchepa AM. Ecosystem services of urbosystems green plantations. *Nauk Dopovidì Nacional'nogo Unìversitetu Bìoresursiv ì Prir Ukraïni* 2019;2019.
<https://doi.org/10.31548/dopovidi2019.01.004>.
- [49] Teluk P, Yorkina N V., Umerova A, Budakova VS, Nydion NM, Zhukov O V. Estimation of the level of recreational transformation of public green spaces by indicators of soil penetration resistance. *Agrology* 2020;3:171–180. <https://doi.org/10.32819/020020>.
- [50] Prokopchuk V, Matusiak M. The Degree of Recreational Capacity and Antropotolerance of Forest Ecosystems of Forest-park Zone in Vinnytsia. *Path Sci* 2016;2:5.1-5.6. <https://doi.org/10.22178/pos.16-6>.
- [51] Kuss FR, Graefe AR. Effects of Recreation Trampling on Natural Area Vegetation. *J Leis Res* 1985;17:165–83.
<https://doi.org/10.1080/00222216.1985.11969628>.
- [52] Yavkin VG, Rudenko VP, Korol OD. The problems of geography and tourism management. Chernivtsi: Ruta; 2006.
- [53] Andrés-Abellán M, López-Serrano FR, Morote FAG, Cerro-Barja A Del. Assessment Of Trampling Simulation Impacts On Native Vegetation In Mediterranean Sclerophyllous Forest. *Environ Monit Assess* 2006;120:93–107. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-9051-2>.
- [54] Pescott OL, Stewart GB. Assessing the impact of human trampling on vegetation: a systematic review and meta-analysis of experimental evidence. *PeerJ* 2014;2:e360. <https://doi.org/10.7717/peerj.360>.
- [55] Kuznetsov VA, Ryzhova IM, Telesnina VM, Stoma G V. Quantitative assessment of the effect of recreation on vegetation, forest litter, and soil compactness in forest parks of Moscow. *Moscow Univ Soil Sci Bull*

- 2015;70:17–24. <https://doi.org/10.3103/S0147687415010032>.
- [56] Yorkina N V., Teluk P, Umerova A, Budakova VS, Zhaley OA, Ivanchenko KO, et al. Assessment of the recreational transformation of the grass cover of public green spaces. *Agrology* 2021;4:10–20.
- [57] Rüdissler J, Tasser E, Tappeiner U. Distance to nature - A new biodiversity relevant environmental indicator set at the landscape level. *Ecol Indic* 2012;15:208–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.027>.
- [58] Testi A, Bisceglie S, Guidotti S, Fanelli G. Detecting river environmental quality through plant and macroinvertebrate bioindicators in the Aniene River (Central Italy). *Aquat Ecol* 2009;43:477–86. <https://doi.org/10.1007/s10452-008-9205-8>.
- [59] Battisti C, Fanelli G, Mariani L, Capizzi D. Assessing disturbance-sensitivity and generalism in mammals: Corroborating a hump-shaped relationship using a hemerobiotic approach. *Ecol Indic* 2017;76:178–83. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.01.014>.
- [60] Pulev A, Sakelarieva L. Herpetofauna in the city of Blagoevgrad, southwestern Bulgaria. *Biodiscovery* 2013. <https://doi.org/10.7750/BioDiscovery.2013.7.3>.
- [61] Klausnitzer B. Faunistisch-ökologische Untersuchungen über die Laufkäfer (Col., Carabidae) des Stadtgebietes von Leipzig. *Entomol Nachr Ber* 1983;27:241–61.
- [62] Klausnitzer B, Richter K. Presence of an urban gradient demonstrated for carabid associations. *Oecologia* 1983;59:79–82. <https://doi.org/10.1007/BF00388077>.
- [63] Klausnitzer B. *Ökologie der Großstadtfauna* 1987.
- [64] Klausnitzer B. *Ökologie der Großstadtfauna* 1993.
- [65] Frank D, Klotz S. *Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR*. Halle-Wittenberg, Halle (Saale): Martin-Luther- Universität; 1990.
- [66] Рысин ЛП, Рысин СЛ. *Урболесоведение*. Москва: Товарищество научных изданий КМК; 2012.

- [67] Klötzli F, Peet R, Maarel E. The Journal of Vegetation Science: Volume 4. *J Veg Sci* 1993;4:1–4. <https://doi.org/10.1111/jvs.1993.4.issue-1>.
- [68] Mohanty M, Patra HK. Effect of Chelate-Assisted Hexavalent Chromium on Physiological Changes, Biochemical Alterations, and Chromium Bioavailability in Crop Plants—An In Vitro Phytoremediation Approach. *Bioremediat J* 2012;16:147–55. <https://doi.org/10.1080/10889868.2012.687414>.
- [69] Planchuelo G, von Der Lippe M, Kowarik I. Untangling the role of urban ecosystems as habitats for endangered plant species. *Landsc Urban Plan* 2019;189:320–34. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.05.007>.
- [70] Brown DG, Johnson KM, Loveland TR, Theobald DM. Rural land-use trends in the conterminous United States, 1950-2000. *Ecol Appl* 2005;15:1851–63. <https://doi.org/10.1890/03-5220>.
- [71] Seto KC, Güneralp B, Hutyra LR. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2012;109:16083–8. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211658109>.
- [72] Lian PK, Sodhi NS. Importance of reserves, fragments, and parks for butterfly conservation in a tropical urban landscape. *Ecol Appl* 2004;14:1695–708. <https://doi.org/10.1890/03-5269>.
- [73] Thompson GL, Kao-Kniffin J. Urban Grassland Management Implications for Soil C and N Dynamics: A Microbial Perspective. *Front Ecol Evol* 2019;7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00315>.
- [74] Lal R. Managing Urban soils for food security and adaptation to climate change. *Springer Geogr.*, Springer; 2019, p. 302–19. https://doi.org/10.1007/978-3-319-89602-1_35.
- [75] Shchepeleva AS, Vizirskaya MM, Vasenev VI, Vasenev II. Analysis of carbon stocks and fluxes of urban lawn ecosystems in moscow megapolis. *Springer Geogr.*, Springer; 2019, p. 80–8. https://doi.org/10.1007/978-3-319-89602-1_11.
- [76] White MA, Nemani RR, Thornton PE, Running SW. Satellite evidence of

- phenological differences between urbanized and rural areas of the eastern United States deciduous broadleaf forest. *Ecosystems* 2002;5:260–73. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0070-8>.
- [77] Carreiro MM, Tripler CE. Forest remnants along urban-rural gradients: Examining their potential for global change research. *Ecosystems* 2005;8:568–82. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0172-6>.
- [78] Coutts AM, White EC, Tapper NJ, Beringer J, Livesley SJ. Temperature and human thermal comfort effects of street trees across three contrasting street canyon environments. *Theor Appl Climatol* 2016;124:55–68. <https://doi.org/10.1007/s00704-015-1409-y>.
- [79] Gatto E, Buccolieri R, Aarrevaara E, Ippolito F, Emmanuel R, Perronace L, et al. Impact of Urban Vegetation on Outdoor Thermal Comfort: Comparison between a Mediterranean City (Lecce, Italy) and a Northern European City (Lahti, Finland). *Forests* 2020;11:228. <https://doi.org/10.3390/f11020228>.
- [80] Ma KM, Fu BJ, Liu SL, Guan WB, Liu GH, Lü YH, et al. Multiple-scale soil moisture distribution and its implications for ecosystem restoration in an arid River valley, China. *L Degrad Dev* 2004;15:75–85. <https://doi.org/10.1002/ldr.584>.
- [81] Freundorfer A, Rehberg I, Law BE, Thomas C. Forest wind regimes and their implications on cross-canopy coupling. *Agric For Meteorol* 2019;279:107696. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107696>.
- [82] Li X, Koh T, Panda J, Norford LK. Impact of urbanization patterns on the local climate of a tropical city, Singapore: An ensemble study. *J Geophys Res Atmos* 2016;121:4386–403. <https://doi.org/10.1002/2015JD024452>.
- [83] Jiao-jun Z, Zu-gen L, Xiu-fen L, Matsuzaki T, Gonda Y. Review: effects of wind on trees. *J For Res* 2004;15:153–60. <https://doi.org/10.1007/BF02856753>.
- [84] Kitada T, Okamura K, Tanaka S. Effects of Topography and Urbanization on Local Winds and Thermal Environment in the Nohbi Plain, Coastal Region of Central Japan: A Numerical Analysis by Mesoscale Meteorological Model

- with a $k - \epsilon$ Turbulence Model. *J Appl Meteorol* 1998;37:1026–46.
[https://doi.org/10.1175/1520-0450\(1998\)037<1026:EOTAUO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0450(1998)037<1026:EOTAUO>2.0.CO;2).
- [85] Rao P, Hutyra LR, Raciti SM, Templer PH. Atmospheric nitrogen inputs and losses along an urbanization gradient from Boston to Harvard Forest, MA. *Biogeochemistry* 2014;121:229–45. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9861-1>.
- [86] Arshad Z, Robaina M, Shahbaz M, Veloso AB. The effects of deforestation and urbanization on sustainable growth in Asian countries. *Environ Sci Pollut Res* 2020;27:10065–86. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-07507-7>.
- [87] Lüttge U, Buckeridge M. Trees: structure and function and the challenges of urbanization. *Trees* 2020. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01964-1>.
- [88] Suarez-Rubio M, Krenn R. Quantitative analysis of urbanization gradients: a comparative case study of two European cities. *J Urban Ecol* 2018;4. <https://doi.org/10.1093/jue/juy027>.
- [89] Brind'Amour A, Daniel B, Dray S, Legendre P. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach. *Ecol Appl* 2011;21:363–77. <https://doi.org/10.1890/09-2178.1>.
- [90] Olden JD, Jackson DA. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshw Biol* 2002;47:1976–95. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00945.x>.
- [91] Chen W, Olden JD. Evaluating transferability of flow–ecology relationships across space, time and taxonomy. *Freshw. Biol.*, vol. 63, Blackwell Publishing Ltd; 2018, p. 817–30. <https://doi.org/10.1111/fwb.13041>.
- [92] Baiser B, Olden JD, Record S, Lockwood JL, McKinney ML. Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proc R Soc B Biol Sci* 2012;279:4772–7. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1651>.
- [93] McGill BJ. A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature* 2003;422:881–5. <https://doi.org/10.1038/nature01583>.
- [94] Wolkovich EM, Cook BI, Allen JM, Crimmins TM, Betancourt JL, Travers

- SE, et al. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature* 2012;485:494–7.
<https://doi.org/10.1038/nature11014>.
- [95] McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, et al. Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol Lett* 2007;10:995–1015. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x>.
- [96] Davies TJ, Regetz J, Wolkovich EM, McGill BJ. Phylogenetically weighted regression: A method for modelling non-stationarity on evolutionary trees. *Glob Ecol Biogeogr* 2019;28:275–85. <https://doi.org/10.1111/geb.12841>.
- [97] Austen DJ, Bayley PB, Menzel BW. Importance of the Guild Concept to Fisheries Research and Management. *Fisheries* 1994;19:12–20.
[https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1994\)019<0012:IOTGCT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1994)019<0012:IOTGCT>2.0.CO;2).
- [98] Zuschin M, Stachowitsch M, Yunus S., Hamzah Z, Khalik, Ab Wood, Saat A, et al. Marine Gastropod and Bivalves of Sampadi Island, Lundu, Sarawak. *J Exp Mar Bio Ecol* 2010;87:203–10. <https://doi.org/10.1071/MF14244>.
- [99] Hardy OJ, Jost L. Interpreting and estimating measures of community phylogenetic structuring. *J Ecol* 2008;96:849–52.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01423.x>.
- [100] Mouillot D, Gaillard S, Aliaume C, Verlaque M, Belsher T, Troussellier M, et al. Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environments based on macrophyte communities. *Ecol Indic* 2005;5:1–17.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2004.04.004>.
- [101] Mouillot D, Spatharis S, Reizopoulou S, Laugier T, Sabetta L, Basset A, et al. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 2006;16:469–82. <https://doi.org/10.1002/aqc.769>.
- [102] Tonn WM, Magnuson JJ, Rask M, Toivonen J. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *Am Nat* 1990;136:345–75. <https://doi.org/10.1086/285102>.

- [103] McPherson EG, Nowak D, Heisler G, Grimmond S, Souch C, Grant R, et al. Quantifying urban forest structure, function, and value: the Chicago Urban Forest Climate Project. *Urban Ecosyst* 1997;1:49–61. <https://doi.org/10.1023/A:1014350822458>.
- [104] Lososová Z, Šmarda P, Chytrý M, Purschke O, Pyšek P, Sádlo J, et al. Phylogenetic structure of plant species pools reflects habitat age on the geological time scale. *J Veg Sci* 2015;26:1080–9. <https://doi.org/10.1111/jvs.12308>.
- [105] Zobel M. The relative role of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol Evol* 1997;12:266–9. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01096-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01096-3).
- [106] D. L. Miller
PMLRMHJRKPBMLHSBATRADKDFGAFJRGDBHPLADJO. Regional applications of an index of biotic integrity for use in water resource management. *Fisheries* 1988;13:12–20.
- [107] Angermeier P, Winston M. characterizing fish community diversity across virginia landscapes: prerequisite for conservation. *Biol Conserv* 1999. <https://doi.org/10.1890/1051-0761>.
- [108] Yorkina N V., Kunakh OM, Budakova VS. Ecological niche packing and spatial organisation of the urban park macrofauna community. *Agrology* 2019;2:209–218. <https://doi.org/doi:10.32819/019030>.
- [109] Santoul F, Cayrou J, Mastrorillo S, Céréghino R. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France. *J Fish Biol* 2005;66:301–14. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00579.x>.
- [110] Brind'Amour A, Mahévas S, Legendre P, Bellanger L. Application of Moran Eigenvector Maps (MEM) to irregular sampling designs. *Spat Stat* 2018;26:56–68. <https://doi.org/10.1016/j.spasta.2018.05.004>.
- [111] Brind'Amour A, Boisclair D, Legendre P, Borcard D. Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. *Limnol Oceanogr* 2005;50:465–79.

- <https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.2.0465>.
- [112] Dolédec S, Chessel D, Ter Braak CJF, Champely S. Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environ Ecol Stat* 1996;3:143–66. <https://doi.org/10.1007/BF02427859>.
- [113] Dray S, Pettorelli N, Chessel D. Matching data sets from two different spatial samples. *J Veg Sci* 2002;13:867–74. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02116.x>.
- [114] PR Peres-Neto PLSDDDB. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 2006;87:2614–25. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2614:vposdm\]2.0.co](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2614:vposdm]2.0.co).
- [115] Minden V, Andratschke S, Spalke J, Timmermann H, Kleyer M. Plant trait-environment relationships in salt marshes: Deviations from predictions by ecological concepts. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 2012;14:183–92. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.01.002>.
- [116] Thuiller W, Richardson DM, Rouget M, Procheş Ş, Wilson JRU. Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology* 2006;87:1755–69. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1755:IBESTA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1755:IBESTA]2.0.CO;2).
- [117] Loke DM. Electrical imaging surveys for environmental and engineering studies. *Cangkat Minden Lorong* 1999;6574525:63.
- [118] Caliński T, Harabasz J. A Dendrite Method For Cluster Analysis. *Commun Stat* 1974;3:1–27. <https://doi.org/10.1080/03610927408827101>.
- [119] Gilarov MS. Zoological methods of the soils diagnostic [Zoologicheskij metod diagnostiki pochv]. Moscow (in Russian): Nauka; 1965.
- [120] Zhukov A V., Kunah ON, Novikova VA, Ganzha DS. Фитоиндикационное оценивание катены сообществ почвенной мезофауны и их экоморфическая организация. *Biol Bull Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagog Univ* 2016;6:91–117. <https://doi.org/10.15421/201676>.
- [121] Yorkina N, Zhukov O, Chromysheva O. Potential possibilities of soil mesofauna usage for biodiagnostics of soil contamination by heavy metals.

- Ekol Bratislava 2019;38:1–10. <https://doi.org/10.2478/eko-2019-0001>.
- [122] Andrusevich KV, Zhukov AV, Kunah ON. Ecomorphic organisation of the mesopedobionts community as the basis of the anthropogenic soils zoological diagnostic. *J VNKarazin Kharkiv Natl Univ Biol* 2014;1126:89–97.
- [123] Zhukov O, Kunah O, Dubinina Y, Zhukova Y, Ganzha D. The effect of soil on spatial variation of the herbaceous layer modulated by overstorey in an Eastern European poplar-willow forest. *Ekol* 2019;38:253–72. <https://doi.org/10.2478/eko-2019-0020>.
- [124] Jalas J. Hemerobe und hemerochore Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch. *Acta Soc Flora Fauna Fenn* 1955;72:1–15.
- [125] Sukopp H. Der Einfluss des Menschen auf die Vegetation. *Veg Acta Geobot* 1969;17:360–71. <https://doi.org/10.1007/BF01965917>.
- [126] Kowarik I. Herbert Sukopp – an inspiring pioneer in the field of urban ecology. *Urban Ecosyst* 2020;23:1–11. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00983-7>.
- [127] Battisti C, Poeta G, Fanelli G. The disturbance regime. *Environ. Sci. Eng.* (Subseries Environ. Sci., Berlin, Heidelberg: Springer ; 2016, p. 31–46. https://doi.org/10.1007/978-3-319-32476-0_4.
- [128] Walz U, Stein C. Indicators of hemeroby for the monitoring of landscapes in Germany. *J Nat Conserv* 2014;22:279–89. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.01.007>.
- [129] Rebele F. Urban ecology and special features of urban ecosystems. *Glob Ecol Biogeogr Lett* 1994;4:173–87. <https://doi.org/10.2307/2997649>.
- [130] Montalvo J, Ruiz-Labrador E, Montoya-Bernabéu P, Acosta-Gallo B. Rural–urban gradients and human population dynamics. *Sustainability* 2019;11:3107. <https://doi.org/10.3390/su11113107>.
- [131] Shi G, Shan J, Ding L, Ye P, Li Y, Jiang N. Urban Road Network Expansion and Its Driving Variables: A Case Study of Nanjing City. *Int J Environ Res Public Health* 2019;16:2318. <https://doi.org/10.3390/ijerph16132318>.

- [132] Chen G, Li X, Liu X, Chen Y, Liang X, Leng J, et al. Global projections of future urban land expansion under shared socioeconomic pathways. *Nat Commun* 2020;11:1–12. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14386-x>.
- [133] Murata T, Kawai N. Degradation of the urban ecosystem function due to soil sealing: involvement in the heat island phenomenon and hydrologic cycle in the Tokyo metropolitan area. *Soil Sci Plant Nutr* 2018;64:145–55. <https://doi.org/10.1080/00380768.2018.1439342>.
- [134] Duh J-D, Shandas V, Chang H, George LA. Rates of urbanisation and the resiliency of air and water quality. *Sci Total Environ* 2008;400:238–56. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.05.002>.
- [135] Jia Z, Li S, Wang L. Assessment of soil heavy metals for eco-environment and human health in a rapidly urbanization area of the upper Yangtze Basin. *Sci Rep* 2018;8:1–14. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21569-6>.
- [136] Simon E, Puky M, Braun M, Tóthmérész B. Assessment of the effects of urbanization on trace elements of toe bones. *Environ Monit Assess* 2012;184:5749–54. <https://doi.org/10.1007/s10661-011-2378-y>.
- [137] Trammell TLE, Pataki DE, Pouyat R V., Groffman PM, Rosier C, Bettez N, et al. Urban soil carbon and nitrogen converge at a continental scale. *Ecol Monogr* 2019. <https://doi.org/10.1002/ecm.1401>.
- [138] Bettez ND, Groffman PM. Nitrogen deposition in and near an urban ecosystem. *Environ Sci Technol* 2013;47:6047–51. <https://doi.org/10.1021/es400664b>.
- [139] Martinez NG, Bettez ND, Groffman PM. Sources of Variation in Home Lawn Soil Nitrogen Dynamics. *J Environ Qual* 2014;43:2146–51. <https://doi.org/10.2134/jeq2014.03.0103>.
- [140] Decina SM, Templer PH, Hutyra LR. Atmospheric inputs of nitrogen, carbon, and phosphorus across. *Earth's Futur* 2018;6:134–48. <https://doi.org/10.1002/2017EF000653>.
- [141] Decina SM, Ponette-González AG, Rindy JE. Urban tree canopy effects on water quality via inputs to the urban ground surface. In: Levia D., Carlyle-

- Moses D., Iida S., Michalzik B., Nanko K., Tischer A., editors. *For. Interact. Ecol. Stud. (Analysis Synth. vol 240., Cham: Springer; 2020, p. 433–57.*
https://doi.org/10.1007/978-3-030-26086-6_18.
- [142] Simon E, Vidic A, Braun M, Fábíán I, Tóthmérész B. Trace element concentrations in soils along urbanization gradients in the city of Wien, Austria. *Environ Sci Pollut Res* 2013;20:917–24.
<https://doi.org/10.1007/s11356-012-1091-x>.
- [143] Simon E, Braun M, Vidic A, Bogyó D, Fábíán I, Tóthmérész B. Air pollution assessment based on elemental concentration of leaves tissue and foliage dust along an urbanization gradient in Vienna. *Environ Pollut* 2011;159:1229–33.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.01.034>.
- [144] Dorendorf J, Wilken A, Eschenbach A, Jensen K. Urban-induced changes in tree leaf litter accelerate decomposition. *Ecol Process* 2015;4.
<https://doi.org/10.1186/s13717-014-0026-5>.
- [145] Nemergut DR, Schmidt SSK, Fukami T, O’Neill SP, Bilinski TM, Stanish LF, et al. Soil Type Is the Primary Determinant of the Composition of the Total and Active Bacterial Communities in Arable Soils. *Soil Biol Biochem* 2014;8:1–8. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.3.1800>.
- [146] Melliger RL, Rusterholz HP, Baur B. Ecosystem functioning in cities: Combined effects of urbanisation and forest size on early-stage leaf litter decomposition of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Urban For Urban Green* 2017;28:88–96. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2017.10.009>.
- [147] McDonnell MJ, Pickett STA. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: An unexploited opportunity for ecology. *Ecology* 1990;71:1232–7. <https://doi.org/10.2307/1938259>.
- [148] McDonnell M, Pickett S, Groffman P, Bohlen P, Pouyat R, Zipperer W, et al. Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosyst* 1997;1:21–36. <https://doi.org/10.1023/A:1014359024275>.
- [149] Yorkina N, Budakova V. The hemeroby of soil macrofauna: spatial-ecological transformation of the community at the ecosystem level. *Agrology*

- 2020;3:104–21. <https://doi.org/10.32819/020014>.
- [150] Kowarik I. Some responses of flora and vegetation to urbanization in Central Europe. In: Sukopp H, Hejny S, Kowarik I., editors. *Plants plant communities urban Environ.*, The Hague: SPB Academic Publishing; 1990, p. 45–74.
- [151] Hill MO, Roy DB, Thompson K. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *J Appl Ecol* 2002;39:708–20. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00746.x>.
- [152] Steinhardt U, Herzog F, Lausch A, Miller E, Lehmann S. Hemeroby index for landscape monitoring and evaluation. In: Pykh YA, editor. *Environ. Indices – Syst. Anal. Approach*, Oxford: EOLSS Publishing; 1999, p. 237–254.
- [153] Fernández C, Acosta FJ, Abellá G, López F, Díaz M. Complex edge effect fields as additive processes in patches of ecological systems. *Ecol Modell* 2002;149:273–83. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00464-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00464-1).
- [154] Hill TCJ, Walsh KA, Harris JA, Moffett BF. Using ecological diversity measures with bacterial communities. *FEMS Microbiol Ecol* 2003;43:1–11. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(02\)00449-X](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(02)00449-X).
- [155] Schleupner C, Schneider UA. Allocation of European wetland restoration options for systematic conservation planning. *Land Use Policy* 2013;30:604–14. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2012.05.008>.
- [156] Fanelli G, Tescarollo P, Testi A. Ecological indicators applied to urban and suburban florae. *Ecol Indic* 2006;6:444–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.06.002>.
- [157] Battisti C, Fanelli G. Applying indicators of disturbance from plant ecology to vertebrates: The hemeroby of bird species. *Ecol Indic* 2016;61:799–805. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.032>.
- [158] Acosta A, Blasi C, Carranza ML, Ricotta C, Stanisci A. Quantifying ecological mosaic connectivity and hemeroby with a new topoecological index. *Phytocoenologia* 2003;33:623–31. <https://doi.org/10.1127/0340->

269X/2003/0033-0623.

- [159] Dennis RLH, Hodgson JG, Grenyer R, Shreeve TG, Roy DB. Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecol Entomol* 2004;29:12–26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2004.00572.x>.
- [160] Schleupner C, Link PM. Potential impacts on important bird habitats in Eiderstedt (Schleswig-Holstein) caused by agricultural land use changes. *Appl Geogr* 2008;28:237–47. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2008.04.001>.
- [161] Sousa WP. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annu Rev Ecol Syst* 1984;15:353–91. <https://doi.org/10.2307/2096953>.
- [162] Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, Mason NWH, Bellwood DR. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol Evol* 2013;28:167–77. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>.
- [163] Angermeier PL. The Natural Imperative for Biological Conservation. *Conserv Biol* 2000;14:373–81. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98362.x>.
- [164] Fehrenbach H, Grahl B, Giegrich J, Busch M. Hemeroby as an impact category indicator for the integration of land use into life cycle (impact) assessment. *Int J Life Cycle Assess* 2015;20:1511–27. <https://doi.org/10.1007/s11367-015-0955-y>.
- [165] Winter S. Forest naturalness assessment as a component of biodiversity monitoring and conservation management. *For An Int J For Res* 2012;85:293–304. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps004>.
- [166] Geri F, Amici V, Rocchini D. Human activity impact on the heterogeneity of a Mediterranean landscape. *Appl Geogr* 2010;30:370–9. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2009.10.006>.
- [167] Tian Y, Liu B, Hu Y, Xu Q, Qu M, Xu D. Spatio-temporal land-use changes and the response in landscape pattern to hemeroby in a resource-based city. *ISPRS Int J Geo-Information* 2020;9:20. <https://doi.org/10.3390/ijgi9010020>.
- [168] Wiens JA. *The Ecology of Bird Communities*, Vols. 1 and 2. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 1989.

- [169] Devictor V, Julliard R, Jiguet F. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 2008;117:507–14. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16215.x>.
- [170] Reif J, Marhoul P, Koptík J. Bird communities in habitats along a successional gradient: Divergent patterns of species richness, specialization and threat. *Basic Appl Ecol* 2013;14:423–31. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.05.007>.
- [171] Büchi L, Vuilleumier S. Coexistence of specialist and generalist species is shaped by dispersal and environmental factors. *Am Nat* 2014;183:612–24. <https://doi.org/10.1086/675756>.
- [172] Julliard R, Clavel J, Devictor V, Jiguet F, Couvet D. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol Lett* 2006;9:1237–44. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00977.x>.
- [173] Katayama N, Amano T, Naoe S, Yamakita T, Komatsu I, Takagawa S, et al. Landscape Heterogeneity–Biodiversity Relationship: Effect of Range Size. *PLoS One* 2014;9:e93359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093359>.
- [174] Pouyat R V., Carreiro MM. Controls on mass loss and nitrogen dynamics of oak leaf litter along an urban-rural land-use gradient. *Oecologia* 2003;135:288–98. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1190-y>.
- [175] Pouyat R V, Russell-Anem J, Yesilonis ID, Groffman PM. Soil Carbon in Urban Forest Ecosystems. In: Kimble JM, Lal R, Birdsey R, Heath LS, editors. *Potential U.S. For. soils to Sequester Carbon Mitigate Greenh. Eff.*, Boca Raton: CRC Press; 2003, p. 347–62. <https://doi.org/DOI:10.1201/9781420032277-21>.
- [176] Pouyat R V., Setälä H, Szlavecz K, Yesilonis ID, Cilliers S, Hornung E, et al. Introducing GLUSEEN: a new open access and experimental network in urban soil ecology. *J Urban Ecol* 2017;3:jux002. <https://doi.org/10.1093/JUE/JUX002>.
- [177] Hall SJ, Learned J, Ruddell B, Larson KL, Cavender-Bares J, Bettez N, et al. Convergence of microclimate in residential landscapes across diverse cities

- in the United States. *Landsc Ecol* 2016;31:101–17.
<https://doi.org/10.1007/s10980-015-0297-y>.
- [178] Epp Schmidt DJ, Pouyat R, Szlavecz K, Setälä H, Kotze DJ, Yesilonis I, et al. Urbanization erodes ectomycorrhizal fungal diversity and may cause microbial communities to converge. *Nat Ecol Evol* 2017;1.
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0123>.
- [179] Groffman PM, Avolio M, Cavender-Bares J, Bettez ND, Grove JM, Hall SJ, et al. Ecological homogenization of residential macrosystems. *Nat Ecol Evol* 2017;1:1–3. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0191>.
- [180] Epp Schmidt DJ, Kotze DJ, Hornung E, Setälä H, Yesilonis I, Szlavecz K, et al. Metagenomics Reveals Bacterial and Archaeal Adaptation to Urban Land-Use: N Catabolism, Methanogenesis, and Nutrient Acquisition. *Front Microbiol* 2019;10:2330. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02330>.
- [181] Schwartz MW, Thorne JH, Viers JH. Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biol Conserv* 2006;127:282–91.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.017>.
- [182] Smart SM, Thompson K, Marrs RH, Le Duc MG, Maskell LC, Firbank LG. Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proc R Soc B Biol Sci* 2006;273:2659–65.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3630>.
- [183] Aronson MFJ, La Sorte FA, Nilon CH, Katti M, Goddard MA, Lepczyk CA, et al. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proc R Soc B Biol Sci* 2014;281.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3330>.
- [184] van Rensburg BJ, Peacock DS, Robertson MP. Biotic homogenization and alien bird species along an urban gradient in South Africa. *Landsc Urban Plan* 2009;92:233–41. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.05.002>.
- [185] Olden JD, Poff NLR, McKinney ML. Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biol Conserv* 2006;127:261–71.

- <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.04.027>.
- [186] Knop E. Biotic homogenization of three insect groups due to urbanization. *Glob Chang Biol* 2016;22:228–36. <https://doi.org/10.1111/gcb.13091>.
- [187] Lizée MH, Mauffrey JF, Tatoni T, Deschamps-Cottin M. Monitoring urban environments on the basis of biological traits. *Ecol Indic* 2011;11:353–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.003>.
- [188] Zhirkov IA. *Bio-Geography, general and specialty*. Moscow: KMK Scientific Pres; 2017.
- [189] Ellenberg H. *Zeigerwerte der Gefisspflanzen Mitteleuropas*. 2nd ed. Göttingen: Scripta Geobotanica; 1979.
- [190] Ramenskiy LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. *Ecological evaluation of the fodder lands by vegetation cover*. Moscow: Sel'khozgiz; 1956.
- [191] Zhukov OV. Interpretation of the plants ceonomorphes from the South-East of Ukraine in terms of phyto-indicative scales. *Acta Biol Sib* 2018;57–69. <https://doi.org/https://doi.org/10.14258/abs.444877>.
- [192] Tsyganov DN. *Phytoindication of ecological factors in the subzone of mixed coniferous–broad–leafed forests*. Moscow: Nauka; 1982.
- [193] Mohanty M, Patra HK. Effect of Chelate-Assisted Hexavalent Chromium on Physiological Changes, Biochemical Alterations, and Chromium Bioavailability in Crop Plants—An In Vitro Phytoremediation Approach. *Bioremediat J* 2012;16:147–55. <https://doi.org/10.1080/10889868.2012.687414>.
- [194] Dahl F. Grundsätze und grundbegriffe der biozönotischen forschung. *Zool Anz* 1908;33:349–353.
- [195] Townsend CR, Hildrew AG. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshw Biol* 1994;31:265–75. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01740.x>.
- [196] Newson MD, Newson CL. *Geomorphology, ecology and river channel habitat: mesoscale approaches to basin-scale challenges*. *Prog Phys Geogr*

- Earth Environ 2000;24:195–217.
<https://doi.org/10.1177/030913330002400203>.
- [197] Möbius K. The Oyster bank is a biocönose, or a social community. In: Keller DR, Golley FB, editors. *Phylosophy Ecol. (From Sci. to Synth., Athens, Georgia, USA: University of Georgia Press; 2000, p. 111–4.*
- [198] Jowett IG. A method for objectively identifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. *New Zeal J Mar Freshw Res* 1993;27:241–8.
<https://doi.org/10.1080/00288330.1993.9516563>.
- [199] Padmore C. The role of physical biotopes in determining the conservation status and flow requirements of British rivers. *Aquat Ecosyst Heal Manag* 1998;1:25–35. [https://doi.org/10.1016/s1463-4988\(98\)00004-9](https://doi.org/10.1016/s1463-4988(98)00004-9).
- [200] Clifford NJ, Harmar OP, Harvey G, Petts GE. Physical habitat, eco-hydraulics and river design: a review and re-evaluation of some popular concepts and methods. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 2006;16:389–408. <https://doi.org/10.1002/aqc.736>.
- [201] Olenin S, Ducrotoy J-P. The concept of biotope in marine ecology and coastal management. *Mar Pollut Bull* 2006;53:20–9.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.01.003>.
- [202] Sørensen T. Some ecosystemtical characteristics determined by Raunkiær’s circling method. “To Des. Fundam. unit Ecol. plant Sociol. I Propos. term ecotope, viz. F. delimited as an object Investig. within a given Ecosyst. (Tansley),” Helsingfors: Nordiska (19. skandinaviska) naturforskarmöteti; 1936, p. 474–5.
- [203] Tansley AG. *The British Isles and their vegetation*. Cambridge: Cambridge University Press; 1939.
- [204] Voronov AG, Drozdov NN, Krivoluckij DA, Myalo EG. *Biogeography with Fundamentals of Ecology*. Moscow: Moscow State University Press; 2002.
- [205] Sukachev VN, Dylis N V. *The main concepts of the forest biogeocoonology*. Moscow: Nauka; 1964.
- [206] Sukachev VN. The idea of the development in phitocenology. *Sov Bot*

- 1942;1–3:5–17.
- [207] Sukachev VN. Major contemporary issues of the biocenology. *Biol Bull* 1965;26:249–60.
- [208] Hutchinson GE. The niche: an abstractly inhabited hypervolume. *The ecological theatre and the evolutionary play*. New Haven: Yale Univ. Press; 1965.
- [209] Zhou S, Zhang D. Neutral theory in community ecology. *Front Biol China* 2008;3:1–8. <https://doi.org/10.1007/s11515-008-0008-z>.
- [210] Doncaster CP. Ecological equivalence: A realistic assumption for niche theory as a testable alternative to neutral theory. *PLoS One* 2009;4. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007460>.
- [211] Etienne RS. A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecol Lett* 2005;8:253–60. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00717.x>.
- [212] Hubbell S. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* 2001.
- [213] Zhukov O V., Kunah OM, Dubinina YY, Novikova VO. The role of edaphic, vegetational and spatial factors in structuring soil animal communities in a floodplain forest of the Dnipro river. *Folia Oecologica* 2018;45:8–23. <https://doi.org/10.2478/foecol-2018-0002>.
- [214] Vysotsky GN. *Cover science*. Minsk, Leningrad: Main Botanical Garden; 1925.
- [215] Naveh Z, Lieberman AS. *Landscape Ecology: Theory and application*. 2nd ed. New York: Springer-Verlag; 1994.
- [216] Ramensky LG. *Introduction to Comprehensive Soil and Geobotanical Investigations of Land*. Moscow: Sel'khozgiz; 1938.
- [217] Докучаев ВВ. К учению о зоне природы. Горизонтальные и вертикальные почвенные зоны. In: *Полынов ВВ, editor. Избранные труды*, Москва: Изд-во АН СССР; 1949, p. 481–506.
- [218] Сукачѳв ВН. Идея развития в фитоценологии. *Советская Ботаника* 1942;1–3:5–17.
- [219] Сукачѳв ВН. Биogeоценология и фитоценология. Доклады АН СССР

1945;47:447–449.

- [220] Вернадский ВИ. Научная мысль как планетное явление. Москва: Наука; 1991.
- [221] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 1999;80:1455–74.
<https://doi.org/10.2307/176540>.
- [222] Gouhier TC, Guichard F. Synchrony: Quantifying variability in space and time. *Methods Ecol Evol* 2014;5:524–33. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12188>.
- [223] Kunah OM, Pakhomov OY, Zymarioieva AA, Demchuk NI, Skupskyi RM, Bezuhla LS, et al. Agroecological and agroecological aspects of spatial variation of rye (*Secale cereale*) yields within Polesia and the Forest-Steppe zone of Ukraine: The usage of geographically weighted principal components analysis. *Biosyst Divers* 2018;26:276–85.
<https://doi.org/10.15421/011842>.
- [224] Дылис НВ. Учение о биогеоценозе и его проблемы. Москва: Знание; 1975.
- [225] Bondarev DL, Kunah OM, Fedushko MP, Gubanov NL. The impact of temporal patterns of temperature and precipitation on silver Prussian carp (*Carassius gibelio*) spawning events. *Biosyst Divers* 2019;27:106–17.
<https://doi.org/10.15421/011915>.
- [226] Zhukov O V., Bondarev DL, Yermak YI, Fedushko MP. Effects of temperature patterns on the spawning phenology and niche overlap of fish assemblages in the water bodies of the Dnipro River basin. *Ecol Montenegrina* 2019;22:177–203.
- [227] Harrison PA, Berry PM, Simpson G, Haslett JR, Blicharska M, Bucur M, et al. Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. *Ecosyst Serv* 2014;9:191–203.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.05.006>.
- [228] Koshelev AI, Pakhomov OY, Kunakh OM, Koshelev VA, Fedushko MP.

- Temporal dynamic of the phylogenetic diversity of the bird community of agricultural lands in Ukrainian steppe drylands. *Biosyst Divers* 2020;28:34–40. <https://doi.org/10.15421/012006>.
- [229] Koshelev OI, Koshelev VO, Fedushko MP, Zhukov O V. Time turnover of species in bird communities: the role of landscape diversity and climate change. *Biosyst Divers* 2020;28:433–44. <https://doi.org/10.15421/012056>.
- [230] Высоцкий ГН. Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания и на окружающее пространство (Учение о лесной пертиненции). М.-Л.: Гослесбумиздат; 1950.
- [231] Грицан ЮІ. Екологічні основи перетворюючого впливу лісової рослинності на степове середовище. Дніпропетровськ: ДНУ; 2000.
- [232] Zhukov OV, Zadorozhna GO, Maslikova KP, Andrusevych KV, Lyadskaya IV. *Tehnosols Ecology*. Dnipro: Zhurfond; 2017.
- [233] Zhukov A V., Zadorozhnaya GA. Ecomorphic organisation of the soil body: geostatistical approach. *Stud Biol* 2015;9:119–28. <https://doi.org/10.30970/sbi.0903.423>.
- [234] Акимов МП. Биоценотическая рабочая схема жизненных форм – биоморф. *Науч Зап Днепропетр Госун–Та* 1948:61–64.
- [235] Tarasov VV. *Flora of Dnipropetrovsk and Zaporizhia regions*. Dnipropetrovsk: Lira (in Ukrainian); 2012.
- [236] Apostolov LG. *Pest entomofauna of the forest biocenosis of Central Dnieper*. Kyiv (in Russian): Vyshcha Shkola; 1981.
- [237] Barsov VA. Assessment of the current state of the Papilionoidea butterflies of the Dnieper-Orilsky Reserve. *Conserv Work* 2001;7:39–43.
- [238] Austin AT, Ballaré CL. Plant interactions with other organisms: molecules, ecology and evolution. *New Phytol* 2014;204:257–60. <https://doi.org/10.1111/nph.13062>.
- [239] Waller LP, Allen WJ, Barratt BIP, Condrón LM, França FM, Hunt JE, et al. Biotic interactions drive ecosystem responses to exotic plant invaders. *Science* (80-) 2020;368:967–72. <https://doi.org/10.1126/science.aba2225>.

- [240] Sylvain ZA, Wall DH. Linking soil biodiversity and vegetation: Implications for a changing planet. *Am J Bot* 2011;98:517–27. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000305>.
- [241] Williams VR. *Pedology*. Moscow: Selhozgiz; 1947.
- [242] Zhukov O V., Kovalenko D V., Kramarenko SS, Kramarenko AS. Analysis of the spatial distribution of the ecological niche of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Stylommatophora, Enidae) in technosols. *Biosyst Divers* 2019;27:62–8. <https://doi.org/10.15421/011910>.
- [243] Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat JP, Raus T, Čarni A, et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl Veg Sci* 2016;19:3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>.
- [244] Didukh Y, Kontar I, Boratynski A. Phytoindicating Comparison of Vegetation of the Polish Tatras, the Ukrainian Carpathians, and the Mountain Crimea. *Geobot. Stud.*, Springer; 2018, p. 185–210. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68738-4_9.
- [245] Didukh YP. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocenter; 2011.
- [246] Матвеев НМ. К МЕТОДОЛОГИИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ ДЛЯ ОЦЕНКИ ИХ БИОТОПОВ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ Н . М . Матвеев 2011;915:352–60.
- [247] Zhukov A V. Интерпретация ценоморф растений юго-востока Украины в терминах фитоиндикационных шкал. *Acta Biol Sib* 2018;4:57–70. <https://doi.org/10.14258/abs.444877>.
- [248] Maslikova KP. Ecomorphic structure of the soil macrofauna communities of technosols of the Nikopol Manganese Ore Basin. *Biosyst Divers* 2018;26:85–91. <https://doi.org/10.15421/011813>.
- [249] Zhukov O V., Kunah ON, Novikova VA. The functional organisation of the mesopedobionts community of sod pinewood soils on arena of the river

- Dnepr. Visnyk Dnipropetr Univ Biol Ecol 2016;24:26–39.
<https://doi.org/10.15421/011604>.
- [250] Matveev NM. The Basics of Steppe Forestry by Professor A.L. Belgard and their Modern Interpretation. Samara: Samara University; 2011.
- [251] Briones MJJ. The Serendipitous Value of Soil Fauna in Ecosystem Functioning: The Unexplained Explained. *Front Environ Sci* 2018;6.
<https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00149>.
- [252] Hättenschwiler S, Tiunov A V., Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 2005;36:191–218.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932>.
- [253] Sayer EJ. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biol Rev Camb Philos Soc* 2006;81:1–31. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006846>.
- [254] Akimov MP. Biocoenosis working scheme of life forms biomorphes. *Sci Reports Dnipropetr State Univ* 1948;1.
- [255] Akimov MP. Biomorphological method of studying of biocoenosis. *Bull Nat Soc* 1954;LIX:27–36.
- [256] Zhukov O V. The ecomorphic matrices of the forest soil mesofauna of the steppe Pridneprovie: thesis for the degree of Doctor of Biology in the specialty 03.00.16 – ecology. Dnepropetrovsk. Oles Honchar Dnipro National University, 2011.
- [257] Gritsan YI, Kunakh OM, Fedushko MP, Babchenko A V., Sirovatko VO, Zhukov O V., et al. Albedo of the soil cover as a factor of the temporal dynamics of readily available soil moisture in the technosols of the Nikopol manganese ore basin. *Agrology* 2019;2:161–9.
<https://doi.org/10.32819/019024>.
- [258] Gritsan YI, Kunakh OM, Dubinina JJ, Kotsun VI, Tkalich YI. The catena aspect of the landscape diversity of the «Dnipro-Orilsky» natural reserve. *J Geol Geogr Geoecology* 2019;28:417–31. <https://doi.org/10.15421/111939>.

- [259] Maltseva IA, Maltsev YI, Solonenko AN. Soil algae of the oak groves of the steppe zone of Ukraine. *Int J Algae* 2017;19:215–26.
<https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v19.i3.20>.
- [260] Maltsev Y, Maltseva I. The influence of forest-forming tree species on diversity and spatial distribution of algae in forest litter. *Folia Oecologica* 2018;45:72–81. <https://doi.org/10.2478/foecol-2018-0008>.
- [261] Maltsev YI, Maltseva IA, Solonenko AN, Bren AG. Use of soil biota in the assessment of the ecological potential of urban soils. *Biosyst Divers* 2017;25:257–62. <https://doi.org/10.15421/011739>.
- [262] Shcherbyna V V., Maltseva IA, Maltsev YI, Solonenko AN. Post-pyrogenic changes in vegetation cover and biological soil crust in steppe ecosystems. *Regul Mech Biosyst* 2017;8:633–8. <https://doi.org/10.15421/021797>.
- [263] Maltseva IA, Maltsev YI. Diversity of cyanobacteria and algae in dependence to forest-forming tree species and properties rocks of dump. *Int J Environ Sci Technol* 2020. <https://doi.org/10.1007/s13762-020-02868-w>.
- [264] Kunakh OM, Fedyay IO. Are Heteroptera communities able to be bioindicators of urban environments? *Biosyst Divers* 2020;28:195–202. <https://doi.org/10.15421/012025>.
- [265] Fedyay IO. Taxonomy, ecology and bionomy of terrestrial hemipterans (Hemiptera, Heteroptera) of metropolis urban coenoses – Qualification scientific paper as a manuscript. Thesis for a Doctor of Philosophy Degree, Speciality 091 – «Biology». H.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Kharkiv, 2020.
- [266] Meurer K, Barron J, Chenu C, Coucheney E, Fielding M, Hallett P, et al. A framework for modelling soil structure dynamics induced by biological activity. *Glob Chang Biol* 2020;26:5382–403.
<https://doi.org/10.1111/gcb.15289>.
- [267] Yakovenko V, Zhukov O. Zoogenic structure aggregation in steppe and forest soils. In: Dmytruk Y, Dent D, editors. *Soils under Stress*, Cham: Springer International Publishing; 2021, p. 111–27.

- https://doi.org/10.1007/978-3-030-68394-8_12.
- [268] Yakovenko VM, Dubinina JJ, Zhukova YO. Spatial heterogeneity of the physical properties of the soil in the floodplain of the small river. *Agrology* 2019;2:219–228. <https://doi.org/10.32819/019031>.
- [269] Moore JC, Berlow EL, Coleman DC, De Suiter PC, Dong Q, Hastings A, et al. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol Lett* 2004;7:584–600. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x>.
- [270] Kotroczó Z, Juhos K, Biró B, Kocsis T, Pabar SA, Varga C, et al. Effect of Detritus Manipulation on Different Organic Matter Decompositions in Temperate Deciduous Forest Soils. *Forests* 2020;11:675. <https://doi.org/10.3390/f11060675>.
- [271] Medvedev V V. Time and spatial heterogenization of soil ploughed up. *Gruntoznavstvo* 2013;14:5–22.
- [272] Zhukov O V., Kunah ON, Novikova VA. The functional organisation of the mesopedobionts community of sod pinewood soils on arena of the river Dnepr. *Biosyst Divers* 2016;24:26–39. <https://doi.org/10.15421/011604>.
- [273] Maslikova KP. Ecomorphic structure of the soil macrofauna communities of technosols of the Nikopol Manganese Ore Basin. *Biosyst Divers* 2018;26:85–91. <https://doi.org/10.15421/011813>.
- [274] Razumovsky OS. Adaptacionizm and behavioural science in the context of the problems of evolution and meaning of life activity. *Polignozis* 2003;2.
- [275] Tsvetkova NN. Peculiarities of the organic–mineral substances and microelements in forest biogeocenosis of the steppe Ukraine. Dnipro: Dnipro National University Press; 1992.
- [276] McBrayer JF, Reichle DE. Trophic Structure and Feeding Rates of Forest Soil Invertebrate Populations. *Oikos* 1971;22:381. <https://doi.org/10.2307/3543862>.
- [277] Vsevolodova-Perel TS, Sizemskaya ML, Kolesnikov A V. Changes in the species composition and trophic structure of soil macrofauna upon establishment of forest plantations in the Caspian semidesert. *Biol Bull*

- 2011;38:1050–5. <https://doi.org/10.1134/S1062359011100189>.
- [278] Scharenbroch BC, Lloyd JE, Johnson-Maynard JL. Distinguishing urban soils with physical, chemical, and biological properties. *Pedobiologia (Jena)* 2005;49:283–96. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.12.002>.
- [279] Sofo A, Mininni AN, Ricciuti P. Soil Macrofauna: A key Factor for Increasing Soil Fertility and Promoting Sustainable Soil Use in Fruit Orchard Agrosystems. *Agronomy* 2020;10:456. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040456>.
- [280] Szyszko-Podgórska K, Kondras M, Dymitryszyn I, Matracka A, Cimoch M, Żyfka-Zagrodzińska E. Influence of soil macrofauna on soil organic carbon content. *Environ Prot Nat Resour* 2018;29:20–5. <https://doi.org/10.2478/oszn-2018-0018>.
- [281] Ayuke FO. Soil macrofauna functional groups and their effects on soil structure, as related to agricultural management practices across agroecological zones of Sub-Saharan Africa. Wageningen University, Wageningen, NL, 2010.
- [282] Chen C, Ejack L, Chénier MR, Whalen JK. Earthworm functional groups are related to denitrifier activity in riparian soils. *Pedosphere* 2021;31:413–22. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(20\)60084-4](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60084-4).
- [283] Huang W, González G, Zou X. Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis. *Appl Soil Ecol* 2020;150:103473. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103473>.
- [284] Zhukov A V. Hygromorphs of soil animals and their diagnostic value for the identification of hygrotopes. *Probl Ecol Nat Conserv Technog Reg* 2006;6:113–130.
- [285] Kristan W. Control of Locomotion in Annelids. In: Byrne JH, editor. *Oxford Handb. Invertebr. Neurobiol.*, Oxford University Press; 2019, p. 450–70. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780190456757.013.22>.
- [286] Kuroda S, Kunita I, Tanaka Y, Ishiguro A, Kobayashi R, Nakagaki T.

Common mechanics of mode switching in locomotion of limbless and legged animals. *J R Soc Interface* 2014;11:20140205.

<https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0205>.

- [287] Gilarov MS. Features of soil as a environment and its significance in the evolution of insects. Moscow-Leningrad: USSR Academy of Sciences Press; 1949.
- [288] Yakovenko VM, Zhukov O V. Zoogenic aspect of the aggregate structure forming of the steppe and forest soils 2018.
- [289] Pokarzhevskiy AD, Gongalskiy KB, Zajtsev AS, Savin FA. Spatial ecology of soil animals. Moscow: KMK Scientific Press; 2007.
- [290] Gongalsky KB. Wildfires and soil fauna. Moscow: KMK Scientific Press Ltd; 2014.
- [291] Smagin A V., Khakimova GM, Khineeva DA, Sadovnikova NB. Gravity factor of the formation of the field and capillary water capacities in soils and artificial layered soil-like bodies. *Eurasian Soil Sci* 2008;41:1189–97.
<https://doi.org/10.1134/S1064229308110070>.
- [292] Mirzak O V. Experience of the investigation of the great industrials centers of the steppe zone of the Ukraine (city Dnipropetrovsk as example). *Gruntosnavstvo* 2001;1:87–92.
- [293] Kabar AN. Biological and ecological features of soil cover in Botanical garden of Dnepropetrovsk State University (formation, development, sustainable use). Doctoral dissertation. DNU, 2003.
- [294] Medvedev V V. Soil penetration resistance and penetrographs in studies of tillage technologies. *Eurasian Soil Sci* 2009;42:299–309.
<https://doi.org/10.1134/S1064229309030077>.
- [295] Jorge L, Cantero MC. Influencia del systemo laboreo y del barbecho sobre la dinámica del agua en el suelo y el crecimiento del sistema radicular en condiciones de secano semiarido. *PVCF Prod Veg i Ciència For* 2000;PhD:117.
- [296] Bengough AG, Mullins CE. Mechanical impedance to root growth: a review

- of experimental techniques and root growth responses. *J Soil Sci* 1990;41:341–58. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1990.tb00070.x>.
- [297] Tekin Y, Kul B, Okursoy R. Sensing and 3D mapping of soil compaction. *Sensors* 2008;8:3447–59. <https://doi.org/10.3390/s8053447>.
- [298] Reichert J, Silva V da. Soil moisture, penetration resistance, and least limiting water range for three soil management systems and black beans yield. *13th Int Soil Conserv Organ Conf* 2004:2–5.
- [299] Medvedev V V. Continuity and discreteness of soils for fields: applied consequences for agriculture. *Fundam Appl Soil Sci* 2015;16:11–25. <https://doi.org/10.15421/041502>.
- [300] Wirthner S. The role of wild boar (*Sus scrofa* L.) rooting in forest ecosystems in Switzerland 2011:103.
- [301] Villagra-Mendoza K, Horn R. Effect of biochar addition on hydraulic functions of two textural soils. *Geoderma* 2018;326:88–95. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.03.021>.
- [302] Carrizo ME, Alesso CA, Cosentino D, Imhoff S. Aggregation agents and structural stability in soils with different texture and organic carbon contents. *Sci Agric* 2015;72:75–82. <https://doi.org/10.1590/0103-9016-2014-0026>.
- [303] Zhang C, Zhou X, Jiang J, Wei Y, Ma J, Hallett PD. Root moisture content influence on root tensile tests of herbaceous plants. *Catena* 2019;172:140–7. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.08.012>.
- [304] Medvedev V V., Cybulko WG. Soil criteria for assessing the maximum permissible ground pressure of agricultural vehicles on Chernozem soils. *Soil Tillage Res* 1995;36:153–64. [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(95\)00501-3](https://doi.org/10.1016/0167-1987(95)00501-3).
- [305] Dray S, Dufour AB. The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *J Stat Softw* 2007;22:1–20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>.
- [306] R Core Team. A Language and Environment for Statistical Computing. R A Lang Environ Stat Comput R Found Stat Comput Vienna, Austria URL <https://www.R-project.org/> 2020;2:<https://www.R-project.org>.

- [307] Sun Y, Mobasher A. Utilizing crowdsourced data for studies of cycling and air pollution exposure: A case study using strava data. *Int J Environ Res Public Health* 2017;14. <https://doi.org/10.3390/ijerph14030274>.
- [308] Schmelz R, Collado R. A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Soil Org* 2010;82:1–176.
- [309] Kunakh OM, Zhukov O V., Pakhomov OE. Morphology of earthworms. Dnipropetrovsk: Dryga; 2010.
- [310] Shekhovtsov SV, Derzhinsky YA, Poluboyarova TV, Golovanova EV, Peltek SE. Phylogeography and genetic lineages of *Aporrectodea rosea* (Lumbricidae, Annelida). *Eur J Soil Biol* 2020;99:103191. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103191>.
- [311] Mezhgerin SV, Garbar AV, Vlasenko RP, Onischuk IP, Kotsyuba IY, Zhalai EI. Evolutionary paradox of parthenogenetic earthworms. Kyiv: Naukova Dumka; 2018.
- [312] Vlasenko RP, Mezhzherin S, Garbar A, Kotsyuba IY. Polyploid races, genetic structure and morphological features of earthworm *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826) (Oligochaeta, Lumbricidae) in Ukraine. *Comp Cytogenet* 2011;5:91–103. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v5i2.968>.
- [313] Mezhzherin SV, Chayka YY, Popov VV, Vlasenko RP, Zhalay OI, Harbar OV. Geographical parthenogenesis of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) species communities in the situation of open landscapes in Ukraine. *Reports Natl Acad Sci Ukr* 2021:108–14. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2021.02.108>.
- [314] Fernández R, Almodóvar A, Novo M, Gutiérrez M, Díaz Cosín DJ. A vagrant clone in a peregrine species: Phylogeography, high clonal diversity and geographical distribution in the earthworm *Aporrectodea trapezoides* (Dugès, 1828). *Soil Biol Biochem* 2011;43:2085–93. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.06.007>.
- [315] Fernández R, Bergmann P, Almodóvar A, Cosín DJD, Heethoff M. Ultrastructural and molecular insights into three populations of *Aporrectodea*

- trapezoides (Dugés, 1828) (Oligochaeta, Lumbricidae) with different reproductive modes. *Pedobiologia* (Jena) 2011;54:281–90.
<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2011.04.003>.
- [316] Shepeleva OA, Kodolova OP, Zhukovskaia EA, Striganova BR. Genetic diversity of populations of the earthworm *Lumbricus rubellus* (Hoffm.) (Oligochaeta, Lumbricidae). *Izv Akad Nauk Seriia Biol* 2008;35:196–204.
- [317] Chevrizov BP. The fauna of hayflies (Opiliones) of the western regions of the European part of the USSR. *Entomol Rev* 1979;LXIII:426–30.
- [318] Zhukov O V., Prokopenko O V. Spiders of East Ukraine Dataset ID #3974. UkrBIN Ukr Biodivers Inf Netw [Public Proj Web Appl UkrBIN, Database Biodivers Inf 2019. <http://www.ukrbin.com> (accessed September 13, 2018).
- [319] Bonato L, Minelli A, Spuis V. Geophilomorph Centipedes of Latvia (Chilopoda, Geophilomorpha). *Latv Entomol* 2005;42:5–17.
- [320] Puchkov A V., Brygadyrenko V V., Nikolenko NY. Ecological-faunistic analysis of ground beetles and tiger beetles (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae) of metropolises of Ukraine. *Biosyst Divers* 2020;28:163–74.
<https://doi.org/10.15421/012022>.
- [321] Puchkov A V., Brygadyrenko V V., Faly LI, Komaromi NA. Staphylinids (Coleoptera, Staphylinidae) of Ukrainian metropolises. *Biosyst Divers* 2020;28:41–7. <https://doi.org/10.15421/012007>.
- [322] Nartshuk EP. The character of soldier fly distribution (Diptera, Stratiomyidae) in Eastern Europe. *Entomol Rev* 2009;89:46–55.
<https://doi.org/10.1134/S0013873809010072>.
- [323] Andreeva R V. Morphology and taxonomy of larvae of the gadfly group *Tabanus bromius* (Tabanidae). *Parasitology* 1985;XIX:128–32.
- [324] Bouché MB. Stratégies lombriciennes. In: Lohm U, Persson T, editors. *Soil Org. as Components Ecosyst., NFR: Stockholm, Sweden: Ecology Bulletin*; 1977, p. 122–32.
- [325] Lavelle C. Burrowing activity of *Aporrectodea rosea*. *Pedobiologia* (Jena) 1998;42:97–101.

- [326] Decaëns T, Dutoit T, Alard D, Lavelle P. Factors influencing soil macrofaunal communities in post-pastoral successions of western France. *Appl Soil Ecol* 1998;9:361–7. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00090-0](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00090-0).
- [327] Aira M, Monroy F, Domínguez J. Ageing effects on nitrogen dynamics and enzyme activities in casts of *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae). *Pedobiologia (Jena)* 2005;49:467–73. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.07.003>.
- [328] Klok C, Faber J, Heijmans G, Bodt J, van der Hout A. Influence of clay content and acidity of soil on development of the earthworm *Lumbricus rubellus* and its population level consequences. *Biol Fertil Soils* 2007;43:549–56. <https://doi.org/10.1007/s00374-006-0135-0>.
- [329] Zenkova IV. Diversity of earthworms and ecology of the dominating species *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 in the northern taiga podzols of the Murmansk region. *Zool Middle East* 2010;51:141–9. <https://doi.org/10.1080/09397140.2010.10638467>.
- [330] Faly LI, Kolombar TM, Prokopenko E V., Pakhomov OY, Brygadyrenko V V. Structure of litter macrofauna communities in poplar plantations in an urban ecosystem in Ukraine. *Biosyst Divers* 2017;25:29–38. <https://doi.org/10.15421/011705>.
- [331] Faly LI, Brygadyrenko V V. Influence of the herbaceous layer and litter depth on the spatial distribution of litter macrofauna in a forest plantation. *Biosyst Divers* 2018;26:46–51. <https://doi.org/10.15421/011807>.
- [332] Brygadyrenko V V. Effect of canopy density on litter invertebrate community structure in pine forests. *Ekológia (Bratislava)* 2016;35:90–102. <https://doi.org/10.1515/eko-2016-0007>.
- [333] Babchenko AV. Dynamics of invertebrates of the ecosystems formed on the Nikopol manganese ore basin technosols. Thesis for a Candidate Degree in Biological Sciences in specialty 03.00.16 – Ecology, Dnipro. Ukrainian state university of Chemical Technology, 2021.

- [334] Zhukov O, Kunah O, Fedushko M, Babchenko A, Umerova A. Temporal aspect of the terrestrial invertebrate response to moisture dynamic in technosols formed after reclamation at a post-mining site in Ukrainian steppe drylands. *Ekológia (Bratislava)* 2021;40:178–88. <https://doi.org/10.2478/eko-2021-0020>.
- [335] Prokopenko E V., Zhukov O V. Evaluation of the population structure of spiders *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802) of an urbanized area by means of geometric morphometry. *Bull Moscow Soc Nat Biol Ser* 2011;116:31–40.
- [336] Wytwer J, Golovatch SI, Penev L. Variation in millipede (Diplopoda) assemblages in oak woodlands of the Eastern European Plain. *Soil Org* 2009;81:791–813.
- [337] Striganova BR. The family Cantharidae, Soldier beetle. In: Gilyarov MS, editor. *Keys to insect larvae inhabiting soil*, Moscow: Nauka; 1964, p. 347–55.
- [338] Sumarokov AM. *Restoration of biotic potential of biogeocenoses under reduction of pesticide loads*. Donetsk: Weber Publishing House; 2009.
- [339] Medvedev SI. *Larvae of white grubs (Scarabaeidae)*. Moscow: Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR; 1952.
- [340] Topchiev AG. Some data on the distribution of soil invertebrates in the Ratsinsky forest area of the Nikolaev region. *Proc. Biol. Fac. Dnepropetr. State Univ., Dnipropetrovsk*: 1960, p. 3–13.
- [341] Faly LI. Investigation of feeding peculiarities of *Philonthus decorus* (Coleoptera: Staphylinidae) in laboratory conditions. *Biosyst Divers* 2005;14:199–204. <https://doi.org/10.15421/010639>.
- [342] Hövemeyer K. Die Dipterengemeinschaft eines Buchenwaldes auf Kalkstein: Production an Imagines, Abundanz und räumliche Verteilung insbesondere der Larven. *Pedobiologia (Jena)* 1984;26:1–15.
- [343] Edwards FW, Oldroyd H, Smart J. *British blood-sucking flies*. London: British Museum (Nat. Hist.); 1939.
- [344] Gural-Sverlova N V., Gural RI. Vy`znachny`k nazemny`x molyuskiv

- Ukrayiny` [Identification book of the terrestrial molluscs of Ukraine]. Lviv (in Ukrainian): State Museum of Natural History; 2012.
- [345] Wäreborn I, Wareborn I. Environmental Factors Influencing the Distribution of Land Molluscs of an Oligotrophic Area in Southern Sweden. *Oikos* 1970;21:285. <https://doi.org/10.2307/3543685>.
- [346] Němec T, Líznarová E, Birkhofer K, Horsák M. Stable isotope analysis suggests low trophic niche partitioning among co-occurring land snail species in a floodplain forest. *J Zool* 2021;313:297–306. <https://doi.org/10.1111/jzo.12859>.
- [347] Sverlova N, Martynov V, Martynov A. Towards the investigation of the land mollusc fauna (Gastropoda, Pulmonata) of the south-east part of Ukraine. *Proc State Nat Hist Museum* 2006;22:35–46.
- [348] Kuźnik-Kowalska E. Life cycle of *Discus ruderratus* (Férussac, 1821) (Gastropoda: Pulmonata: Endodontidae). *Folia Malacol* 2009;14:35–46. <https://doi.org/10.12657/folmal.014.005>.
- [349] Bullock SD, Lawson SR. Examining the potential effects of management actions on visitor experiences on the summit of Cadillac Mountain, Acadia National Park. *Hum Ecol Rev* 2007;14:140–56.
- [350] Budakova VS, Yorkina N V., Telyuk PM, Umerova AK, Kunakh OM, Zhukov O V. Impact of recreational transformation of soil physical properties on micromolluscs in an urban park. *Biosyst Divers* 2021;29:78–87. <https://doi.org/10.15421/012111>.
- [351] Zhao Q, Tang HH, Gao CJ, Wei YH. Evaluation of urban forest landscape health: A case study of the nanguo peach garden, China. *IForest* 2020;13:175–84. <https://doi.org/10.3832/ifor3206-013>.
- [352] Klimkina I., Kharytonov M. & ZO V. Trend analysis of water-soluble salts vertical migration in technogenic edaphotops of reclaimed mine dumps in western donbass (Ukraine). *Environ Res Eng Manag* 2018;74:82–93. <https://doi.org/10.5755/j01.arem.74.2.19940>.
- [353] Zhukov O V., Kunah OM, Dubinina YY. Sensitivity and resistance of

- communities: Evaluation on the example of the influence of edaphic, vegetation and spatial factors on soil macrofauna. *Biosyst Divers* 2017;25. <https://doi.org/10.15421/011750>.
- [354] Kunah OM, Zelenko Y V., Fedushko MP, Babchenko A V., Sirovatko VO, Zhukov O V. The temporal dynamics of readily available soil moisture for plants in the technosols of the Nikopol Manganese Ore Basin. *Biosyst Divers* 2019;27:156–62. <https://doi.org/10.15421/011921>.
- [355] Yorkina N, Maslikova K, Kunah O, Zhukov O. Analysis of the spatial organization of *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) ecological niche in Technosols (Nikopol manganese ore basin, Ukraine). *Ecol Montenegrina* 2018;17:29–45.
- [356] Zhukov O, Kunah O, Dubinina Y, Novikova V. The role of edaphic and vegetation factors in structuring beta diversity of the soil macrofauna community of the Dnipro river arena terrace. *Ekológia (Bratislava)* 2018;37:301–327. <https://doi.org/DOI:10.2478/eko-2018-0023>.
- [357] Zhukov O V., Kunah OM, Dubinina YY, Fedushko MP, Kotsun VI, Zhukova YO, et al. Tree canopy affects soil macrofauna spatial patterns on broad- And meso-scale levels in an Eastern European poplar-willow forest in the floodplain of the River Dnipro. *Folia Oecologica* 2019;46:101–14. <https://doi.org/10.2478/foecol-2019-0013>.
- [358] Zhukov O, Kunah O, Dubinina Y, Novikova V. The role of edaphic, vegetational and spatial factors in structuring soil animal communities in a floodplain forest of the Dnipro river. *Folia Oecologica* 2018;45:8–23. <https://doi.org/doi:10.2478/foecol-2018-0002>.
- [359] Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, Lavergne S, Rebelo T. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 2004;85:1688–99. <https://doi.org/10.1890/03-0148>.
- [360] Saccò M, Blyth AJ, Humphreys WF, Karasiewicz S, Meredith KT, Laini A, et al. Stygofaunal community trends along varied rainfall conditions:

- Deciphering ecological niche dynamics of a shallow calcrete in Western Australia. *Ecohydrology* 2020;13. <https://doi.org/10.1002/eco.2150>.
- [361] Ter Braak CJ, Cormont A, Dray S. in the fourth-corner problem R eports. *Ecology* 2012;93:1525–6. https://doi.org/10.1007/7089_2008_18.
- [362] Smagin A V., Azovtseva NA, Smagina M V., Stepanov AL, Myagkova AD, Kurbatova AS. Criteria and methods to assess the ecological status of soils in relation to the landscaping of urban territories. *Eurasian Soil Sci* 2006;39:539–51. <https://doi.org/10.1134/S1064229306050115>.
- [363] Dyderski MK, Tyborski J, Jagodziński AM. The utility of ancient forest indicator species in urban environments: A case study from Poznań, Poland. *Urban For Urban Green* 2017;27:76–83. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2017.06.016>.
- [364] Rejmánek M. Vascular plant extinctions in California: A critical assessment. *Divers Distrib* 2018;24:129–36. <https://doi.org/10.1111/ddi.12665>.
- [365] Melnychuk S, Trochymenko G. Floristic richness and taxonomic analysis of the flora of the national park “biloberezhzhya svyatoslava.” *Sci Biol Sci* 2017;2:24–9. <https://doi.org/10.15587/2519-8025.2017.99760>.
- [366] Edmondson JL, Stott I, Davies ZG, Gaston KJ, Leake JR. Soil surface temperatures reveal moderation of the urban heat island effect by trees and shrubs. *Sci Rep* 2016;6. <https://doi.org/10.1038/srep33708>.
- [367] Tosso F, Doucet JL, Daïnou K, Fayolle A, Hambuckers A, Doumenge C, et al. Highlighting convergent evolution in morphological traits in response to climatic gradient in African tropical tree species: The case of genus *Guibourtia* Benn. *Ecol Evol* 2019;9:13114–26. <https://doi.org/10.1002/ece3.5740>.
- [368] Steinauer K, Zytynska S, Weisser WW, Eisenhauer N. Changes in plant community structure and soil biota along soil nitrate gradients in two deciduous forests. *Pedobiologia (Jena)* 2014;57:139–45. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2014.01.007>.
- [369] Simon A, Katzensteiner K, Gratzner G. Drivers of forest regeneration patterns

- in drought prone mixed-species forests in the Northern Calcareous Alps. *For Ecol Manage* 2019;453. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117589>.
- [370] Gossner MM. Light intensity affects spatial distribution of Heteroptera in deciduous forests. *Eur J Entomol* 2009;106:241–52. <https://doi.org/10.14411/eje.2009.032>.
- [371] Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, et al. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* (80-) 1999;283:554–7. <https://doi.org/10.1126/science.283.5401.554>.
- [372] Wirth R, Herz H, Ryel RJ, Beyschlag W, Hölldobler B. *Forest Light Regimes*, 2003, p. 61–9. https://doi.org/10.1007/978-3-662-05259-4_5.
- [373] Liang L, Schwartz M, Fei S. Examining spring phenology of forest understory using digital photography 2011.
- [374] Škvareninová J, Tuhárska M, Škvarenina J, Babálová D, Slobodníková L, Slobodník B, et al. Effects of light pollution on tree phenology in the urban environment. *Morav Geogr Reports* 2017;25:282–90. <https://doi.org/10.1515/mgr-2017-0024>.
- [375] Canham CD, Denslow JS, Platt WJ, Runkle JR, Spies TA, White PS. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can J For Res* 1990;20:620–31. <https://doi.org/10.1139/x90-084>.
- [376] Kunakh OM, Lisovets OI, Yorkina N V., Zhukova YO. Phytoindication assessment of the effect of reconstruction on the light regime of an urban park. *Biosyst Divers* 2021;29:84–93. <https://doi.org/10.15421/012135>.
- [377] Bécel C, Vercambre G, Pagès L. Soil penetration resistance, a suitable soil property to account for variations in root elongation and branching. *Plant Soil* 2012;353:169–80. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1020-7>.
- [378] Young GD, Adams BA, Topp GC. A portable data collection system for simultaneous cone penetrometer force and volumetric soil water content measurements. *Can. J. Soil Sci.*, vol. 80, Agricultural Institute of Canada; 2000, p. 23–31. <https://doi.org/10.4141/S99-025>.

- [379] Bennie ATP, du Burger RT. Penetration resistance of fine sandy apedal soils as affected by relative bulk density, water content and texture. *South African J Plant Soil* 1988;5:5–10. <https://doi.org/10.1080/02571862.1988.10634239>.
- [380] Bennie ATP, Krynauw GN. Causes, adverse effects and control of soil compaction. *South African J Plant Soil* 1985;2:109–14. <https://doi.org/10.1080/02571862.1985.10634148>.
- [381] Quiroga AR, Buschiazzi DE, Peinemann N. Soil compaction is related to management practices in the semi-arid Argentine pampas. *Soil Tillage Res* 1999;52:21–8. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(99\)00049-5](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(99)00049-5).
- [382] Arriaga FJ, Lowery B, Raper R. Soil penetrometers and penetrability. *Encycl. Earth Sci. Ser.*, vol. Part 4, Springer Netherlands; 2011, p. 757–60. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3585-1_207.
- [383] Laboski CAM, Dowdy RH, Allmaras RR, Lamb JA. Soil strength and water content influences on corn root distribution in a sandy soil. *Plant Soil* 1998;203:239–47. <https://doi.org/10.1023/A:1004391104778>.
- [384] Bayhan Y, Kayisoglu B, Gonulol E. Effect of soil compaction on sunflower growth. *Soil Tillage Res* 2002;68:31–8. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(02\)00078-8](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(02)00078-8).
- [385] Bolenius E, Rogstrand G, Arvidsson J. On-the-go measurements of soil penetration resistance on a Swedish Eutric Cambisol. *Int. Soil Tillage Res. Organ. 17 th Trienn. Conf.*, Kiel. Germany: 2006, p. 867–70.
- [386] Медведев ВВ. Неоднородности почв и точное земледелие. Часть 1. Введение в проблему. Харьков: «Изд. 13 типография»; 2007.
- [387] Godefroid S, Koedam N. How important are large vs. small forest remnants for the conservation of the woodland flora in an urban context? *Glob Ecol Biogeogr* 2003;12:287–98. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00035.x>.
- [388] Godefroid S, Koedam N. Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biol Conserv* 2004;119:207–17. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.009>.

- [389] Grimes DW, Miller RT, Schweers VN, Smith RB, Willey PL. Soil Strength Modification of Root Development and Soil Water Extraction. *Calif Agric* 1972;26:12–4.
- [390] D'avello T, Yoas K, Beaudette D. *Spatial Data for Soil Mapping*. 2003.
- [391] Montagu KD, Conroy JP, Atwell BJ. The position of localized soil compaction determines root and subsequent shoot growth responses. *J Exp Bot* 2001;52:2127–33. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.364.2127>.
- [392] Vanags C, Minasny B, Mcbratney A. The dynamic penetrometer for assessment of soil mechanical resistance 2004.
- [393] Godefroid S, Koedam N. Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biol Conserv* 2004;119:207–17. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.009>.
- [394] Langmaack M, Schrader S, Rapp-Bernhardt U, Kotzke K. Soil structure rehabilitation of arable soil degraded by compaction. *Geoderma* 2002;105:141–52. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00097-0](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00097-0).
- [395] Kumssa DB, Van Aarde RJ, Wassenaar TD. The regeneration of soil microarthropod assemblages in a rehabilitating coastal dune forest at Richards Bay, South Africa. *Afr J Ecol* 2004;42:346–54. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2004.00537.x>.
- [396] Brown K, Gilkes R. Before and after : the make-up of native and disturbed mine soil materials . *World* 2010:33–6.
- [397] Бондарева ВЮ. Твердость дерново-подзолистой почвы при различной обработке. *ВестнМГУ Сер Почвоведение* 1982;2:21–7.
- [398] Salire E V., Hammel JE, Hardcastle JH. Compression of intact subsoils under short-duration loading. *Soil Tillage Res* 1994;31:235–48. [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(94\)90083-3](https://doi.org/10.1016/0167-1987(94)90083-3).
- [399] Hammel JE. Long-Term Tillage and Crop Rotation Effects on Bulk Density and Soil Impedance in Northern Idaho. *Soil Sci Soc Am J* 1989;53:1515–9. <https://doi.org/10.2136/sssaj1989.03615995005300050036x>.
- [400] Nimmo JR. Aggregation - Physical Aspects. *Encycl Soils Environ*

- 2004;4:28–35. <https://doi.org/10.1016/B0-12-348530-4/00532-4>.
- [401] Unger PW, Kaspar TC. Soil compaction and root Growth: A review. *Agron J* 1994;86:759–66.
<https://doi.org/10.2134/agronj1994.00021962008600050004x>.
- [402] Reinert DJ, Suzuki LEAS, Reichert JM. Interrelation of mechanical and physical soil properties of six south brazilian soils under no-tillage 2003.
- [403] Sujetovienė G, Baranauskienė T. Miesto parko lankytojų poveikis dirvožemio savybėms ir augalijai centrinėje Lietuvoje. *Environ Res Eng Manag* 2016;72:51–8. <https://doi.org/10.5755/j01.arem.72.3.14486>.
- [404] Kunakh OM, Yorkina N V., Zhukov O V., Turovtseva NM, Bredikhina YL, Logvina-Byk TA. Recreation and terrain effect on the spatial variation of the apparent soil electrical conductivity in an urban park. *Biosyst Divers* 2020;28:3–8. <https://doi.org/10.15421/012001>.
- [405] Sujetovienė G, Žaltauskaitė J, Dagiliūtė R. Biodiversity in Lithuania: achievements, challenges and policy. *Int J Environ Sustain Dev* 2019;18:45. <https://doi.org/10.1504/IJESD.2019.098640>.
- [406] Amrein D, Rusterholz H, Baur B. Disturbance of suburban *Fagus* forests by recreational activities: Effects on soil characteristics, above-ground vegetation and seed bank. *Appl Veg Sci* 2005;8:175–82.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2005.tb00643.x>.
- [407] Cakir M, Makineci E, Kumbasli M. Comparative study on soil properties in a picnic and undisturbed area of Belgrad Forest, Istanbul. *J Environ Biol* n.d.;31:125–8.
- [408] Zuazo VH., Pleguezuelo CRR. Soil-erosion and runoff prevention by plant covers. A review. *Agron Sustain Dev* 2008;28:65–86.
<https://doi.org/10.1051/agro:2007062>.
- [409] Farrior C. Species invasions and the relationships between species diversity, community saturation, and ecosystem functioning. *PennScience* 2005;3:30–4.
- [410] Lipiec J, Hajnos M, Świeboda R. Estimating effects of compaction on pore

- size distribution of soil aggregates by mercury porosimeter. *Geoderma* 2012;179–180:20–7. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.02.014>.
- [411] Correa J, Postma JA, Watt M, Wojciechowski T. Soil compaction and the architectural plasticity of root systems. *J Exp Bot* 2019;70:6019–34. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz383>.
- [412] Cambi M, Certini G, Neri F, Marchi E. The impact of heavy traffic on forest soils: A review. *For Ecol Manage* 2015;338:124–38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.022>.
- [413] Solgi A, Naghdi R, Labelle ER, Zenner EK. The effects of using soil protective mats of varying compositions and amounts on the intensity of soil disturbances caused by machine traffic. *Int J For Eng* 2018;29:199–207. <https://doi.org/10.1080/14942119.2018.1527174>.
- [414] Lambers H, Bultynck L, Zhu Y-G. Marschner reviews: A new initiative in delivering cutting-edge science in soil–plant interactions. *Plant Soil* 2007;300:1–7. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9259-8>.
- [415] Kuss FR, Morgan JM. A first alternative for estimating the physical carrying capacities of natural areas for recreation. *Environ Manage* 1986;10:255–62. <https://doi.org/10.1007/BF01867363>.
- [416] Yang J-L, Zhang G-L. Water infiltration in urban soils and its effects on the quantity and quality of runoff. *J Soils Sediments* 2011;11:751–61. <https://doi.org/10.1007/s11368-011-0356-1>.
- [417] Lomeling D, Lasu DM. Spatial Patterns of Penetration Resistance and Soil Moisture Distribution in a Sandy Loam Soil (Eutric leptosol). *Int J Soil Sci* 2015;10:130–41. <https://doi.org/10.3923/ijss.2015.130.141>.
- [418] Jones M-F, Arp P. Analyzing and Projecting Soil Moisture and Cone Penetrability Variations in Forest Soils. *Open J For* 2019;09:109–42. <https://doi.org/10.4236/ojf.2019.92005>.
- [419] Zhukov O V., Kunah OM, Dubinina YY, Fedushko MP, Kotsun VI, Zhukova YO, et al. Tree canopy affects soil macrofauna spatial patterns on broad- And meso-scale levels in an Eastern European poplar-willow forest in the

- floodplain of the River Dnipro. *Folia Oecologica* 2019;46:101–114.
<https://doi.org/10.2478/foecol-2019-0013>.
- [420] Józefowska A, Woźnica K, Sokołowska J, Sochan A, Zaleski T, Ryżak M, et al. Stability of aggregates made by earthworms in soils with organic additives. *Agronomy* 2021;11:421.
<https://doi.org/10.3390/agronomy11030421>.
- [421] Shipitalo MJ, Le Bayon RC. Quantifying the effects of earthworms on soil aggregation and porosity. *Earthworm Ecol Second Ed* 2004:183–200.
<https://doi.org/10.1201/9781420039719>.
- [422] Sánchez-de León Y, Lugo-Pérez J, Wise DH, Jastrow JD, González-Meler MA. Aggregate formation and carbon sequestration by earthworms in soil from a temperate forest exposed to elevated atmospheric CO₂: A microcosm experiment. *Soil Biol Biochem* 2014;68:223–30.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.09.023>.
- [423] Manna M., Jha S, Ghosh P., Acharya C. Comparative efficacy of three epigeic earthworms under different deciduous forest litters decomposition. *Bioresour Technol* 2003;88:197–206. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(02\)00318-8](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(02)00318-8).
- [424] Kunakh OM, Yorkina N V., Budakova VS, Zhukova YO. An ecomorphic approach to assessing the biodiversity of soil macrofauna communities in urban parks. *Agrology* 2021;4:114–130. <https://doi.org/10.32819/021015>.
- [425] Ermakov A, Vorobeichik E. Soil macrofauna of forest ecosystems in a large industrial city. *Euroasian Entomol J* 2013;12:519–28.
- [426] Zhukov O, Yorkina N, Budakova V, Kunakh O. Terrain and tree stand effect on the spatial variation of the soil penetration resistance in Urban Park. *Int J Environ Stud* 2021:1–17. <https://doi.org/10.1080/00207233.2021.1932368>.
- [427] Vidal A, Watteau F, Remusat L, Mueller CW, Nguyen Tu T-T, Buegger F, et al. Earthworm cast formation and development: A shift from plant litter to mineral associated organic matter. *Front Environ Sci* 2019;7.
<https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00055>.

- [428] Fahey TJ, Yavitt JB, Sherman RE, Maerz JC, Groffman PM, Fisk MC, et al. Earthworm effects on the incorporation of litter C and N into soil organic matter in a sugar maple forest. *Ecol Appl* 2013;23:1185–201. <https://doi.org/10.1890/12-1760.1>.
- [429] Andriuzzi WS, Pulleman MM, Schmidt O, Faber JH, Brussaard L. Anecic earthworms (*Lumbricus terrestris*) alleviate negative effects of extreme rainfall events on soil and plants in field mesocosms. *Plant Soil* 2015;397:103–13. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2604-4>.
- [430] Wen S, Shao M, Wang J. Earthworm burrowing activity and its effects on soil hydraulic properties under different soil moisture conditions from the Loess Plateau, China. *Sustainability* 2020;12:9303. <https://doi.org/10.3390/su12219303>.
- [431] Ruiz SA, Or D. Biomechanical limits to soil penetration by earthworms: direct measurements of hydroskeletal pressures and peristaltic motions. *J R Soc Interface* 2018;15:20180127. <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0127>.
- [432] Vasenev VI, Smagin A V., Ananyeva ND, Ivashchenko K V., Gavrilenko EG, Prokofeva T V., et al. Urban soil's functions: Monitoring, assessment, and management. *Adapt. Soil Manag. From Theory to Pract.*, Springer Singapore; 2017, p. 359–409. https://doi.org/10.1007/978-981-10-3638-5_18.
- [433] Smagin A V. Experimental estimation of the energy parameters of molecular interactions in soils. *Colloid J* 2008;70:473–7. <https://doi.org/10.1134/S1061933X0804011X>.
- [434] Karpachevsky LO. Ecological soil science [Jekologicheskije pochvovoedenie]. Moscow (in Russian): GEOS; 2005.
- [435] Potapenko O V. Assessment of phytocoenonical diversity of electrical substations territories. *Acta Biol Sib* 2018;4:6. <https://doi.org/10.14258/abs.v4i3.4365>.
- [436] Potapenko O, Kunah OM, Fedushko MP. The effect of technological oil spill in soil within electrical generation substations, analysed by ecological regime in the context of relief properties. *Biosyst Divers* 2019;27:43–50.

- <https://doi.org/10.15421/011907>.
- [437] Zhukov O, Maslikova K. The dependence of the technosols models functional properties from the primary stratigraphy designs. *J Geol Geogr Geocology* 2018;27:399–407. <https://doi.org/10.15421/111864>.
- [438] Cho GC, Lee JS, Santamarina JC. Spatial variability in soils: High resolution assessment with electrical needle probe. *J Geotech Geoenvironmental Eng* 2004;130:843–50. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)1090-0241\(2004\)130:8\(843\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)1090-0241(2004)130:8(843)).
- [439] Godefroid S, Koedam N. Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biol Conserv* 2004;119:207–17. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.009>.
- [440] Belgard AL. *Steppe forestry [Stepnoe lesovedenie]*. Moscow (in Russian): Forestry industry; 1971.
- [441] Byrne L, Bruns M. The Effects of Lawn Management on Soil Microarthropods. *J Agric Urban Entomol* 2004;21:151–6.
- [442] Rochefort S, Therrien F, Shetlar DJ, Brodeur J. Species diversity and seasonal abundance of Collembola in turfgrass ecosystems of North America. *Pedobiologia (Jena)* 2006;50:61–8. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.10.007>.
- [443] Schrader S, Böning M. Soil formation on green roofs and its contribution to urban biodiversity with emphasis on Collembolans. *Pedobiologia (Jena)* 2006;50:347–56. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.06.003>.
- [444] Byrne LB, Bruns MA, Kim KC. Ecosystem properties of urban land covers at the aboveground-belowground interface. *Ecosystems* 2008;11:1065–77. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9179-3>.
- [445] Joimel S, Schwartz C, Hedde M, Kiyota S, Krogh PH, Nahmani J, et al. Urban and industrial land uses have a higher soil biological quality than expected from physicochemical quality. *Sci Total Environ* 2017;584–585:614–21. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.01.086>.
- [446] Bray N, Wickings K. The roles of invertebrates in the urban soil microbiome.

- Front Ecol Evol 2019;7:359. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00359>.
- [447] Jones EL, Leather SR. Invertebrates in urban areas: A review. *Eur J Entomol* 2012;109:463–78. <https://doi.org/10.14411/eje.2012.060>.
- [448] McIntyre NE, Knowles-Yáñez K, Hope D. Urban ecology as an interdisciplinary field: differences in the use of “urban” between the social and natural sciences. *Urban Ecosyst* 2000;4:5–24. <https://doi.org/10.1023/A:1009540018553>.
- [449] Pavao-Zuckerman MA, Coleman DC. Urbanization alters the functional composition, but not taxonomic diversity, of the soil nematode community. *Appl Soil Ecol* 2007;35:329–39. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.07.008>.
- [450] Collins J, Kinzig A, Grimm N, Fagan WF, Hope D, Wu J, et al. A new urban ecology. *Am Sci* 2000;88:416–25.
- [451] Vergnes A, Viol I Le, Clergeau P. Green corridors in urban landscapes affect the arthropod communities of domestic gardens. *Biol Conserv* 2012;145:171–8. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.002>.
- [452] Nahmani J, Lavelle P. Effects of heavy metal pollution on soil macrofauna in a grassland of Northern France. *Eur J Soil Biol* 2002;38:297–300. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01169-X](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01169-X).
- [453] Santorufu L, Van Gestel CAM, Rocco A, Maisto G. Soil invertebrates as bioindicators of urban soil quality. *Environ Pollut* 2012;161:57–63. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.09.042>.
- [454] Pey B, Nahmani J, Auclerc A, Capowiez Y, Cluzeau D, Cortet JÔ, et al. Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic Appl Ecol* 2014;15:194–206. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007>.
- [455] Pouyat R V., Yesilonis ID, Dombos M, Szlavecz K, Setälä H, Cilliers S, et al. A global comparison of surface soil characteristics across five cities: A test of the urban ecosystem convergence hypothesis. *Soil Sci* 2015;180:136–45. <https://doi.org/10.1097/SS.000000000000125>.
- [456] Pouyat R V., Szlavecz K, Yesilonis ID, Wong CP, Murawski L, Marra P, et

- al. Multi-scale assessment of metal contamination in residential soil and soil fauna: A case study in the Baltimore-Washington metropolitan region, USA. *Landsc Urban Plan* 2015;142:7–17.
<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2015.05.001>.
- [457] Peck DC. Comparative impacts of white grub (Coleoptera: Scarabaeidae) control products on the abundance of non-target soil-active arthropods in turfgrass. *Pedobiologia (Jena)* 2009;52:287–99.
<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2008.10.003>.
- [458] Gan H, Wickings K. Soil ecological responses to pest management in golf turf vary with management intensity, pesticide identity, and application program. *Agric Ecosyst Environ* 2017;246:66–77.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.014>.
- [459] Smetak KM, Johnson-Maynard JL, Lloyd JE. Earthworm population density and diversity in different-aged urban systems. *Appl Soil Ecol* 2007;37:161–8.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.06.004>.
- [460] Joimel S, Cortet J, Jolivet CC, Saby NPA, Chenot ED, Branchu P, et al. Physico-chemical characteristics of topsoil for contrasted forest, agricultural, urban and industrial land uses in France. *Sci Total Environ* 2016;545–546:40–7. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.035>.
- [461] Salminen J, van Gestel CAM, Oksanen J. Pollution-induced community tolerance and functional redundancy in a decomposer food web in metal-stressed soil. *Environ Toxicol Chem* 2001;20:2287–95.
<https://doi.org/10.1002/etc.5620201022>.
- [462] Paoletti MG. Using bioindicators based on biodiversity to assess landscape sustainability. *Agric Ecosyst Environ* 1999;74:1–18.
[https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00027-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00027-4).
- [463] Paoletti MG, Hassall M. Woodlice (Isopoda: Oniscidea): Their potential for assessing sustainability and use as bioindicators. *Agric Ecosyst Environ* 1999;74:157–65. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00035-3](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00035-3).
- [464] Paoletti MG. The role of earthworms for assessment of sustainability and as

- bioindicators. *Agric Ecosyst Environ* 1999;74:137–55.
[https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00034-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00034-1).
- [465] Paoletti M, Bressan M. Soil invertebrates as bioindicators of human disturbance. *CRC Crit Rev Plant Sci* 1996;15:21–62.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1080/07352689609701935>.
- [466] Paoletti MG, Osler GHR, Kinnear A, Black DG, Thomson LJ, Tsitsilas A, et al. Detritivores as indicators of landscape stress and soil degradation. *Aust J Exp Agric* 2007;47:412. <https://doi.org/10.1071/EA05297>.
- [467] Tóth Z, Szlavecz K, Epp Schmidt DJ, Hornung E, Setälä H, Yesilonis ID, et al. Earthworm assemblages in urban habitats across biogeographical regions. *Appl Soil Ecol* 2020;151. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103530>.
- [468] Ehlers W. Observations on earthworm channels and infiltration on tilled and untilled loess soil. *Soil Sci* 1975;119:242–9.
<https://doi.org/10.1097/00010694-197503000-00010>.
- [469] Bouché MB, Al-Addan F. Earthworms, water infiltration and soil stability: Some new assessments. *Soil Biol Biochem* 1997;29:441–52.
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00272-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00272-6).
- [470] Capowiez Y, Sammartino S, Michel E. Burrow systems of endogeic earthworms: Effects of earthworm abundance and consequences for soil water infiltration. *Pedobiologia (Jena)* 2014;57:303–9.
<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2014.04.001>.
- [471] Capowiez Y, Bottinelli N, Jouquet P. Quantitative estimates of burrow construction and destruction, by anecic and endogeic earthworms in repacked soil cores. *Appl Soil Ecol* 2014;74:46–50.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.09.009>.
- [472] Griffiths B, Faber J, Bloem J. Applying soil health indicators to encourage sustainable soil use: The transition from scientific study to practical application. *Sustainability* 2018;10:3021.
<https://doi.org/10.3390/su10093021>.
- [473] Tuf IH, Tufova J. Proposal of ecological classification of centipede,

- millipede and terrestrial isopod faunas for evaluation of habitat quality in Czech Republic. *Časopis Slezského Zemského Muzea Série A, Vědy Přírodní* 2008;57:37–44.
- [474] Borges PAV, Aguiar C, Amaral J, Amorim IR, André G, Arraiol A, et al. Ranking protected areas in the Azores using standardised sampling of soil epigeal arthropods. *Biodivers Conserv* 2005;14:2029–60.
<https://doi.org/10.1007/s10531-004-4283-y>.
- [475] Tóth Z, Hornung E. Taxonomic and functional response of Millipedes (Diplopoda) to urban soil disturbance in a metropolitan area. *Insects* 2019;11:25. <https://doi.org/10.3390/insects11010025>.
- [476] Bogyó D, Magura T, Simon E, Tóthmérész B. Millipede (Diplopoda) assemblages alter drastically by urbanisation. *Landsc Urban Plan* 2015;133:118–26. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.09.014>.
- [477] Nagy DD, Magura T, Horváth R, Debnár Z, Tóthmérész B. Arthropod assemblages and functional responses along an urbanization gradient: A trait-based multi-taxa approach. *Urban For Urban Green* 2018;30:157–68.
<https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.01.002>.
- [478] Souty-Grosset C, Badenhauer I, Reynolds JD, Morel A. Investigations on the potential of woodlice as bioindicators of grassland habitat quality. *Eur. J. Soil Biol.*, vol. 41, Elsevier Masson; 2005, p. 109–16.
<https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2005.09.009>.
- [479] Niemelä J. Ecology and urban planning. *Biodivers Conserv* 1999;8:119–31.
<https://doi.org/10.1023/A:1008817325994>.
- [480] Niemelä J, Kotze DJ, Venn S, Penev L, Stoyanov I, Spence J, et al. Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: An international comparison. *Landsc Ecol* 2002;17:387–401.
<https://doi.org/10.1023/A:1021270121630>.
- [481] Niemelä J, Kotze DJ. Carabid beetle assemblages along urban to rural gradients: A review. *Landsc Urban Plan* 2009;92:65–71.
<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.05.016>.

- [482] Magura T, Nagy D, Tóthmérész B. Rove beetles respond heterogeneously to urbanization. *J Insect Conserv* 2013;17:715–24.
<https://doi.org/10.1007/s10841-013-9555-y>.
- [483] Magura T, Lövei GL, Tóthmérész B. Does urbanization decrease diversity in ground beetle (Carabidae) assemblages? *Glob Ecol Biogeogr* 2010;19:16–26.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00499.x>.
- [484] Deichsel R. Species change in an urban setting-ground and rove beetles (Coleoptera: Carabidae and Staphylinidae) in Berlin. *Urban Ecosyst* 2006;9:161–78. <https://doi.org/10.1007/s11252-006-8588-3>.
- [485] Niemelä J, Kotze J, Ashworth A, Brandmayr P, Desender K, New T, et al. The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: A global network. *J Insect Conserv* 2000;4:3–9.
<https://doi.org/10.1023/A:1009655127440>.
- [486] Kunakh ON, Kramarenko SS, Zhukov A V., Kramarenko AS, Yorkina N V. Fitting competing models and evaluation of model parameters of the abundance distribution of the land snail *Vallonia pulchella* (Pulmonata, Valloniidae). *Regul Mech Biosyst* 2018;9:198–202.
<https://doi.org/10.15421/021829>.
- [487] Kunakh O, Kovalenko D. Fitting Competing Models of the Population Abundance Distribution: Land Snails from Nikopol Manganese Ore Basin Technosols. *Ekol Bratislava* 2019;38:367–81. <https://doi.org/10.2478/eko-2019-0027>.
- [488] Zhukov O, Kunah O, Dubinina Y, Novikova V. The role of edaphic and vegetation factors in structuring beta diversity of the soil macrofauna community of the Dnipro river arena terrace. *Ekol Bratislava* 2018;37:301–27. <https://doi.org/10.2478/eko-2018-0023>.
- [489] Gongalsky KB. The spatial distribution of large soil invertebrates on burned areas in xerophilous ecosystems of the Black Sea coast of the Caucasus. *Arid Ecosyst* 2011;1:260–6. <https://doi.org/10.1134/S2079096111040068>.
- [490] Pakhomov AE, Kunakh OM, Zhukov AV, Baliuk YA. Spatial organisation of

- an ecological niche of the urbozem mesofauna. *Visnyk Dnipropetr Univ Biol Ecol* 2013;21:51–57.
- [491] Hutchinson GE. Concluding Remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 1957;22:415–27. <https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039>.
- [492] Hutchinson GE. The Paradox of the Plankton. *Am Nat* 1961;95:137–45. <https://doi.org/10.1086/282171>.
- [493] Bengough AG, Bransby MF, Hans J, McKenna SJ, Roberts TJ, Valentine TA. Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. *J Exp Bot* 2006;57:437–47. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj003>.
- [494] Grzesiak MT. Impact of soil compaction on root architecture, leaf water status, gas exchange and growth of maize and triticale seedlings. *Plant Root* 2009;3:10–6. <https://doi.org/10.3117/plantroot.3.10>.
- [495] Kunakh ON, Kramarenko SS, Zhukov A V., Zadorozhnaya GA, Kramarenko AS. Intra-population spatial structure of the land snail *Vallonia pulchella* (Müller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata; Valloniidae). *Ruthenica* 2018;28:91–9.
- [496] Sarah P, Zhevelev HM, Oz A. Urban park soil and vegetation: Effects of natural and anthropogenic factors. *Pedosphere* 2015;25:392–404. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(15\)30007-2](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(15)30007-2).

ДОДАТОК 1

Таблиця Д.1. Екоморфи ґрунтової макрофауни

Вид	Цено-морфа	Трофо-морфа	Топо-морфа	Гігро-морфа	Трофоцено-морфа	Форо-морфа	Аеро-морфа	Карбонато-морфа
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	Pr	SF	End	Ms	OlgTr	B4	APhil	HemiCarPhil
<i>Lumbricidae sp.</i>	Sil	SF	End	Ms	UMgTr	B4	APhil	CarPhil
<i>Lumbricus rubellus</i>	Pr	SF	Ep	Hg	MsTr	B4	HAPhob	ACarPhil
<i>Octolasion lacteum</i>	Sil	SF	End	Ms	MsTr	B4	APhil	HiperCarPhil
<i>Dendrobaena nassonovi</i>	St	SF	Anec	Ks	UMgTr	B4	SAPhil	CarPhil
<i>Aporrectodea rosea</i>	St	SF	End	Ms	MsTr	B4	SAPhil	CarPhil
<i>Enchytraeus sp. 1</i>	Pr	SF	End	Hg	MgTr	A1	SAPhil	CarPhil
<i>Zacheus lupatus</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	MgTr	A3	APhil	CarPhil
<i>Pardosa lugubris</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	MsTr	A2	SAPhil	ACarPhil
<i>Armadillidium vulgare</i>	Sil	SF	Ep	Ms	MgTr	A3	APhil	CarPhil
<i>Trachelipus rathkii</i>	Pal	SF	Ep	Hg	MgTr	A3	HAPhob	CarPhil
<i>Malthodes marginatus</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	MsTr	A2	SAPhil	ACarPhil
<i>Amara aulica</i>	Pr	FF	Ep	Ms	MgTr	A2	APhil	HCarPhil

<i>Brachinus crepitans</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	MgTr	A1	APhil	HCarPhil
<i>Calathus fuscipes</i>	St	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A2	APhil	HCarPhil
<i>Calathus melanocephalus</i>	St	ZF	Ep	Ks	MgTr	A2	APhil	HCarPhil
<i>Harpalus affinis</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A2	APhil	HCarPhil
<i>Harpalus rufipes</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	MsTr	A3	SAPhil	CarPhil
<i>Ophonus azureus</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	MgTr	A2	APhil	CarPhil
<i>Zabrus spinipes</i>	St	FF	Ep	Ks	UMgTr	A3	APhil	HCarPhil
<i>Bembidion properans</i>	St	ZF	Ep	Ms	MsTr	A1	APhil	CarPhil
<i>Harpalus distinguendus</i>	St	ZF	Ep	Ms	UMgTr	A3	APhil	HCarPhil
<i>Poecilus versicolor</i>	Pr	ZF	Ep	Ms	MgTr	A1	SAPhil	CarPhil
<i>Carabidae sp. (larv.)</i>	Sil	ZF	End	Ms	MgTr	B5	APhil	CarPhil
<i>Carinatodorcadion carinatum</i>	St	FF	End	Ks	UMgTr	B4	SAPhil	HCarPhil
<i>Cetonia aurata</i>	Sil	SF	End	Ms	UMgTr	B7	SAPhil	CarPhil
<i>Otiorhynchus raucus</i>	Sil	FF	End	Ks	MgTr	B7	HAPhob	CarPhil
<i>Dermestes lanarius</i>	St	SF	Ep	Ks	MgTr	A1	APhil	CarPhil
<i>Agriotes sputator</i>	St	FF	End	Ks	UMgTr	B5	APhil	CarPhil
<i>Silpha carinata</i>	Pal	SF	Ep	Hg	MgTr	A3	HAPhob	ACarPhil

<i>Staphylinus caesareus</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	MsTr	A2	SAPhil	CarPhil
<i>Staphylinus erythropterus</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	MsTr	A1	SAPhil	ACarPhil
<i>Philonthus decorus</i>	Sil	ZF	Ep	Ms	OlgTr	A1	APhil	ACarPhil
<i>Melolontha melolontha</i>	Pr	FF	End	Hg	MsTr	B7	HAPhob	ACarPhil
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	St	FF	End	Ms	UMgTr	B7	SAPhil	CarPhil
<i>Chloromyia formosa</i>	Sil	SF	Ep	Hg	MgTr	A2	SAPhob	HCarPhil
<i>Tabanus bromius</i>	Pr	ZF	End	Ms	MsTr	B5	SAPhil	CarPhil
<i>Agrotis segetum</i>	Sil	FF	End	Ks	MsTr	B4	SAPhil	CarPhil
<i>Geophilus proximus</i>	Pr	ZF	End	Ms	MgTr	A2	SAPhil	HCarPhil
<i>Lithobius curtipes</i>	Sil	ZF	Ep	Hg	OlgTr	A1	SAPhil	ACarPhil
<i>Megaphyllum rossicum</i>	Sil	SF	Ep	Ms	MsTr	A2	APhil	ACarPhil
<i>Polydesmus inconstans</i>	Sil	SF	Ep	Ms	OlgTr	A1	APhil	CarPhil
<i>Cochlicopa lubrica</i>	Pr	SF	End	Ms	MgTr	A1	SAPhil	HCarPhil
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	St	FF	Ep	Ks	UMgTr	A3	APhil	HCarPhil
<i>Chondrula tridens</i>	St	FF	Ep	Ks	MgTr	A3	APhil	CarPhil
<i>Zonitoides nitidus</i>	Pal	SF	Ep	Hg	MgTr	A2	SAPhil	CarPhil
<i>Helix albescens</i>	St	FF	Ep	Ks	MgTr	A3	APhil	PCarPhil

<i>Monacha cartusiana</i>	Sil	FF	Ep	Ks	MgTr	A2	APhil	CarPhil
<i>Euomphalia strigella</i>	Sil	FF	Ep	Hg	MsTr	A3	APhil	CarPhil
<i>Limacus maculatus</i>	Sil	FF	End	Ms	MgTr	B4	SAPhob	ACarPhil
<i>Vitrina pellucida</i>	Sil	SF	Ep	Hg	MsTr	A2	HAPhob	ACarPhil
<i>Discus ruderatus</i>	Sil	SF	Ep	Hg	MgTr	A2	SAPhob	HCarPhil

Умовні позначки: ценоморфи: St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; трофоморфи: SF – сапрофаги, FF – фітофаги, ZF – зоофаги; топоморфи: End – ендегейні, Ep – епігейні, Anec – норники; гігоморфи: Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; трофоценоморфи: OlgTr – оліготорофоценоморфи, MsTr – мезотрофоценоморфи, MgTr – мегатрофоценоморфи, UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; форморфи: A – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; B – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші розмірів тріщинуватості ґрунту, 2 – розміри тіла порівнянні із тріщинуватістю, 3 – розміри тіла більші порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті, 4 – переміщення зі зміною товщини тіла, 5 – переміщення без зміни товщини тіла, 6 – риття нір з допомогою кінцівок, 7 – С-подібна форма тіла; аероморфи: APhil – аерофіли, SAPhil – субаерофіли, HAPhob – геміаерофоби, SAPhob – субаерофоби, APhob – аерофоби; карбонатоморфи: CarPhob – карбонатофоби, ACarPhil – акарбонатофіли, HCarPhil – гемікарбонатофіли, CarPhil – карбонатофіли, HрCarPhil – гіперкарбонатофіли

