



## Original researches

**Ecological Niche Packing and Spatial Organisation  
of the Urban Park Macrofauna Community**

 N. V. Yorkina<sup>1</sup>, O. M. Kunakh<sup>2</sup>, V. S. Budakova<sup>1</sup>
<sup>1</sup>*Bogdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Melitopol, Ukraine*
<sup>2</sup>*Oles Gonchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine*

 Received: 17 September 2019  
 Revised: 19 September 2019  
 Accepted: 20 September 2019

 Bohdan Khmelnytskyi Melitopol State  
 Pedagogical University, Hetmanska Str., 20,  
 Melitopol, 72312, Ukraine

 Oles Gonchar Dnipro National University,  
 Gagarin av., 72, Dnipro, 49000, Ukraine

 Tel.: +38-098-858-23-79  
 E-mail: nadyayork777@gmail.com  
 kunah\_olga@ukr.net

 Cite this article: 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

**Abstract.** The results of studying of the spatial organization of the soil macrofauna of the urbanozem of the grassland were processed by OMI- and RLQ-analysis methods. The biogeocenotical situation at the location of an experimental polygon was shown to be typical of a meadow-steppe mega-mesotrophic xeromesophic character. The data for the research was collected by means of manual sorting of the soil samples with the area of 0.25×25 cm on a regular grid (7×15 samples) with the distance between the selection points 2 m (results presented as *L*-table), the measurement of temperature, electrical conductivity and soil penetration resistance, the litter depth and the height of the grass (*R*-table). The soil macrofauna of the experimental area was represented by 27 species with a total density of 56.38 ind./m<sup>2</sup>. The ecological structure of the animal community of the soil was dominated by the pratants and silvants, mesophiles, olygotropic, endogeic topomorphs, saprophagous. Such edaphic characteristics as soil penetration resistance, electrical conductivity, litter depth, as well as height of grass, played an important role in structuring of ecological niche of macrofauna community. The first two axis of OMI analysis described 73.43% of inertia, which was sufficient for the description of the differentiation ecological niches of macrofauna on the investigated polygon to conduct in the space of the first two axes. For the average value of the marginality of the community (OMI = 2.90), the significance level was  $p = 0.001$ , which testifies to the important role of the selected environment variables for structuring of the soil macrofauna community. The four key functional groups of macrofauna were found as a result, the RLQ-analysis and the next cluster procedure and assessed the role of the edaphic factors in their spatial variation. Each of the functional groups was interpreted in terms of an ecomorphic approach.

**Keywords:** soil macrofauna; ecological niche; spatial ecology; ecomorphes.

**Упаковка екологічних ніш  
та просторова організація угруповання макрофауни міського парку**

 Н. В. Йоркіна<sup>1</sup>, О. М. Кунах<sup>2</sup>, В. С. Будакова<sup>1</sup>
<sup>1</sup>*Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, м. Мелітополь, Україна*
<sup>2</sup>*Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, м. Дніпро, Україна*

**Анотація.** Наведено результати вивчення просторового варіювання екоморфічної структури ґрунтової макрофауни урбо-технозема методами OMI- і RLQ-аналізу. Показано, що біогеоценотична обстановка в місці розташування експериментального полігону має лучно-степовий мегамезотрофний ксеромезофільний вигляд. Дані для дослідження зібрано за допомогою ручного розбирання ґрунтових зразків площею 0,25×25 см по регулярній сітці (7×15 зразків) з відстанню між точками відбору 2 м (результати представлені як *L*-таблиця), проведено вимірювання температури, електропровідності та твердості ґрунту, потужності підстилки та висоти травостою (*R*-таблиця). Ґрунтову макрофауну експериментальної ділянки представлено 27 видами зі загальною щільністю 56,38 екз./м<sup>2</sup>. В екологічній структурі тваринного населення ґрунту переважають пратанти та силванты, мезофіли, оліготрофоценоморфи, ендегейні топоморфи, сапрофаги. Такі едафічні характеристики, як твердість ґрунту, електропровідність, потужність підстилки, а також висота травостою відіграють важливу роль у структуруванні екологічної ніші угруповання макрофауни. Перші дві осі OMI-аналізу описують 73,43% інерції, що цілком достатньо для того, щоб описання диференціації екологічних ніш макрофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання (OMI = 2,90) рівень значимості становить  $p = 0,001$ , що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової макрофауни. У результаті RLQ-аналізу та наступної кластерної процедури виявлено чотири ключові функціональні групи макрофауни і оцінена роль едафічних факторів у їх просторовому варіюванні. Кожна з функціональних груп інтерпретована в термінах екоморфічного підходу.

**Ключові слова:** ґрунтова макрофауна; екологічна ніша; просторова екологія; екоморфи.

## Вступ

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 (Brind'Amour, Boisclair, Dray, & Legendre, 2011). 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 (Olden & Jackson, 2002). Функціональна класифікація тварин, у якій види, що характеризуються спільністю екологічних особливостей, поєднуються разом, являє альтернативу індивідуальним моделям, які описують окремі види (McGill, Enquist, Weiher, & Westoby, 2006; Brind'Amour et al., 2011). 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 (Austen, Vauley, & Menzel, 1994). 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 всередині та між екосистемами (Mouillot et al., 2006; Brind'Amour, Boisclair, Legendre, & Borcard, 2005). Гіпотеза фільтрації місцеперебувань припускає, що види зі схожими екологічними потребами формують функціональні групи, які займають подібні місцеперебування (Tonn, Magnuson, Rask, & Toivonen, 1990; Zobel, 1997). Об'єднання видів за такими ознаками, як морфологія або поведінка, є одним зі способів спростити вивчення різноманітних у видовому відношенні угруповань (Angermeier & Winston, 1998).

Взаємини між видовими особливостями та властивостями навколишнього середовища звичайно оцінюються опосередковано за допомогою двохкрокового аналізу. Передусім чисельність видів пов'язується з умовами навколишнього середовища, а реакція видів на мінливість властивостей середовища співвідноситься потім з біологічними або фізіологічними особливостями видів (Thuiller, Lavorel, Midgley, Lavergne, & Rebelo, 2004; Santoul, Cayrou, Mastrorillo, & Cereghino, 2005; Brind'Amour et al., 2011). Аналіз RQL дозволяє співвіднести екологічні особливості видів з умовами навколишнього середовища (Doledec, Chessel, Ter Braak, & Champely, 1996). Цей аналіз досліджує спільну структуру між трьома таблицями даних: *R*-таблиця містить змінні навколишнього середовища; *Q*-таблиця включає видові особливості і *L*-таблиця – чисельність видів (Doledec et al., 1996; Dray, Pettorelli, & Chessel, 2002). *L*-таблиця виконує функцію зв'язку між таблицями *R* і *Q* та вимірює інтенсивність зв'язку між ними. Безпосередньо перед аналізом проводяться три окремі аналізи. Аналіз відповідностей застосовується для *L*-таблиці, у результаті чого отримують 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* (Minden, Andratschke, Spalke, Timmermann, & Kleyer, 2012). 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 (Thuiller et al., 2004). RQL-аналіз поєднує три окремі ординаційні рішення з максимізацією коваріації між особливостями видів і властивостями навколишнього середовища за допомогою аналізу коінерції (Bernhardt-Romermann et al., 2008). Далі ієрархічний кластерний аналіз ваг видів по двох

RQL-осях за методом Варда дозволяє виділити функціональні групи (Minden et al., 2012). Оптимальну кількість груп можна отримати за допомогою критерію Калінського (Calinski & Harabasz, 1974). Кластери показують розподіл видів у просторі особливостей видів, тобто в екологічному просторі (Minden et al., 2012).

Тваринне населення ґрунтів є надійним індикатором спрямованості біогеоценотичних процесів (Gilarov, 1965). Це положення слушне й для штучних ґрунтоподібних конструкцій – техноземів. Недоліки конструкції даного технозему чітко діагностуються по особливостях просторової організації угруповання макрофауни (Zhukov, Zadorozhna, Maslikova, Andrusevych, & Lyadskaaya, 2017). Процедура RQL-аналізу дозволяє оцінити взаємозв'язок трьох найважливіших характеристик ґрунтової екосистеми: едафічних факторів, видового різноманіття і його екоморфної структури (Kunah, Zhukov, & Balik, 2013). Екоморфи відбивають особливості адаптації тварин до різних аспектів біогеоценотичного оточення (Zhukov, 2009). У конкретному угрупованні спостерігається сполучена мінливість екоморф, що відкриває можливість надати об'ємну характеристику його екоморфної організації.

Метою роботи було встановити закономірності просторової організації екоморфного різноманіття ґрунтової макрофауни модельного полігону в межах урбанізованої території в умовах інтенсивного рекреаційного навантаження (Ботанічний сад Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, м. Дніпро).

## Матеріал та методи

Дослідження проведено 13 червня 2018 р. у ботанічному саду ДНУ імені Олеся Гончара (раніше – територія парку ім. Ю. Гагаріна, м. Дніпро). Досліджуваний полігон № 12 тальвегу відрого балки Довга (48°25'55.24"З; 35°2'20.27"В). 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 (Mirzak, 2001). А. N. Kabag (2003) ґрунт досліджуваної ділянки відносить до ряду техногенних ґрунтів, типу – техноземів, підтипу – техноземів чорноземних, роду – гумусованих, літографічної серії – гетерогенних, виду – слабкогумусних, середньомощних, різновиду – середньосуглинистих.

Експериментальний полігон складається з 15 трансект, спрямованих у паралельному напрямку уздовж тальвегу балки. Кожна трансекта складена зі 7 пробних точок. Відстань між рядами в полігоні становить 2 м. 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 представлено ксеромезофілами).

У кожній точці полігону зроблено ґрунтово-зоологічні проби для збору ґрунтової макрофауни (результати представлені як *L*-таблиця), проведено вимірювання температури, електропровідності та твердості ґрунту, потужності підстилки та висоти травостою (*R*-таблиця). Ґрунтово-зоологічні проби мали розмір 25×25 см. Вимірювання твердості ґрунтів проводили в польових умовах за допомогою ручного пенетрометра Eijkelkamp на глибину до 50 см з інтервалом 5 см. У межах кожної точки вимірювання твердості ґрунту проводили в одноразовій повторності. Для вимірювання електропровідності ґрунту *in situ* використовували сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Цей сенсор працює разом з портативним приладом HI 993310. Тестер оцінює загальну електропровідність ґрунту, тоб-

то об'єднану провідність ґрунтового повітря, води та ґрунтових часток. Ґрунтову температуру вимірювали в період з 13 до 14 години цифровими термометрами WT-1 (ПАО "Стеклоприбор", <http://bit.steklopribor.com>, точність – 0,1 °C) на глибині 5–7 см. Потужність підстилки вимірювали лінійкою, висоту травостою – мірною рулеткою. Виміри електропровідності, температури, висоту травостою та потужності підстилки зроблено в триразовій повторності в кожній пробній точці. Характеристика екоморф рослин наведена за О. L. Belgard (1950) і V. V. Tarasov (2012), Q-таблиця представлена екоморфами ґрунтових тварин

(Zhukov, Kunah, Novikova, & Ganzha, 2016). Статистичні процедури RLQ- і OMI-аналізів виконані за допомогою пакета ade4 (Dray & Dufour, 2007) для оболонки R (The R Foundation..., 2018). Значимість RLQ оцінена за допомогою процедури gantest.rlq.

### Результати

На досліджуваній ділянці виявлено 27 видів ґрунтових тварин і охарактеризовано таксономічне й екологічне різноманіття угруповання макрофауни досліджуваного полігону (табл. 1).

Таблиця 1. Видовий склад і чисельність ґрунтової макрофауни ділянки № 12\*

Клас	Родина	Вид	Ценоморфа	Гігоморфа	Ценогрофоморфа	Топоморфа	Трофоморфа	Форморфа	Щільність, екз./м <sup>2</sup>
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Ms	Mstr	End	SF	B4	28,95
		<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	Mgtr	End	SF	B4	1,98
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Sil	Hg	Mstr	Ep	SF	B4	6,10
Arachnida	Aranei	<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	Mstr	End	SF	B4	0,76
	Phalangiidae	<i>Aranea</i> sp. sp.	St	Ms	Mstr	Ep	ZF	A3	0,76
Chilopoda	Geophilidae	<i>Zacheus lupatus</i> (Eichwald, 1830)	St	Ks	Mstr	Ep	ZF	A3	0,30
		<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	Pr	Hg	Mstr	Anec	ZF	A2	4,27
Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	Pr	Ms	Mgtr	Ep	SF	A3	0,15
	Polydesmidae	<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	Pr	Uhg	Mstr	Ep	SF	A3	1,07
Insecta	Cantharididae	<i>Cantharis (Cantharis) rustica</i> Fallen 1807	St	Ks	Mstr	Ep	ZF	A3	0,15
	Carabidae	<i>Bembidion</i> sp.	Sil	Hg	Olgtr	Ep	ZF	A1	0,30
		<i>Carabidae</i> (larv.)	St	Ms	Olgtr	Ep	ZF	A3	0,46
		<i>Harpalus</i> sp.	St	Ms	Mstr	Ep	FF	A1	0,30
	Cerambycidae	<i>Dorcadion fulvum</i> (Scopoli, 1763)	St	Ks	Umgrtr	End	FF	B4	0,15
	Coccinellidae	<i>Coccinella (Coccinella) septempunctata</i> Linnaeus 1758	Pr	Ks	Mstr	Ep	ZF	B7	0,15
	Dermestidae	<i>Dermestes (Dermestinus) lanarius</i> Illiger 1801	St	Ks	Umgrtr	Ep	ZF	A1	0,15
	Elateridae	<i>Elateridae</i> sp. sp.	Pal	Ms	Mstr	End	FF	B5	0,15
	Scarabaeidae	<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus, 1758)	St	Ks	Mstr	End	FF	B7	0,61
		<i>Rhizotrogus aestivus</i> (Olivier, 1789)	St	Ms	Umgrtr	End	FF	B7	0,15
	Staphilinidae	<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm 1798	Sil	Ms	Mstr	Ep	ZF	A1	0,15
	Noctuidae	<i>Lepidoptera</i> sp. sp.	Sil	Ks	Mstr	End	FF	B4	0,76
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt, 1833)	Pr	Uhg	Mstr	Ep	SF	A3	4,11
	Enidae	<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	St	Ks	Mgtr	Ep	FF	A3	0,15
Gastropoda	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Muller, 1774)	Sil	Hg	Mstr	Ep	FF	A1	0,15
	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (Muller, 1774)	St	Ks	Umgrtr	Ep	FF	A3	2,90
	Gastrodontidae	<i>Zonitoides (Zonitoides) nitidus</i> (Muller, 1774)	Pal	Uhg	Umgrtr	Ep	FF	A3	0,46
	Limacidae	<i>Limax</i> sp.	Sil	Hg	Olgtr	Ep	FF	B4	0,76

\*Умовні позначки: St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти, Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли; Mstr – мезотрофоценоморфи; Mgtr – мегатрофоценоморфи; Umgrtr – ультрамегатрофоценоморфи; топоморфи: End – ендогейні, Ep – епігейні, Anec – норники; форморфи: А – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла, менші розмірів тріщинуватості ґрунту; 2 – розміри тіла, порівнянні з тріщинуватістю; 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстилці чи 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; трофоморфи: SF – сапрофаги; FF – фітофаги; ZF – зоофаги.

Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігону становить 56,38 екз./м<sup>2</sup>. Дошові черви є численною та різноманітною групою сапрофагів у межах полігону та представлені 4 видами. За щільністю населення дошові черви становлять 67,03% від загальної щільності населення макрофауни. Домінантом є власне-ґрунтовий верхньоярусний *Aporrectodea c. trapezoides*. Його чисельність становить 28,95 екз./м<sup>2</sup>. Власне-ґрунтові дошові черви представлені також *Octolasion lacteum* і *Aporrectodea r. rosea*, а ґрунтово-підстилкові – *Lumbricus rubellus*. Гігроморфи дошових червів представлені гігрофілами та мезофілами. Ценоморфічний спектр також досить широкий; серед дошових червів: степанти, пратанти та сільванти. Отже, комплекс дошових червів досліджуваного полігону є рясним і різноманітним як у таксономічному, так і в екологічному аспектах.

Крім дошових червів, до трофічної групи сапрофагів належать епігейні кивсяки *Megaphyllum rossicum* (0,15 екз./м<sup>2</sup>), полідесмуси *Schizothuranius dmitriewi* (1,07 екз./м<sup>2</sup>) і мокриці *Trachelipus rathkii* (4,11 екз./м<sup>2</sup>). Хижі губоногі багатоніжки представлені землянкою *Geophilus proximus* (4,27 екз./м<sup>2</sup>). Ці тварини для свого переміщення використовують систему ґрунтових нір і тріщин. Хижаки також представлені личинками жужелиць, імаго коротконадкрилих жуків *Staphylinus caesareus*, павуками та косариками. Група фітофагів різноманітна та представлена підгризаючими личинками совок (*Noctuidae*), пластинчастовусих жуків (*Melolontha melolontha* і *Rhizotrogus aestivus*), жужелиць, жуків-вусанів (*Dorcadion fulvum*) і молюсками (5 видів).

Основу ценоморфічної структури макрофауни становлять пратанти (60,4% за чисельністю). Частка сільвантів дорівнює

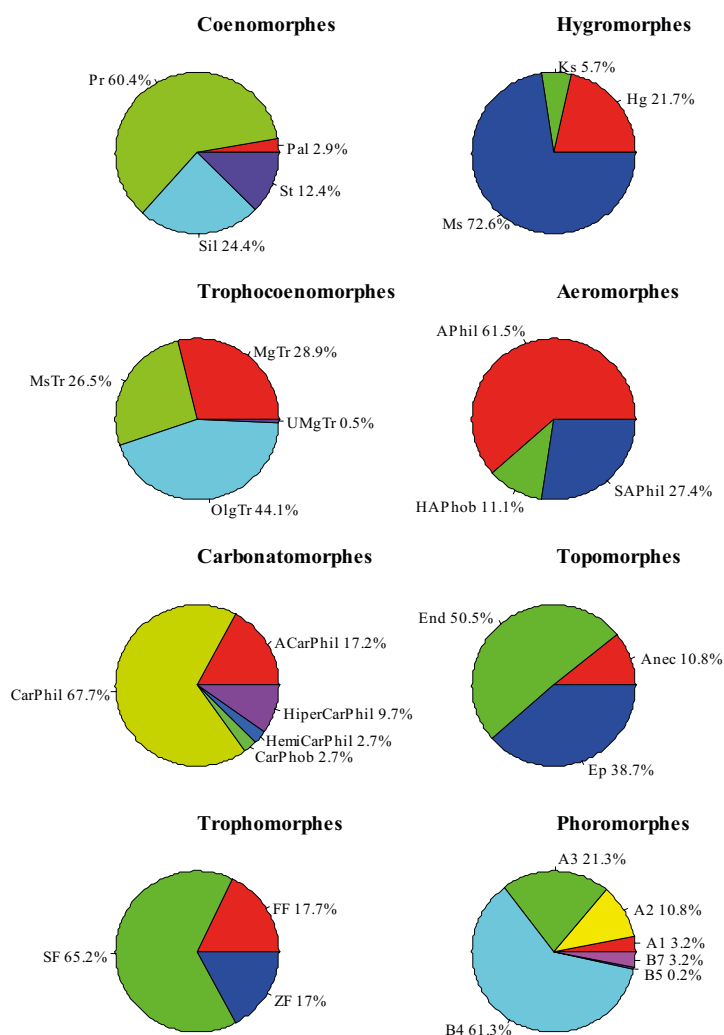


Рис. 1. Екологічна структура ґрунтової макрофауни

Умовні позначки: 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 – карбонатофоби; ACarPhil – акарбонатофіли; HemiCarPhil – гемікарбонатофіли; CarPhil – карбонатофіли; HiperCarPhil – гіперкарбонатофіли; 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, 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.

24,4%, а степантів – 12,4% (рис. 1). Як бачимо, ценоморфічний вигляд тваринного населення досліджуваного полігону можна охарактеризувати як лучний зі степовими та лісовими елементами. Серед гігморф переважають мезофіли (72,6%), значно менше гігрофілів (21,7%). Зрідка зустрічаються ксерофіли (5,7%). Гігморфічна структура населення є мезофільною. В угрупованні домінують оліготрофоценоморфи (44,1%). У структурі топоморф ендегейні форми домінують (50,5%) над епігейними (38,7%). Суттєво менше норників (10,8%). У трофічній структурі безумовними домінантами є сапрофаги (65,2%). Частка зоофагів становить 17,0%, а фітофагів – 17,7%. Серед форморф переважають тварини, що активно прокладають ходи зі зміною форми тіла (B4) – 61,3%, і ті, які використовують існуючу систему порожнин і розміри тіла яких більше порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами, чи тріщинами в ґрунті (A3) – 21,3%.

Едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання макрофауни (табл. 2).

Для твердості ґрунту в досліджуваній ділянці характерно монотонне збільшення зі зростанням глибини. Середня твердість у верхньому ґрунтовому шарі становить 1,78 МПа, а в нижньому – 5,00 МПа. Середні значення твердості ґрунту в межах досліджуваного полігону перевищують критичні для росту корневих систем рослин (3,0–3,5 МПа), уже починаючи з ґрунтових шарів 15–20 см (Medvedev, 2009). Це дозволяє припустити високий структуруючий вплив просторової варіабельності твердості ґрунту на організацію ґрунтового тваринного населення. Для коефіцієнта варіації твердості ґрунту характерна 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 високих концентрацій електролітів починається з величин електропровідності 1,5–2,0 дСм/м (Smagin et al., 2006). Спостережувані значення електропровідності значно нижчі заданих величин, що свідчить про відсутність гнітючого впливу ґрунтового розчину на рослинність і, ймовірно, на тварин. Температура ґрунтового шару 5–7 см у період проведення дослідження дорівнювала 24,71 °С при коефіцієнті

варіації 12,22%. Потужність рослинної підстилki в межах ділянки становила 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 сягали 20–22 см. Коефіцієнт варіації для висоти травостою становив 38,56% за середнього рівня 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 маргінальності 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 загальна інерція становить 1,68. Перша вісь, отримана з використанням ОМІ-аналізу, описує 51,81%, а друга – 21,62% інерції, тобто 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 маргінальності угруповання (ОМІ = 2,90) 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 зі 16, для яких проведений ОМІ-аналіз (табл. 3). Отже, для значного числа видів макрофауни досліджуваного полігону типові едафічні умови не збігаються із центроїдом їх екологічної ніші. Маргінальність ніші вказує на ступінь відмінності оптимальних умов для проживання виду від типових умов в межах даного місцеперебування. Толерантність ніші – величина, зворотна спеціалізації: чим більше толерантність, тем менше спеціалізація. Залишкова толерантність вказує на роль випадкових, нейтральних факторів і помилки вимірювань. Такі види, як *Zonitoides nitidus*, *Megaphyllum rossicum*, *Octolasion lacteum* характеризуються високою маргінальністю та спеціалізацією (низькою толерантністю). Як доводять дані, місцеперебування для досліджуваних

Таблиця 2. Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни

Параметр середовища	Середнє	Довірчий інтервал		CV, %	RLQ, вісь 1	RLQ, вісь 2
		–95%	+95%			
Твердість ґрунту на глибині, МПа						
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
Фізичні властивості, потужність підстилki та висота травостою						
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 р.	24,74	24,15	25,32	12,25	0,41	–0,34
Потужність підстилki, 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

Таблиця 3. Аналіз маргінальності видів угруповання макрофауни\*

Вид	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</i> sp.	Bembidion	31,90	14,80	53,30	0,19	0,19
<i>Carabidae</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>Lepidoptera</i>	Lepidoptera	11,10	25,40	63,50	0,47	0,47
<i>Limax</i> sp.	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>Schizothuranius dmitriewi</i>	Sch_dmitriewi	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 (маргінальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність (% від сумарної варіабельності); p-рівень – за методом Монте-Карло після 999 ітерацій.

видів є досить екстремальним, у межах якого вони займають більш обмежене число мікростацій. Толерантними до умов даного місцеперебування є такі види, як *Schizothuranius dmitriewi*, *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 проаналізуємо на рис. 2. Отримані результати свідчать про те, що ключовим аспектом структурування екологічної ніші ґрунтових тварин є твердість ґрунту в усіх обмірюваних шарах і температура ґрунту (вісь 1). Важливу роль відіграють електропровідність ґрунту та висота травостою (вісь 2). Отримана візуалізація екологічних ніш ґрунтових тварин підтверджує наше судження, що практично всі ніші витиснуті в зону меншої твердості ґрунту на всіх глибинах. Це засвідчує істотний екологічний вплив твердості ґрунту на макрофауна.

Результати аналізу RLQ виявили, що 91,82% загальної варіації (загальної інерції) описують перші дві осі RLQ (81,91 та 9,91% відповідно) – табл. 2, рис. 3. 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 та його екоморфичною організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів макрофауни), точки відбору проб (просторовий компонент з урахуванням того, що координати точок відбору фіксувалися), ваги факторів середовища та ваги екоморфичних характеристик ґрунтових тварин (рис. 3).

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

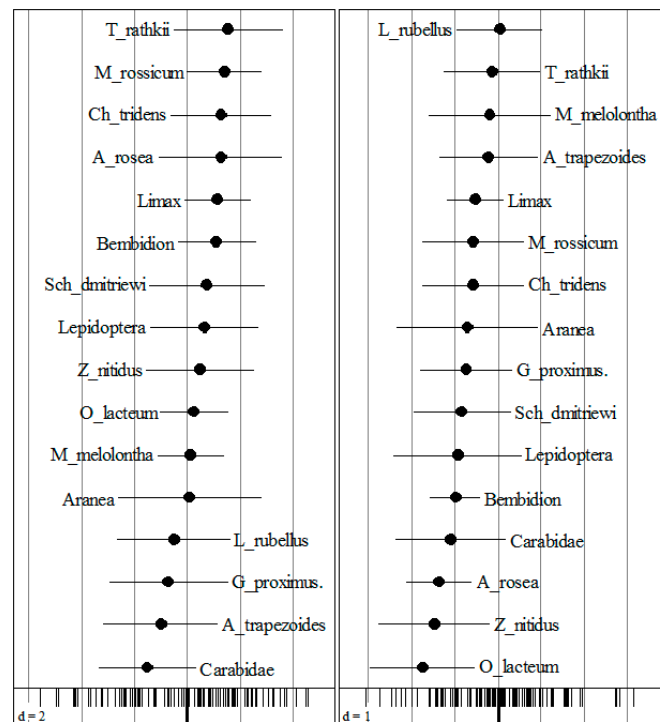


Рис. 2. Упаковка екологічних ніш видів угруповання ґрунтової макрофауни  
 Примітки: координатні осі задано компонентами маргінальності; початок координат – нульова маргінальність. Еліпс позначає інерцію екологічної ніші. Промені зв'язують центроїд екологічної ніші зі сайтами зустрічі виду в просторі маргінальності угруповання.

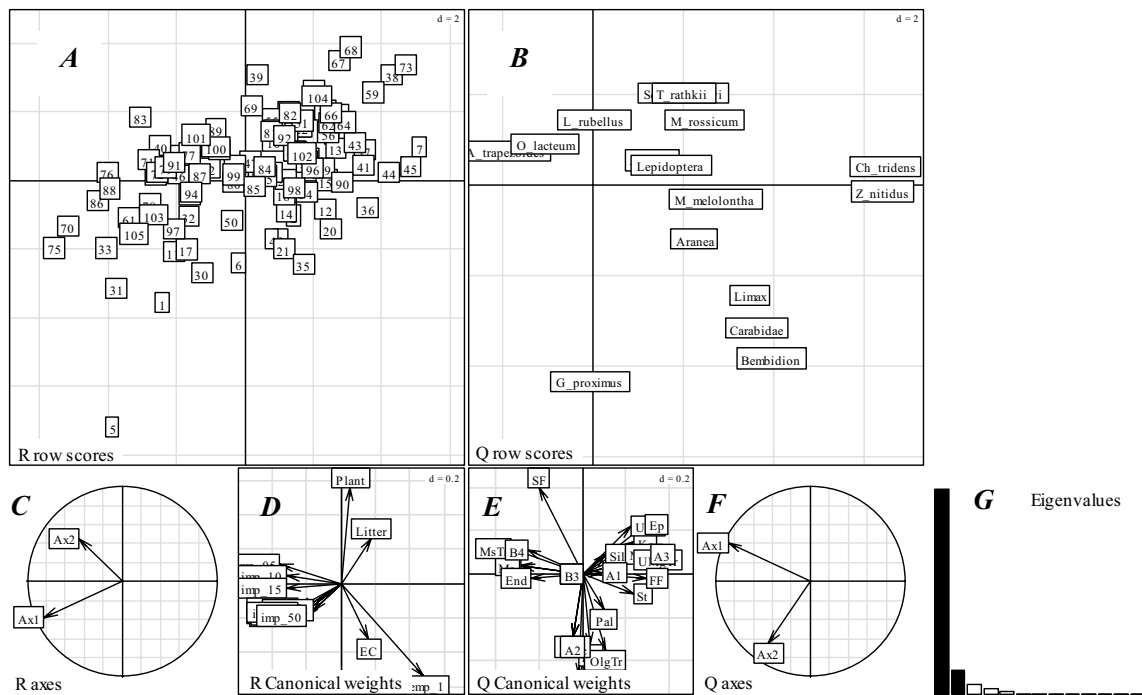


Рис. 3. Результати аналізу RLQ

Умовні позначки: вісь абсцис – RLQ-вісь 1, вісь ординат – RLQ-вісь 2; А – ваги точок відбору проб (R-матриця) по RLQ-осях; В – ваги видів (Q-матриця) по RLQ-осях; С – 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.

– 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 та D (рис. 4). Розташування цих функціональних груп у просторі *RLQ*-осей презентовано на рис. 5. Усі функціональні групи розташовані переважно в

області позитивних значень осі 1, що відповідає ділянкам з меншою твердістю ґрунту.

Центроїди функціональних груп А та В розміщені найбільш близько до початку координат. Саме це свідчить про те, що представники цих груп займають найбільш типові для ділянок сайти. Функціональна група А, представлена властиво ґрунтовими дощовими червами, меншою мірою, ніж інші

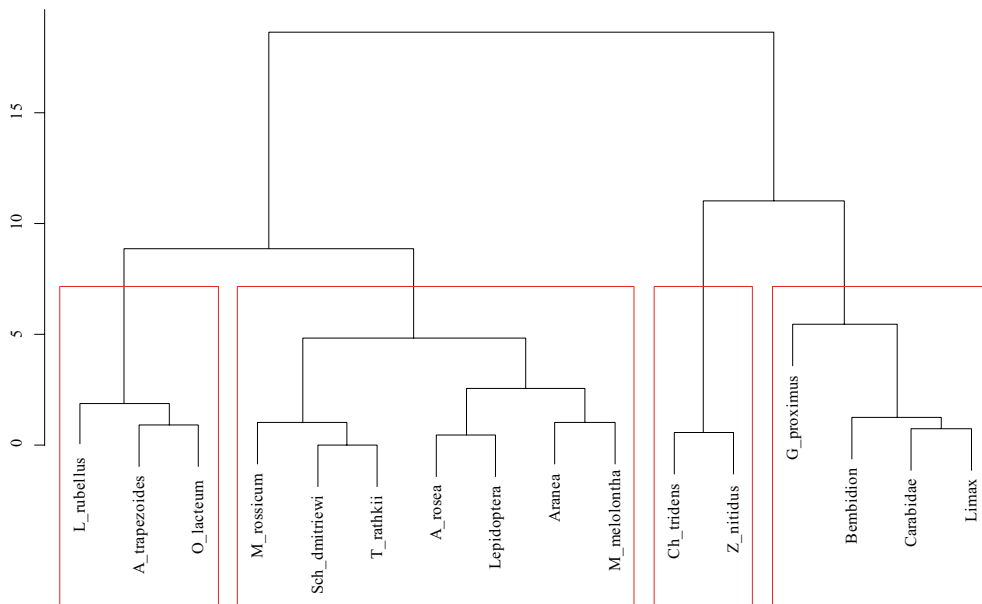


Рис. 4. Кластерний аналіз структури тваринного населення макрофауни

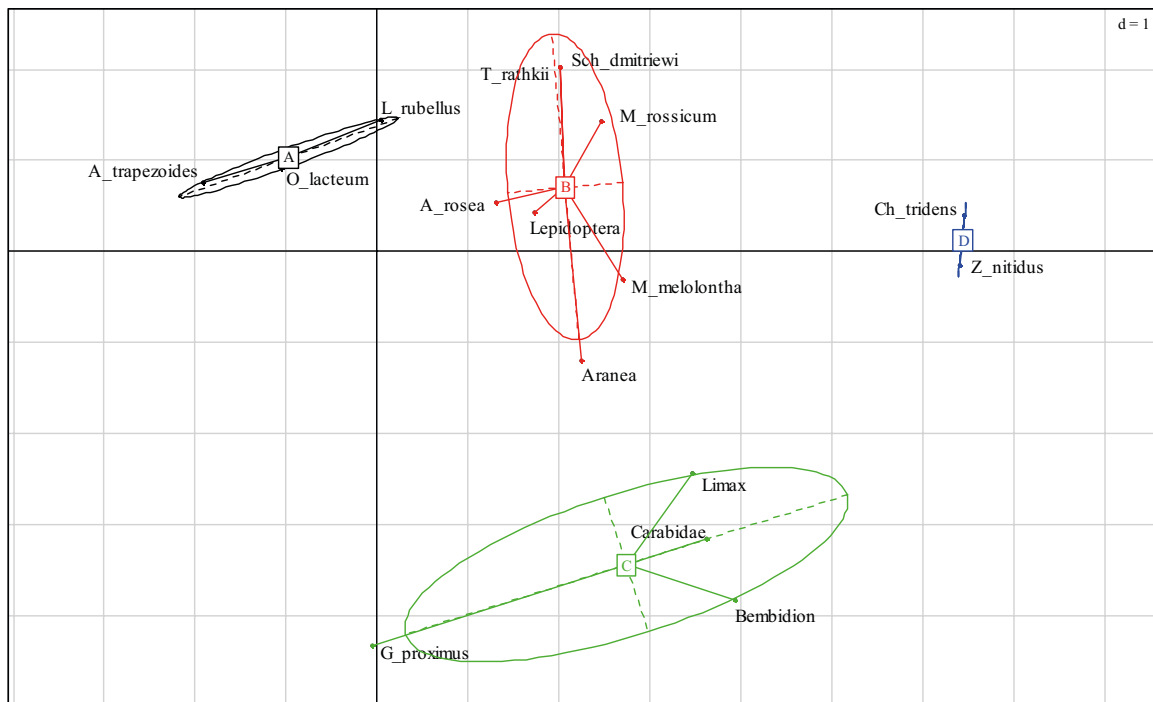


Рис. 5. Розташування функціональних груп у просторі RLQ-осей

групи, чутлива до обмежуючого впливу твердості, очевидно внаслідок здатності цих тварин самостійно прокладати ґрунтові ходи. Екологічною характеристикою цієї групи є приналежність тварин до ендемічних мезофілів, мезотрофоценоморф, представників фороморфи В4. Найбільш крайню позицію уздовж осі RLQ 1 займають представники функціональної групи D, до складу якої входять епігейні моллюски. Імовірно, що з комплексу факторів, які характеризують вісь 1, для позиціонування групи D найбільш важливим є потужність підстилки. Екологічними маркерами позитивних значень осі 1 слугує різноманітна сукупність екологічних характеристик ґрунтових тварин, деякі з них є протилежними – ультрагігрофіли й ксерофіли, сільванти та степанти. Очевидно, ця обставина дозволяє припустити, що в гігроморфи та ценоморфи не є важливими аспектами у створенні структурних одиниць тваринного населення, позначуваних мінливістю осі 1. Важливість мають топоморфи (тісний зв'язок з підстилковим блоком) і трофоморфи (висока частка фітофагів).

Екологічна специфіка функціональних груп В і С визначається їх протилежним положенням по осі 2. Для групи В характерне переважання сапрофагів, а для групи В – перева-

жання 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, що 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. Така 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.

У мінливості RLQ-осі 1 лінійний тренд описує тільки 7,7% дисперсії, при цьому в регресійній моделі, коли предикторами виступають географічні координати, достовірною є лише вісь ординат (рис. 6). Лінійний тренд RLQ-осі 2 описує 10,3% дисперсії. Отже, для обох осей лінійний тренд не є ключовою особливістю просторової організації угруповання ґрунтової макрофауни.

На рисунках, які відбивають просторову мінливість RLQ-осей 1 і 2, характерними є області з високими та низькими значеннями осей, які мають неправильно-овальну (аме-

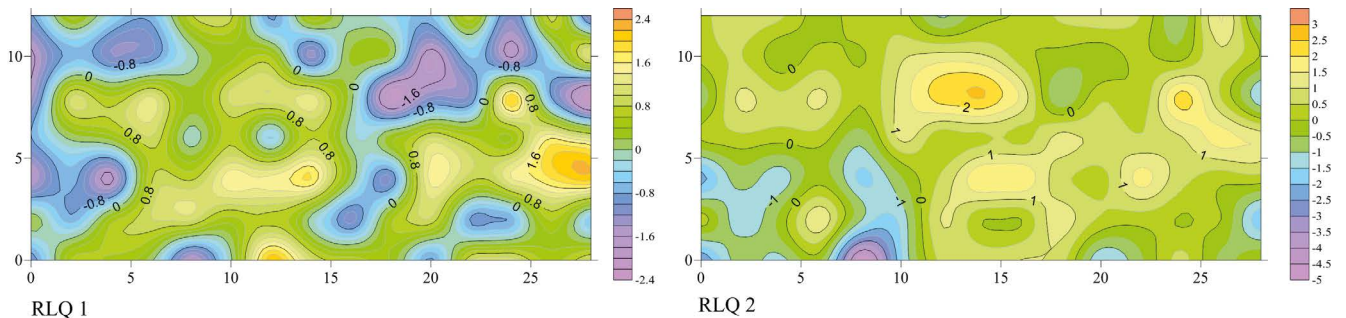


Рис. 6. Просторова мінливість RLQ-осей



боподібну) форму. Раніше представлені дані вказували на те, що просторові патерни, які індикуються варіабельністю осі 1, найбільшою мірою пов'язані з неоднорідністю ґрунтових умов у межах вивченого полігону, тому що маркером цієї осі є твердість ґрунту в межах усього ґрунтового профілю, де проведені виміри. Ймовірно, саме із цим пов'язана більша контрастність і звивистість границь структурних плям відповідного просторового патерну. Вісь 2 також маркується твердістю, але іншим важливим маркером є висота травостою. Можна припустити, що у випадку осі 2 твердість ґрунту слугує вже не причиною варіабельності екологічних умов, а наслідком просторової організації рослинного покриву. Відомо, що рослинність вважають істотним модулятором ряду ґрунтових властивостей, у тому числі й твердості ґрунту. Отже, можемо припустити, що  $RLQ$ -вісь 1, яка відбиває зв'язок ґрунтових умов і екологічних властивостей тваринного населення, обумовлена педогенними 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.

### Обговорення

Фізичні характеристики ґрунту описують екологічний стан у ґрунті (Kaprachevsky, 2005). Техноземи, як штучно створені ґрунтоподібні конструкції, характеризуються високою варіабельністю властивостей (Potapenko, Kunah, & Fedushko, 2019; Zhukov & Maslikova, 2018; Zhukov, Kovalenko, Kramarenko, & Kramarenko, 2019). Для характеристики просторової неоднорідності ґрунту, тобто середовища існування ґрунтових тварин, нами обрані показники, які задовольняють двом вимогам (Kunah, 2016). Насамперед, це екологічна релевантність, інакше кажучи, дані, які здатні інформативно відобразити особливості ґрунту як середовища існування рослин і ґрунтових тварин. Важливі ще один критерій – для опису просторової мінливості екологічних властивостей показник повинен бути відносно легко вимірювальним, щоб за короткий проміжок часу можна було отримати значний обсяг даних (Kunah et al., 2013). Такі показники, як твердість, електропровідність і температура ґрунту за допомогою новітніх комп'ютерних інструментів можуть бути досить швидко виміряні у великій кількості. Отримані в такий спосіб оцінки неоднорідності ґрунту чітко корелюють із властивостями тваринного населення ґрунту.

Аналіз маргінальності видів показав, що візуально однорідна та відносно мала за розмірами ділянка являє собою неоднорідне середовище проживання для ґрунтових тварин. Установлено, що конструктивні особливості техноземи, які проявляють себе через варіабельність твердості в горизонтальному та вертикальному напрямках, приводять до значної диференціації тваринного населення ґрунту досліджуваної ділянки. Варіабельність твердості діє і на водний режим ґрунту, який впливає на рослинний покрив ділянки, що кількісно відбивається на показниках електропровідності й температури ґрунту, а також висоти травостою. Використання морфологічних або фізіологічних особливостей тварин для оцінки ступеня видових відмінностей застосоване для однорідних таксономічних або екологічних груп, що володіють порівняними характеристиками, які також можна інтерпретувати екологічно. Ґрунтова макрофауна представлена високою таксономічною і екологічною різноманітністю форм, порівняти які за морфологічними або фізіологічними критеріями досить важко. Екологічне насичення характеристик у різних групах буде не однаковим, а базис для їхнього порівняння – нерівнозначним. Тому для описання екологічних особливостей ми застосовуємо екоморфний аналіз ґрунтових тварин.

Фактично на основі ландшафтно-екологічного розподілу видів в екологічному просторі встановлюється їхня належність до тієї або іншої екологічної групи – екоморфи. Різ-

ні напрями виділення екоморф на ландшафтному рівні умовно вважаються незалежними і формують екологічну матрицю (у багатомірному просторі – багатомірну матрицю, або тензор). На рівні біогеоценозу ступінь скорельованості екоморф, імовірно, буде вищим, оскільки 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 підтверджують справедливості висловленого припущення. Важливо відзначити той факт, що функціональні групи, виділені в екологічному просторі за допомогою  $RLQ$ -аналізу, демонструють регулярні патерни просторової мінливості. Локальним функціональним групам притаманні екологічні характеристики, які розкривають у термінах одних екоморф властивості інших, що займають більш високе ієрархічне положення.

### Висновки

Установлено, що в межах досліджуваного полігону степові екоморфи представлені мегатрофами, ксерофілами, мегатрофоценоморфами та здебільшого – фітофагами або хижими формами. Лугові й болотні форми є переважно підстилковими (болотні) або норниками (лугові), гігрофілами або ультрагігрофілами, ультрамегатрофоценоморфами, сапрофагами.

Піонерний комплекс деструктивних локусів представлений функціональною групою, яка не має чіткого центричного 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. Belgard (1950). У такому трактуванні ми спостерігаємо руйнування системної центричної 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 збору матеріалів та їх статистичної обробки дає практичний інструмент для розв'язання даного завдання.

### References

- Angermeier, P. L., & Winston, M. R. (1998). Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia. *Ecology*, 79(3), 911–927. doi: [10.2307/176589](https://doi.org/10.2307/176589)
- Austen, D. J., Bayley, P. B., & Menzel, B. W. (1994). Importance of the guild concept to fisheries research and management. *Fisheries*, 19(6), 12–20. doi: [10.1577/1548-8446\(1994\)019%3C0012:iotgct%3E2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1994)019%3C0012:iotgct%3E2.0.co;2)
- Belgard, A. L. (1950). Forest vegetation of South-East part of the USSR. Kyiv State University, Kyiv.
- Bernhardt-Romermann, M., Romermann, C., Nuske, R., Parth A., Klotz, S., Schmidt, W., & Stadler, J. (2008). On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos*, 117(10), 1533–1541. doi: [10.1111/j.0030-1299.2008.16776.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16776.x)
- Brind'Amour, A., Boisclair, D., Dray, & Legendre, S., (2011). Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix. *Ecological Applications*, 21(2), 363–377. doi: [10.1890/09-2178.1](https://doi.org/10.1890/09-2178.1)
- Brind'Amour, A., Boisclair, D., Legendre, P., & Borcard, D., (2005). Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. *Limnology and Oceanography*, 50(2), 465–479. doi: [10.4319/lo.2005.50.2.0465](https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.2.0465)
- Calinski, T., & Harabasz, J. (1974). A dendrite method for cluster analysis. *Communications in Statistics – Theory and Methods*, 3(1), 1–27. doi: [10.1080/03610927408827101](https://doi.org/10.1080/03610927408827101)

- Doledec, S., Chessel, D., Ter Braak, C. J. F., & Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3, 143–166. doi: [10.1007/bf02427859](https://doi.org/10.1007/bf02427859)
- Dray, S. & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1–20. doi: [10.18637/jss.v022.i04](https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04)
- Dray, S., Pettorelli, N., & Chessel, D. (2002). Matching data sets from two different spatial samples. *Journal of Vegetation Science*, 13(6), 867–874. doi: [10.1111/j.1654-1103.2002.tb02116.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02116.x)
- Gilarov, M. S. (1965). Zoological methods of the soils diagnostic. Nauka, Moscow (in Russian).
- Kabar, A. N. (2003). Biological and ecological features of soil cover in Botanical garden of Dnepropetrovsk State University (formation, development, sustainable use). (Doctoral dissertation). Proquest Dissertations and Theses (in Russian).
- Karpachevsky, L. O. (2005). Ecological soil science. Geos, Moscow (in Russian).
- Kunah, O. N., Zhukov, O. V., & Balik, Y. A. (2013). Ecomorphic and spatial organization of mesopedobions of the forest park planting within Dnipropetrovsk. *Problems of the ecology and nature protection of the technogenic region*, 1(13), 106–121 (in Russian).
- Kunah, O. N. (2016). Functional and spatial structure of the urbotechnozem mesopedobiont community. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology*, 24(2), 473–483. doi: [10.15421/011664](https://doi.org/10.15421/011664)
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. doi: [10.1016/j.tree.2006.02.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002)
- Medvedev, V. V. (2009). Soil penetration resistance. *Gorodskaya Tipografiya, Kharkov* (in Russian).
- Minden, V., Andratschke, S., Spalke, J., Timmermann, H., & Kleyer, M. (2012). Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 183–192. doi: [10.1016/j.ppees.2012.01.002](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.01.002)
- Mirzak, O. V. (2001). Experience of the investigation of the great industrial centers of the steppe zone of the Ukraine (city Dnipropetrovsk as example). *Gruntosnavstvo*, 1(1–2), 87–92.
- Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A., & Do Chi, T. (2006). Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16(5), 469–482. doi: [10.1002/aqc.769](https://doi.org/10.1002/aqc.769)
- Olden, J. D., & Jackson, D. A. (2002). A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshwater Biology*, 47(10), 1976–1995. doi: [10.1046/j.1365-2427.2002.00945.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00945.x)
- Potapenko, O., Kunah, O. M., & Fedushko, M. P. (2019). The effect of technological oil spill in soil within electrical generation substations, analysed by ecological regime in the context of relief properties. *Biosystems Diversity*, 27(1), 43–50. doi: [10.15421/011907](https://doi.org/10.15421/011907)
- Santoul, F., Cayrou, J., Mastrorillo, S., & Cereghino, R. (2005). Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France. *Journal of Fish Biology*, 66(2), 301–314. doi: [10.1111/j.0022-1112.2005.00579.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00579.x)
- Smagin, A. V., Azovtseva, N. A., Smagina, M. V., Stepanov, A. L., Miagkova, A. D., & Kurbatova, A. S. (2006). Some criteria and estimation methods of soil ecological conditions regards to greenery of urban areas. *Soil Sciences*, 5, 603–615 (in Russian).
- Tarasov, V. V. (2012). Dnipropetrovsk an Zaporozhie regions flora. Second ed. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Thuiller, W., Lavorel, S., Midgley, G., Lavergne, S. & Rebelo, T. (2004). Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for *Leucadendron* taxa. *Ecology*, 85(6), 1688–1699. doi: [10.1890/03-0148](https://doi.org/10.1890/03-0148)
- Tonn, W. M., Magnuson, J. J., Rask, M., & Toivonen, J. (1990). Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *The American Naturalist*, 136, 345–375. doi: [10.1086/285102](https://doi.org/10.1086/285102)
- Zhukov, A. V., Kunah, O. N., Novikova, V. A., & Ganzha, D. S. (2016). Phytoindication estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University*, 6(3), 91–117 (in Russian). doi: [10.15421/201676](https://doi.org/10.15421/201676)
- Zhukov, O. V. (2009). The ecomorphic analysis of the soil animals consortia. A. L. Svidler, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Zhukov, O. V., Kovalenko, D. V., Kramarenko, S. S., & Kramarenko, A. S. (2019). Analysis of the spatial distribution of the ecological niche of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Stylomatophora, Enidae) in technosols. *Biosystems Diversity*, 27(1), 62–68. doi: [10.15421/011910](https://doi.org/10.15421/011910)
- Zhukov, O. V., & Maslikova, K. P. (2018). The dependence of the technosols models functional properties from the primary stratigraphy designs. *Journal of Geology, Geography and Geoecology*, 27(2), 399–407. doi: [10.15421/111864](https://doi.org/10.15421/111864)
- Zhukov, O. V., Zadorozhna, G. O., Maslikova, K. P., Andrusyevych, K. V., & Lyadskaya, I. V. (2017). *Tehnosols Ecology: monograph*. Zhurfond, Dnipro (in Ukrainian).
- Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, 12(7), 266–269. doi: [10.1016/s0169-5347\(97\)01096-3](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(97)01096-3)