

## ГИГРОТОП И ТРОФОТОП БИОГЕОЦЕНОЗОВ СТЕПНОГО ПРИДНЕПРОВЬЯ КАК ДЕТЕРМИНАНТЫ $\beta$ -РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ (LUMBRICIDAE)

А.В. Жуков, Д.Б. Шаталин

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара. Email: Zhukov\_dnepr@rambler.ru

В работе изучена роль гигротоп и трофотоп биогеоценозов степного Приднестровья как детерминантов  $\beta$ -разнообразия сообществ дождевых червей (Lumbricidae). Сбор материала проведен в период 1997–2015 гг. Исследованиями охвачены 180 пробных площадей, расположенных в различных типах биогеоценозов. Биогеоценозическая характеристика пробных площадей выполнена на основе типологии лесов степной зоны Украины А. Л. Бельгарда. Установлено, что в степном Приднестровье сообщества дождевых червей представлены 16 видами. Показано, что гигротоп, трофотоп и ценозические особенности биотопа в рамках модели второго порядка способны объяснить 72,4 % варьирования численности сообществ дождевых червей и 73,7 % их  $\alpha$ -разнообразия. Численность сообществ дождевых червей достигает максимальных значений при сочетании условий влажности от гигромезофильных до гигрофильных и условий трофности эдафотоп от  $D_c$  (липовые дубравы) до  $D_n$  (бересто-ясеневые и вязо-ясеневые дубравы и ольсы). Максимальное разнообразие сообществ дождевых червей характерно для сочетания мезогигрофильных условий гигротоп и режима трофности  $D_c$ , что соответствует типу леса липо-ясеневая дубрава со снытью. Ценоморфическая структура биогеоценоза является статистически достоверным предиктором как численности, так и  $\alpha$ -разнообразия сообществ дождевых червей. Наименьшей численностью и разнообразием характеризуются болотный моноценоз, лугово-степной амфиценоз и степной моноценоз. Умеренные значения численности и разнообразия характерны для лугово-лесного амфиценоза, лесного псевдомоноценоза с элементами остепнения и лесостепного амфиценоза, высокие – для лесного моноценоза. В подобных условиях влажности и трофности эдафотоп в лесном моноценозе численность и разнообразие сообществ дождевых червей будет выше, чем в прочих типах биогеоценозов. MDM-анализ (*Multinomial Diversity Model*) свидетельствует о том, что ценозические особенности местообитаний определяют 12,61 % всей энтропии сообщества дождевых червей, гигротоп – 24,12 %, трофотоп – 12,30 %. Квадратичный член гигротоп определяет 10,93 %, а трофотоп – 2,05 %. Взаимодействие гигротоп и трофотоп определяет 1,53 % энтропии сообщества дождевых червей. Сайты ( $\alpha$ -разнообразие) определяют 36,45 % энтропии. Существуют другие факторы, которые влияют на разнообразие сообществ дождевых червей, помимо режима влажности, трофности эдафотоп и ценозических особенностей местообитания. Среди дождевых червей степного Приднестровья выделены экологические группы по отношению к влажности – гигроморфы и по отношению к трофности эдафотоп – трофоценоморфы. Гигроморфы дождевых червей представлены ксерофилами (2 вида), мезофилами (9 видов), гигрофилами (4 вида), ультрагигрофилами (1 вид). Трофоценоморфы представлены олиготрофоценоморфами (1 вид), олигомезотрофоценоморфами (4 вида), мезотрофоценоморфами (9 видов), мегатрофоценоморфами (2 вида).

**Ключевые слова:** дождевые черви, разнообразие, энтропия, биогеоценоз, сообщества животных.

### Citation:

Zhukov, A.V., Shatalin, D.B. (2016). Hygrotope and trophotope of the steppe prydnirovie biogeocenosis as determinants of the earthworms (Lumbricidae) communities  $\beta$ -diversity. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University*, 6 (2), 188–222.

Поступило в редакцию / Submitted: 17.05.2016

Принято к публикации / Accepted: 09.08.2016

**crossref** <http://dx.doi.org/10.15421/201651>

© Zhukov & Shatalin, 2016

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



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0 License

## ГИГРОТОП І ТРОФОТОП БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я ЯК ДЕТЕРМІНАНТИ $\beta$ -РІЗНОМАНІТТЯ УГРУПОВАНЬ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ (LUMBRICIDAE)

О.В. Жуков, Д.Б. Шаталін

*Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара*

У роботі вивчено роль гігротопу та трофотопу біогеоценозів степового Придніпров'я як детермінантів  $\beta$ -різноманіття угруповань дощових черв'яків (Lumbricidae). Збір матеріалу проведено у період 1997–2015 р.р. Дослідженнями охоплено 180 пробних площ, розташованих у різних типах біогеоценозів. Біогеоценотична характеристика пробних площ виконана на основі типології лісів степової зони України О. Л. Бельгарда. Установлено, що в степовому Придніпров'ї угруповання дощових черв'яків представлені 16 видами. Показано, що гігротоп, трофотоп і ценотичні особливості біотопу в рамках моделі другого порядку здатні пояснити 72,4 % варіювання чисельності угруповань дощових черв'яків і 73,7 % їх  $\alpha$ -різноманіття. Чисельність угруповань дощових черв'яків досягає максимальних значень при сполученні умов вологості від гігромезофільних до гігрофільних і умов трофності едафотопу від  $D_c$  (липові діброви) до  $D_n$  (бересто-ясеневі та в'язо-ясеневі діброви та ольшаники). Максимальне різноманіття угруповань дощових черв'яків характерно для сполучення мезогігрофільних умов та режиму трофності  $D_c$ , що відповідає типу лісу липо-ясенєва діброва з яглицею. Ценоморфічна структура біогеоценозу є статистично достовірним предиктором як чисельності, так і  $\alpha$ -різноманіття угруповань дощових черв'яків. Найменшою чисельністю та різноманіттям характеризуються болотний моноценоз, лучно-степовий амфіценоз і степовий моноценоз. Помірні значення чисельності та різноманіття характерні для лучно-лісового амфіценозу, лісового псевдомоноценозу з елементами остепніння та лісово-степового амфіценозу, високі – для лісового моноценозу. У подібних умовах вологості та трофності едафотопу в лісовому моноценозі чисельність і різноманіття угруповань дощових черв'яків буде вищим, ніж в інших типах біогеоценозів. MDM-аналіз (*Multinomial Diversity Model*) свідчить про те, що ценотичні особливості місцеперебувань визначають 12,61 % всієї ентропії угруповання дощових черв'яків, гігротоп – 24,12 %, трофотоп – 12,30 %. Квадратичний член гігротопу визначає 10,93 %, а трофотопу – 2,05 %. Взаємодія гігротопу та трофотопу визначає 1,53 % ентропії угруповання дощових черв'яків. Сайти ( $\alpha$ -різноманіття) визначають 36,45 % ентропії. Існують інші фактори, які впливають на різноманіття угруповань дощових черв'яків, крім режиму вологості, трофності едафотопу та ценотичних особливостей місцеперебування. Серед дощових черв'яків степового Придніпров'я виділені екологічні групи за ставленням до режиму вологості – гігоморфи та за ставленням до трофності едафотопу – трофоценоморфи. Гігоморфи дощових черв'яків представлені ксерофілами (2 види), мезофілами (9 видів), гігрофілами (4 види), ультрагігрофілами (1 вид). Трофоценоморфи представлені оліготрофоценоморфами (1 вид), олігомезотрофоценоморфами (4 види), мезотрофоценоморфами (9 видів), мегатрофоценоморфами (2 види).

**Ключові слова:** дощові черв'яки, різноманіття, ентропія, біогеоценоз, угруповання тварин.

## HYGROTOPE AND TROPHOTOPE OF THE STEPPE PRIDNIPROVIE BIOGEOCEONOSIS AS DETERMINANTS OF THE EARTHWORMS (LUMBRICIDAE) COMMUNITIES $\beta$ -DIVERSITY

A.V. Zhukov, D.B. Shatalin

*Oles Gonchar Dnipropetrovsk national university*

The role of the hygrotape and trophotape of the steppe Pridniprovia biogeocoenosis has been discussed in present article as being determinants of the  $\beta$ -diversity of earthworms (Lumbricidae) communities. Material has been collected to the period 1997-2015. 180 sample polygons have been studied which located in various types of biogeocoenosis. Biogeocoenotic characteristic of the sample polygons have been made on the basis of professor A.L. Belgard forest typology of a steppe zone of Ukraine. Earthworm communities of the steppe Pridniprovia have been established to be presented by 16 species. Hygrotopes, trophotopes and biotope ceonosis features have been shown to be able to explain 72.4 % of a communities' abundance variation and 73.7 of their %  $\alpha$ -diversity by means of second order model. Earthworm communities' abundance reach their maximum values at a combination of conditions of humidity from hygromesophilous to hygrophilous and conditions of edaphotope trophicity from  $D_c$  (linden oakwood) to  $D_n$  (elm-ashen oakwood and alder forests). The maximum diversity of earthworm communities has been stated to be characteristic for a combination of mesohygrophilous conditions and a trophicity mode  $D_c$ , that there corresponds to forest type a linden oakwood with aegopodium. The coenomorph structure of the biogeocoenosis is statistically significant predictors of both abundance and  $\alpha$ -diversity of earthworm communities. Earthworm communities of marsh

monocoenosis, meadow-steppe amphicoenosis and steppe monocoenosis have been found as being characterised by minimum abundance and diversity. Moderate level abundance and diversity are characteristic for meadow-forest amphicoenosis, forest pseudomonocoenosis with elements of transformation to steppe and forest-steppe amphicoenosis. High levels of these indexes are typical for forest monocoenosis. Given other conditions of humidity and edaphotope trophicity being equal in forest monocoenosis abundance and diversity of earthworm communities will be higher than in other biogeocoenosis types. The MDM-analysis (*Multinomial Diversity Model*) reveals that habitats coenotic features define 12.61 % of all entropy of earthworm communities, hygrotopes – 24.12 %, trophotopes – 12.3 %. The square-law hygrotome member defines 10.93 %, and trophotope – 2.05 %. Hygrotome and trophotope interaction defines 1.53 % of entropy of earthworm communities. Sites ( $\alpha$ -diversity) define 36.45 % of entropy. There are other factors which influence a diversity of earthworm communities besides a humidity, trophicity and habitat coenotic features. Steppe Pridniprovia earthworm complexes have been divided into ecological groups on the basis of relation to humidity (hygromorphes) and to edaphotope trophicity (trophocenomorphes). Earthworms hygromorphes are presented by xerophyllous (2 species), mesophyllous (9 species), hygrophyllous (4 species), ultrahygrophyllous (1 species). Trophocenomorphes are presented by oligotrophocenomorphes (1 species), oligomesotrophocenomorphes (4 species), mesotrophocenomorphes (9 species), megatrophocenomorphes (2 species).

**Key words:** earthworms, diversity, entropy, biogeocoenosis, animal community.

## ВВЕДЕНИЕ

Дождевые черви трансформируют почву как среду обитания (Гиляров, 1949), изменяя распределение веществ и потока энергии в почвенных пищевых цепях, что впоследствии приводит к созданию или разрушению местообитаний подчиненных видов (Jones et al., 1997; Wright et al., 2004). Во многих наземных экосистемах дождевые черви рассматриваются как ключевые экосистемные инженеры (Bohlen, Edwards, 1995; Lavelle et al., 1997). Посредством биотурбаций (Meysman et al., 2006), таких как рытье, продукция копролитов, перемешивание органических материалов и минеральных частиц, дождевые черви влияют как на физические, так и биологические свойства почвы (Lee, 1985; Bohlen, Edwards, 1995). Дождевые черви влияют на скорость инфильтрации воды в почве (Shipitalo et al., 2004), круговорот веществ в экосистеме (Butenschoen et al., 2009; Sheehan et al., 2006), трансформацию органического вещества (Koutika et al., 2001), почвенную структуру (Shipitalo, Le Bayon, 2004) и текстуру почвенных горизонтов (Lavelle, 1997; Lavelle et al., 1997). Способствуют формированию гумусовых горизонтов (Doube, Brown, 1998) и росту продуктивности фитоценозов (Blakemore, 1997). Дождевые черви проникают в почву, строя норы и при этом увеличивают поровое пространство. Транспортируют органическое вещество при продукции копролитов, измельчают органические материалы как первый этап их разложения (Стриганова, 1980), обеспечивают растения питательными веществами путем концентрации их в стенке ходов или увеличивая биодоступность веществ таких, как фосфор. Перемещают семена в почвенном профиле (McRill, Sagar, 1973). Изменяют разнообразие и способствуют росту активности микробного сообщества путем селективного потребления отдельных групп микроорганизмов (Brown, 1995; Maraun et al., 1999). Активность дождевых червей приводит к формированию водостабильных почвенных агрегатов, что способствует снижению риска эрозии почвы (Ziegler, Zech, 1992; Schrader, Zhang, 1997), особенно сильно это проявляется себя в сельскохозяйственных угодьях с низким уровнем механической обработки почвы (Rombke et al., 2005).

В свою очередь, почвенные свойства оказывают влияние на организацию сообществ дождевых червей (Salomé et al., 2011). Гранулометрический состав в комбинации с типом растительного покрова, количеством поступающих питательных веществ и значением pH во многом определяют численность сообществ дождевых червей в естественных экосистемах (Lavelle, 1988; Ammer et al., 2006; Lapied et al., 2009). По мнению Briones et al. (1995) pH, органическое вещество и обменные катионы являются наиболее важными факторами, которые определяют экологические различия в сообществах дождевых червей. Nordström & Rundgren (1974) отмечают важность органического вещества, pH и влажности в распределении дождевых червей. Распределение *A. rosea* имеет тесную связь с содержанием в почве глины. Эта связь может быть вторичной, так как содержание в почве глины коррелирует с водоудерживающей способностью, которая непосредственно влияет на дождевых червей (Hernández et al., 2003). Также в этом исследовании установлена связь между численностью *A. c. trapezoides* и аэрацией и порозностью почвы. Причина воздействия сухости почвы на

дождевых червей может находиться в реакции червей на матричный потенциал воды в почве и не зависеть от гранулометрического состава почвы для *Aporrectodea rosea*. Либо быть следствием взаимодействия между матричным потенциалом и почвенной текстурой для *A. c. trapezoides* так, что граничное значение влажности почвы, которое обладает репеллентными свойствами, изменяется вместе с гранулометрическим составом почвы (Doube, Styan, 1996).

Загрязнение лесных почв полиметаллической пылью в комплексе с  $\text{SO}_2$  имеет крайне негативное последствие для дождевых червей. По мере увеличения токсической нагрузки они резко сокращают численность и в дальнейшем полностью исчезают. Это приводит к образованию «люмбрицидных пустынь» (Воробейчик, 1998). Показана важная роль дождевых червей при рекультивации земель (Андрусевич и др., 2014).

Давно известно, что типичные комбинации видов дождевых червей соответствуют определенным комбинациям почвенных свойств. В центрально европейских буковых лесах выделено две группы видов дождевых червей: муть-группа, которая представлена преимущественно собственно-почвенными видами или норниками и мор-группа, которая включает преимущественно малых по размерам эпигейных видов с пигментацией (Bornebusch, 1930; Satchell, 1983). Также установлены группы видов сельскохозяйственных угодий и лугов, которые соответствуют муть-группе (Bauchhenss, 1997). Некоторые группы видов рассматриваются как индикаторы свойств биотопов: *E. fetida*, *E. andrei* – скопления органического материала, таких как компостные ямы; *A. chlorotica*, *E. tetraeda* – крайне влажные условия прибрежных местообитаний; *L. eiseni* – пни деревьев или кора; *L. terrestris* – слабо кислые или нейтральные глубокие почвы с низким содержанием песка, т.е. классический индикатор муть-почв (Rombke et al., 2005).

Между разнообразием древесных видов растений в широколиственных лесах и разнообразием сообщества дождевых червей, выраженных с помощью индекса Шеннона, установлена позитивная зависимость, что обусловлено позитивным влиянием разнообразия пищевых ресурсов для фауны деструкторов (Migge-Kleian et al., 2007).

Поёмность является важным фактором, который влияет на сообщество дождевых червей. Установлена линейная зависимость таких показателей сообщества, как численность, видовое богатство, разнообразие по Шеннону и функциональное разнообразие от уровня пертурбации, зависящего от частоты и интенсивности половодий (Fournier et al., 2012).

В целом, мало исследованным является вопрос о воздействии факторов среды не только на численность отдельных видов дождевых червей или их сообществ, а на разнообразие сообществ как его эмерджентного свойства. Разрешение этой проблемы видится не только в специфике экологии той или другой групп животных, но и в принципах оценки разнообразия и процедурах выявления статистических зависимостей.

Разнообразие является ключевой концепцией для понимания и управления экосистемами на глобальном и локальном уровнях (De'ath, 2012). Следует обратить внимание на следующие важные вопросы: трудность в понимании различий между разнообразием и энтропией (Jost, 2007), представление об аддитивной или мультипликативной природе разнообразия (Tuomisto, 2010), понимание необходимости различных типов разнообразия (Anderson et al., 2011). Указанные вопросы находят свое выражение в мультиномиальной модели разнообразия (*multinomial diversity model* – MDM) (De'ath, 2012). Она основывается на параметрической формулировке энтропии и разнообразия, которая является расширением определения разнообразия (Hill, 1973, Jost, 2007), и на связи между энтропией лог-подобием множественных моделей. Это позволяет MDM моделировать изменения в разнообразии в следствии действия комплекса факторов среды. Традиционно, исследования связи разнообразия и драйверов среды ограничены разнообразием отдельных сайтов и таким образом, были не способны учесть оборот видов. У MDM нет такого ограничения, что позволяет количественно обосновать ответ на вопросы: «как изменяется разнообразие экосистемы в пространстве и во времени?» и «какой драйвер является наиболее важным для таких изменений?» (De'ath, 2012).

Экологическое разнообразие может основываться различных типах разнообразия – таксономическое, функциональное, генетическое. Разнообразие отдельного сайта обладает четырьмя ключевыми свойствами (De'ath, 2012): (1) разнообразие может изменяться от 1 для ситуации встречи одного вида до  $S$  для одинаково обильных видов, что называется эффективно число видов (Tuomisto,



2011); (2) разнообразие согласуется с принципом удвоения (Hill, 1973), который устанавливает, что для сообщества из  $S$  добавление ещё  $S$  видов с такой же пропорцией численности даст удвоение исходного разнообразия; (3) разнообразие сайта зависит только присутствующих видов, а включение отсутствующих видов не изменяет разнообразия; (4) виды могут быть взвешены путем возведения доли их численности в степень  $q$ , которая называется *порядок разнообразия*, и хотя  $q$  может принимать любое значения, обычно используются значения 0, 1, 2 или  $\infty$ . Значение  $q = 0$  превращает долю численности в данные типа присутствие-отсутствие, значение  $q = 2$  придает большее значение более обильным видам, значение  $q = \infty$  делает меру разнообразия чувствительной только к доле наиболее доминантного вида, а для  $q = 1$  происходит равное взвешивание всех видов. Разнообразия порядка 0, 1, 2 и  $\infty$  называются соответственно видовое богатство, индекс Шеннона, Симпсона и Бергера-Паркера (Жуков и др., 2007).

Представления о разнообразии и энтропии в некоторой степени дублируют друг друга, хотя оба играют различные концептуальные и аналитические роли (De'ath, 2012).

Энтропию 1-го порядка (энтропия Шеннона)  ${}^1H$  и разнообразие 1-го порядка (разнообразие Шеннона)  ${}^1D$  для отдельного сайта с долей видов в суммарной численности  $p_i$  можно представить следующим образом:

$${}^1H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad {}^1D = \exp({}^1H).$$

Энтропию и разнообразие порядка  $q \neq 1$  можно определить следующим образом:

$${}^qH = \frac{1}{1-q} \sum_{i=1}^S p_i^q \quad {}^qD = \exp({}^qH),$$

где  ${}^qH$  известна как энтропия Реньи.

Энтропия является аддитивной функцией. Разнообразие является результатом экспоненцирования энтропии, поэтому является мультипликативной функцией. Разнообразие является шкалой, с помощью которой отображают эффективное число видов, таким образом, обеспечивая содержательную экологическую интерпретацию. Для интерпретации моделей, таких как оценка относительных эффектов различных предикторов или влияние отдельных сайтов или видов, может быть использованы показатели энтропии или разнообразия, в зависимости от целей и перспектив анализа.

Обычным подходом для учета множества сайтов является концепция  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -разнообразия (Jost 2007, Tuomisto, 2010). Для множества из  $N$  сайтов,  ${}^1H_\alpha$  будет просто средним значением энтропий отдельных сайтов:

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

Из чего следует, что  ${}^1D_\alpha$  представляет собой геометрическое среднее разнообразия сайтов. Величина  ${}^1H_\gamma$  является энтропией относительных численностей усредненных по сайтам и может быть представлена следующим образом:

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

где  $p_{i.}$  – относительное обилие вида  $i$ , усредненное по  $N$  сайтам.

Оборот видов между сайтами определяется как  ${}^1D_\beta = {}^1D_\gamma / {}^1D_\alpha$  (Jost, 2007), откуда следует, что  ${}^1H_\beta = {}^1H_\gamma - {}^1H_\alpha$ .

Для описания комплексов живых организмов значительной результативностью характеризуется биогеоценотический подход (Сукачев, 1964). Для биогеоценозов степной зоны Украины разработан теоретический инструментарий, который нашел свое выражение в таком научном направлении экологии, как степное лесоведение (Бельгард, 1971). Важнейшими теоретическими результатами этого направления является типология естественных и искусственных лесов степной зоны Украины, учение об экоморфах (Бельгард, 1950), система жизненных форм-биоморф (Акимов, 1948, 1955), учение об амфиценозе (Бельгард, 1948), учение о географическом и экологическом соответствии биогеоценозов (Бельгард, 1971). Биогеоценотический подход позволил подойти к разрешению вопроса о экологическом разнообразии сообществ почвенных животных (Жуков, 2010).

Сообщества дождевых червей степного Приднестровья изучены в контексте их роли в зоологической диагностике почв (Жуков, 2004), микростационального распределения отдельных видов дождевых червей (Жуков, Пилипенко, 2004; Жуков, 2006) и их динамики (Барсов и др., 1996), их значения в биоиндикации загрязнения почвы отходами химического производства (Жуков и др., 1997), роли в формировании продукции и разнообразия сообществ мезопедобионтов (Жуков, 1996), а также особенностей их экоморфологической структуры (Жуков и др., 2007; Жуков, 2009).

Целью настоящего исследования является установить роль ординат гигротоп и трофотоп как факторов, которые определяют разнообразие сообществ дождевых червей степного Приднестровья.

## МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в период 1997–2015 гг. Исследованиями охвачены 180 пробных площадей, расположенных в различных типах биогеоценозов степного Приднестровья в пределах Днепропетровской области Украины (табл. 1). Пробные площади размещены в плакорных местообитаниях (профиль Присамарского биогеоценотического стационара ДНУ имени Олеса Гончара и сельскохозяйственные угодья), в поймах р. Днепр и Самара (продолжительно- и короткопойменные леса), на аренах этих рек, в байрачных лесах (байрак Глубокий и байрак Яцев Яр), правые берега р. Самара и р. Днепр.

Биогеоценотическая характеристика пробных площадей выполнена на основе типологии лесов степной зоны Украины А. Л. Бельгарда. Диагностика типов биогеоценозов проведена исходя геоморфологических критериев и геоботанических описаний растительности. В основу диагностики положены эталонные биогеоценозы геоморфологического профиля Присамарского биогеоценотического стационара им. А. Л. Бельгарда. Биогеоценотические свойства и их динамика в пределах этого профиля подробно изучены сотрудниками Комплексной экспедиции по изучению лесов степной зоны Украины (Цветкова, 1992, Белова, 1997; Белова, Травлеев, 1999). Геоботанические описания выполнены различными специалистами и имеют различную степень детализации, поэтому ценоморфическая структура растительного покрова отображена следующими балльными оценками: 0 – представители ценоморфы отсутствуют; 1 – представители ценоморфы встречаются эпизодически; 2 – малый уровень представленности данной ценоморфы; 3 – средний уровень представленности; 4 – высокий уровень представленности ценоморфы. На основании фитоиндикационных оценок установлены гигротоп и трофотоп соответствующего эдафотоп. Гигротоп и трофотоп помимо традиционного обозначения шифрами по А. Л. Бельгарду, которые являются ординальными дискретными данными, были закодированы в виде чисел, которым придается смысл континуальных данных. Над континуальными данными имеют смысл арифметические действия, в том числе возведение в степень и их произведения. Эти операции могут моделировать нелинейные эффекты условий влажности и трофности эдафотоп на сообщества дождевых червей. Парабола, которая описывается уравнением второй степени, является простейшей моделью известной экологической колоколообразной кривой. Произведение мер влажности и трофности моделируют их взаимодействие на искомый параметр (особенности сообщества дождевых червей в нашем случае).

Оценка гигротоп и трофотоп с учетом особенностей видового состава растительности позволяют идентифицировать тип биогеоценоза и назвать его в соответствии с терминологией А. Л. Бельгарда.

Таблица 1. Биогеоценологическая характеристика пробных площадей по А.Л. Бельгарду (1950)

Участок профиля	Тип БГЦ	Тип почвы	№	Гигротоп		Трофотоп		Ценоморфы			
				Шифр	Код	Шифр	Код	St	Sil	Pr	Pal
Арена р. Самара	Берёзовый ольс с сырым крупнотра- вьем	Болотно- луговые лесные	8	Hg(4)	6	C	3	1	4	4	4
			9	Hg(4)	6	C	3	1	4	3	4
	Вязо-осоко- рник с будрой	Лесная	192	Ms(2)	3	C	3	1	4	0	0
	Дубняк с вейником и ландышем	Дерново- боровая супесчаная	1	Ms(2)	3	B	2	0	4	2	0
			2	Ms(2)	3	B	2	0	4	1	0
			3	Ms(2)	3	B	2	0	4	2	0
			4	Ms(2)	3	B	2	0	4	1	0
			5	Ms(2)	3	B	2	0	4	1	0
	Песчаная степь	Дерново- степная песчанная почва	12	MsKs(1)	1	AB	1	3	0	2	0
			13	MsKs(1)	1	AB	1	3	0	2	0
			14	MsKs(1)	1	AB	1	3	0	2	0
			15	MsKs(1)	1	AB	1	3	0	2	0
			16	MsKs(1)	1	AB	1	3	0	2	0
	Сосно-дубняк с молинией и снытью	Лугово-лес- ные	10	MsHg(3)	5	C	3	0	4	4	0
			11	MsHg(3)	5	C	3	0	4	4	0
	Сосно-дубняк со свежим разнотравьем	Дерново- боровая супесчаная	6	Ms(2)	3	C	3	0	4	2	0
			7	Ms(2)	3	C	3	1	4	2	0
	Сосняк с суховатым разнотравьем	Дерново- боровая песчаная	17	MsKs(1)	1	AB	1	1	2	2	0
			18	MsKs(1)	1	AB	1	1	2	2	0
			19	MsKs(1)	1	AB	1	1	2	2	0
			20	MsKs(1)	1	AB	1	1	2	2	0
			21	MsKs(1)	1	AB	1	1	2	2	0
Байрак Глубокий	Бересто- паклёновая дубрава	Чернозём лесной	22	KsMs (1-2)	2	D <sub>n</sub>	6	3	3	1	0
			23	Ms(2)	3	D <sub>n</sub>	6	2	3	2	0
	Бересто-чер- нокленовый дубняк с ежой	Чернозём лесной	39	KsMs (1-2)	2	E	7	2	3	0	0
			40	KsMs (1-2)	2	E	7	3	4	0	1
	Бересто-ясе- невая дубрава с фиалкой опушенной	Чернозём лесной	24	KsMs (1-2)	2	D <sub>n</sub>	6	2	4	2	0
			25	Ms(2)	3	D <sub>n</sub>	6	2	4	2	0
			26	HgMs (2-3)	4	D <sub>n</sub>	6	0	3	2	0
			45	MsKs(1)	1	D <sub>n</sub>	6	4	1	1	0
			46	MsKs(1)	1	D <sub>n</sub>	6	4	1	1	0
	Бересто-ясе- невая дубрава с ширококра- вьем	Чернозём лугово-лес- ной	33	HgMs (2-3)	4	D <sub>n</sub>	6	0	4	3	0
			34	HgMs (2-3)	4	D <sub>n</sub>	6	0	4	4	1
	Липовая дубрава со звездчаткой	Чернозём лесной	41	Ms(2)	3	Dac	5	0	4	2	0
			42	Ms(2)	3	Dac	5	0	4	2	0

	Липо-ясене- вая дубрава с ширококра- вьем	Чернозём лесной	27	HgMs (2-3)	4	Dac	5	1	4	3	0
			28	HgMs (2-3)	4	Dac	5	0	4	2	0
			29	HgMs (2-3)	4	Dac	5	0	4	1	0
			35	HgMs (2-3)	4	Dn	6	1	4	3	0
			36	HgMs (2-3)	4	Dn	6	1	4	3	0
	Липо-ясене- вая дубрава со звездчаткой	Чернозём лесной	43	Ms(2)	3	Dac	5	1	4	2	0
			44	Ms(2)	3	Dac	5	0	4	2	0
	Липо-ясене- вая дубрава со снытью	Чернозём лугово- лесной	30	MsHg(3)	5	Dac	5	0	4	3	0
			31	MsHg(3)	5	Dac	5	1	4	4	0
			32	MsHg(3)	5	Dac	5	1	4	3	0
	Паклено-ясе- невая дубрава с ширококра- вьем	Чернозём лугово- лесной	37	HgMs (2-3)	4	Dn	6	0	4	3	1
			38	HgMs (2-3)	4	Dn	6	0	4	4	1
Байрак Яцев яр	Липо-ясене- вая дубрава с ширококра- вьем	Чернозём лугово- лесной	50	MsHg(3)	5	Dac	5	0	4	4	0
			51	MsHg(3)	5	Dac	5	0	4	4	1
	Степная це- линка	Чернозём обыкновен- ный	47	Ks(0)	0	F	8	4	0	0	0
			49	Ks(0)	0	F	8	4	0	0	0
Днепро- петровск	Тальвег балки Тунельная	Болотно- луговая лесная	74	HgMs (2-3)	4	Dac	5	1	4	1	3
	Парк Гагарина	Чернозём лесной	54	Ms(2)	3	Dac	5	1	3	0	0
			55	Ms(2)	3	Dn	6	2	3	0	0
			56	Ms(2)	3	Dac	5	1	3	0	0
			57	HgMs (2-3)	4	E	7	1	1	3	0
			58	Ms(2)	3	Dn	6	2	3	1	0
			59	Ms(2)	3	Dn	6	1	4	0	0
			60	KsMs (1-2)	2	Dc	4	1	3	0	0
			61	KsMs (1-2)	2	Dn	6	4	3	0	1
			62	KsMs (1-2)	2	Dac	5	2	3	1	0
			63	KsMs (1-2)	2	Dn	6	3	2	0	0
			64	KsMs (1-2)	2	Dc	4	2	2	1	0
			65	KsMs (1-2)	2	Dc	4	1	3	1	0



	Парк Гагарина	Чернозём лесной	66	Ms(2)	3	Dac	5	1	3	0	0
			67	Ms(2)	3	Dn	6	2	4	0	0
			68	Ms(2)	3	Dac	5	1	3	0	0
			69	Ms(2)	3	Dn	6	2	3	1	0
			70	Ms(2)	3	Dac	5	1	3	0	0
			71	HgMs	4	E	7	1	3	2	1
			72	(2-3) Ms(2)	3	Dac	5	2	4	0	0
			73	Ms(2)	3	Dac	5	2	4	0	0
		Чернозём лугово-лесной	53	HgMs (2-3)	4	Dac	5	0	4	2	0
			52	HgMs (2-3)	4	Dn	6	1	4	2	1
Коротко-поёмные БГЦ (р. Самара)	Бересто-ясеневая дубрава с крапивой	Пойменная лугово-лесная	75	MsHg(3)	5	Dn	6	0	4	4	1
			76	MsHg(3)	5	Dn	6	0	4	4	1
	Липовая дубрава дубрава с широколиственным	Пойменная лесная почва	94	HgMs (2-3)	4	Dc	4	0	4	2	0
			95	HgMs (2-3)	4	Dc	4	1	4	2	0
			96	HgMs (2-3)	4	Dc	4	1	4	2	0
		Пойменная лугово-лесная	79	HgMs (2-3)	4	Dc	4	0	4	1	0
			80	HgMs (2-3)	4	Dc	4	0	4	0	0
	Липовая дубрава со звездчаткой	Пойменная лесная почва	97	Ms(2)	3	Dc	4	1	4	2	0
			98	Ms(2)	3	Dc	4	1	4	0	0
			99	Ms(2)	3	Dc	4	1	4	0	0
	Липовая дубрава со снытью	Пойменная лесная почва	100	MsHg(3)	5	Dc	4	0	4	1	0
			101	MsHg(3)	5	Dc	4	1	4	1	0
	Липо-ясеневая дубрава с широколиственным	Пойменная лугово-лесная	81	HgMs (2-3)	4	Dac	5	0	4	2	0
			82	HgMs (2-3)	4	Dac	5	1	4	2	1
	Липо-ясеневая дубрава со звездчаткой	Пойменная лугово-лесная	83	Ms(2)	3	Dac	5	0	4	2	0
			84	Ms(2)	3	Dac	5	0	4	2	1
			85	Ms(2)	3	Dac	5	1	4	2	0
			86	Ms(2)	3	Dac	5	1	4	2	0
	Липо-ясеневая дубрава со звездчаткой	Пойменная лугово-лесная	77	Ms(2)	3	Dac	5	1	4	2	0
			78	Ms(2)	3	Dac	5	1	4	2	0
	Ольс с болотным крупнолиственным	Пойменная болотно-лесная	87	UHg(5)	7	Dn	6	0	4	4	4
			88	UHg(5)	7	Dn	6	0	4	4	4
			89	UHg(5)	7	Dn	6	0	4	3	4
			90	UHg(5)	7	Dn	6	1	4	4	4
	Ольс с сырым крупнолиственным	Пойменная болотно-лесная	91	Hg(4)	6	Dn	6	0	4	4	2
			92	Hg(4)	6	Dn	6	0	4	3	3
			93	Hg(4)	6	Dn	6	0	4	3	4

Урочище Круглик	Липо-ясене- вая дубрава со звездчаткой	Солодь	102	MsHg(3)	5	Dc	4	1	4	3	0
			103	MsHg(3)	5	Dc	4	1	4	4	0
			104	MsHg(3)	5	Dc	4	1	4	3	0
			105	MsHg(3)	5	Dc	4	1	4	3	0
			106	MsHg(3)	5	Dc	4	1	4	4	0
Орджони- кидзе	Травостой	Красно-бу- рые глины	196	Ks(0)	0	Г	2	4	1	1	0
	Травостой	Лессы	127	Ks(0)	0	Г	2	4	1	1	0
			128	Ks(0)	0	Г	2	4	1	1	0
			197	Ks(0)	0	Г	2	4	1	1	0
			198	Ks(0)	0	Г	2	4	1	1	0
	Травостой	Педозем	130	Ks(0)	0	Г	2	4	1	1	0
			199	Ks(0)	0	Г	2	4	1	2	0
			200	Ks(0)	0	Г	2	4	1	1	0
	Травостой	Серо-зеле- ные глины	132	Ks(0)	0	Г	2	4	1	2	0
			133	Ks(0)	0	Г	2	4	1	2	0
			202	Ks(0)	0	Г	2	4	1	1	0
Плакор, ПП 201	Акациевое насаждение	Чернозём лесоулуч- шенный	141	MsKs(1)	1	F	8	4	1	0	0
			142	MsKs(1)	1	F	8	4	1	0	0
			143	MsKs(1)	1	F	8	4	1	0	0
			144	MsKs(1)	1	F	8	4	1	0	0
			145	MsKs(1)	1	F	8	4	1	0	0
	Степная це- линка	Чернозём обыкновен- ный	135	Ks(0)	0	F	8	4	0	0	0
			136	Ks(0)	0	F	8	4	0	0	0
			137	Ks(0)	0	F	8	4	0	0	0
			138	Ks(0)	0	F	8	4	0	0	0
			139	Ks(0)	0	F	8	4	0	0	0
			140	Ks(0)	0	F	8	4	0	0	0
			134	Ks(0)	0	F	8	4	0	0	0
Пойма р. Проточь	Болото	Пойменная болотная	205	UHg(5)	7	B	2	1	1	2	4
	Луг	Пойменная луговая	195	Ms(2)	3	B	2	1	1	4	1
Правый берег р. Самара	Бересто-па- кленовая дуб- рава с ежой	Чернозём лесной	153	KsMs (1-2)	2	Dac	5	2	4	1	0
			154	KsMs (1-2)	2	Dac	5	2	3	1	0
	Бересто-чер- нокленовый дубняк с ежой	Чернозём лесной	166	Ms(2)	3	E	7	3	3	1	0
			167	KsMs (1-2)	2	E	7	3	4	0	0
			168	KsMs (1-2)	2	E	7	4	3	0	0
			169	KsMs (1-2)	2	E	7	3	3	0	0
	Бересто-ясе- невая дубрава с ежой сбор- ной	Чернозём лесной	155	KsMs (1-2)	2	Dn	6	3	3	1	0
	Бересто-ясе- невая дубрава с мятликом лесным	Чернозём лесной	156	Ms(2)	3	Dn	6	2	3	1	0
			157	Ms(2)	3	Dn	6	2	3	1	0

	Бересто-ясенивая дубрава с фиалкой опушенной	Чернозём лесной	158	MsKs(1)	1	Dn	6	3	3	0	0
	Липовая дубрава со звездчаткой	Чернозём лесной	159	Ms(2)	3	Dc	4	1	4	2	0
			160	Ms(2)	3	Dc	4	1	4	2	0
	Липо-ясенивая дубрава с ширококотра-вьем	Чернозём лугово-лес-ной	146	HgMs (2-3)	4	Dac	5	1	4	3	0
			147	HgMs (2-3)	4	Dac	5	1	4	3	0
			148	HgMs (2-3)	4	Dac	5	1	4	3	0
	Липо-ясени-вая дубрава с ширококотра-вьем	Чернозём лесной	161	HgMs (2-3)	4	Dac	5	1	4	2	0
	Липо-ясени-вая дубрава со звездчаткой	Чернозём лесной	162	Ms(2)	3	Dac	5	1	4	2	0
			163	Ms(2)	3	Dac	5	1	4	1	0
			164	Ms(2)	3	Dac	5	1	4	1	0
	Липо-ясени-вая дубрава со снытью	Чернозём лугово-лес-ной	149	MsHg(3)	5	Dac	5	0	4	4	0
			150	MsHg(3)	5	Dac	5	0	4	4	0
	Осинник	Чернозём лесной	170	KsMs (1-2)	2	Dn	6	3	4	0	0
			171	KsMs (1-2)	2	Dn	6	3	4	0	0
	Паклено-ясе-невая дубрава с ширококотра-вьем	Чернозём лугово-лес-ной	151	HgMs (2-3)	4	Dn	6	2	3	4	0
			152	HgMs (2-3)	4	Dn	6	2	4	2	0
	Паклено-ясе-невая дубрава со снытью	Чернозём лесной	165	MsHg(3)	5	Dn	6	1	4	2	1
Продол-жительно-поёмные БГЦ	Вербняк с болотным крупнотра-вьем	Пойменная лесная поч-ва	175	Hg(4)	6	Dn	6	1	4	3	2
			176	Hg(4)	6	Dn	6	1	4	4	2
			177	UHg(5)	7	Dn	6	0	4	3	3
			178	UHg(5)	7	Dn	6	0	4	3	3
	Вязо-осокор-ник с будрой	Пойменная лесная поч-ва	193	Ms(2)	3	C	3	1	4	2	1
	Вязо-осокор-ник с ежеви-кой	Пойменная лесная поч-ва	179	MsHg(3)	5	C	3	1	4	1	0
			180	MsHg(3)	5	C	3	1	4	1	0
	Луг	Пойменная луговая	187	MsHg(3)	5	C	3	0	4	4	0
			181	Ms(2)	3	Dc	4	1	4	2	0
			182	MsHg(3)	5	C	3	1	4	3	0

Продолжительно-поёмные БГЦ	Осокорник с костром безостым	Пойменная лесная почва	183	Ms(2)	3	B	2	1	4	1	0
			184	Ms(2)	3	B	2	1	4	1	0
	Осокорник с ранней осокой	Пойменная лесная почва	185	HgMs (2-3)	4	B	2	0	4	1	0
			186	HgMs (2-3)	4	B	2	0	4	1	0
	Шелюжник с аллювиальным разнотравьем	Пойменная лесная почва	172	HgMs (2-3)	4	Dc	4	1	4	3	2
			173	HgMs (2-3)	4	Dc	4	2	3	2	2
			174	HgMs (2-3)	4	Dc	4	2	4	3	2
АФ «Степная»	С/х поле	Чернозем обыкновенный	188	MsKs(1)	1	E	7	4	0	0	0
Склон б. Каменистой	Степная целинка	Чернозем обыкновенный	189	KsMs (1-2)	2	Dac	5	4	1	2	0
			190	MsKs(1)	1	Dac	5	4	1	1	0
			191	Ks(0)	0	Dn	6	4	1	0	0
			203	KsMs (1-2)	2	Dac	5	4	1	2	0
Балка Орлова	Дубняк	Лесная почва	206	Ms(2)	3	B	2	2	4	2	0

Условные обозначения: ценоморфы показаны балльными оценками: 0 – отсутствует; 1 – встречается эпизодически; 2 – малый уровень представленности; 3 – средний уровень представленности; 4 – высокий уровень представленности

Дождевые черви учитывались с помощью ручной разборки проб почвы размером 0,5×0,5 м (6–12 проб, случайно размещенных в местообитании) или 0,25×0,25 м (105 проб, размещенных по регулярной сетке 7×15 с лагом 2 или 3 м). Видовая идентификация проводилась по работам Т. С. Перель (1979, 1997), Cs. Csuzdi, A. Zicsi (2003) и О. Н. Кунах и соавт. (2010).

Статистические расчеты проведены с помощью программы Statistica 7.0 и программной оболочки Project R «R: A Language and Environment for Statistical Computing» (<http://www.R-project.org/>). Процедура множественных моделей разнообразия выполнена с помощью библиотеки MDM (De'ath, 2012).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Ценоотические особенности сообществ теоретически могут быть представлены в виде многомерной матрицы, осями которой будут дихотомические переменные типа присутствие-отсутствие данного ценоотического типа (степь, лес, луг, болото). В таком виде экологическое пространство является полностью заполненным. Конкретный вид либо таксоцен занимает только часть общего ценоотического пространства, формируя подпространство данного таксоцена. Особенности этого подпространства являются характеристикой данного таксоцена.

Мы предлагаем следующий методический прием для отображения свойств экологического подпространства таксоцена дождевых червей. Прежде всего, это кластерный анализ, который позволит выявить наиболее типичные для сообществ дождевых червей сочетания экоморф растительного покрова. Следующим этапом является реконструкция организации экологического пространства таксоцена, которая может быть выполнена средствами дискриминантного анализа.

Результат кластерного анализа биотопов, где были описаны сообщества дождевых червей, на основании ценоморфической структуры растительности, представлен на рис. 1. Результат анализа позволяет получить несколько решений. Так, вариант с 4 кластерами позволяет отнести изученные точки к четырем ценоотическим типам – степным, лесным, луговым и болотным. Такое решение

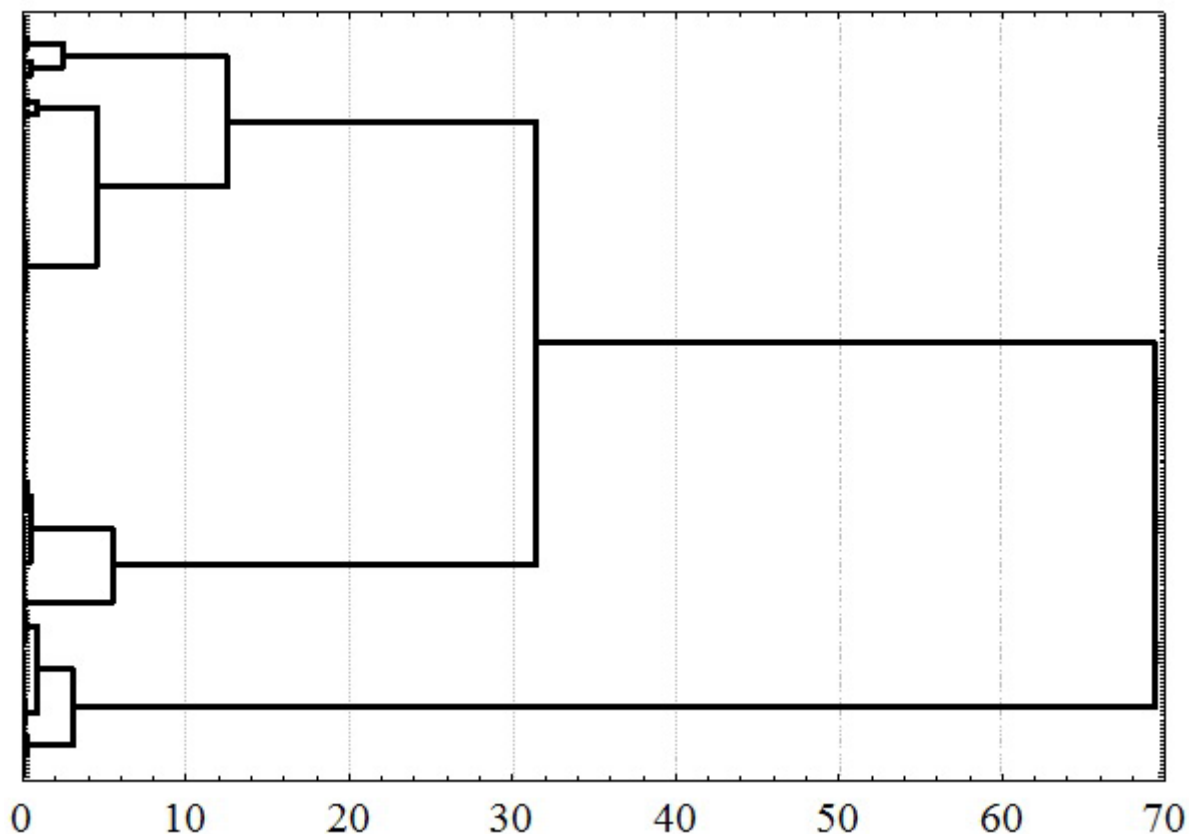


Рис. 1. Кластерный анализ биотопов по ценотическим особенностям.

соответствует представлению о моноценотической природе сообществ, что не в полной мере отражает реальную картину. Следует отметить, что по А. Л. Бельгарду (1947) сообщества могут быть представлены моноценозами, псевдомоноценозами и амфиценозами. Нами было выбрано решение с семью кластерами, расположение которых в дискриминантном пространстве представлено на рис. 2. Интерпретация канонических корней может быть сделана с помощью информации, которая содержится в таблице 2. Полученные результаты свидетельствуют о том, что кластер 1 может быть интерпретирован как болотный моноценоз; кластер 2 – лесной моноценоз; кластер 3 – лугово-степной амфиценоз; 4 – лугово-лесной амфиценоз; 5 – лесной псевдомоноценоз с элементами остепнения; 6 – лесостепной амфиценоз; 7 – степной моноценоз. Таким образом, указанные ценотические интерпретации кластеров формируют экологическое пространство, которое занимает таксоцэн дождевых червей степного Приднепровья. Установленные кластеры могут рассматриваться как дискретные переменные для дальнейшего анализа, которые описывают особенности ценотического пространства дождевых червей.

Таблица 2. Корреляция переменных и канонических корней

Переменные	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4
St	-0,76	0,42	-0,07	-0,49
Sil	0,70	-0,26	0,04	-0,66
Pr	-0,02	-0,86	0,47	0,19
Pal	0,02	-0,51	-0,86	-0,04

Полученные данные свидетельствуют о том, что суммарная численность сообществ дождевых червей подчиняется гамма-распределению (рис. 3А). Свойства этого распределения таковы, что из-



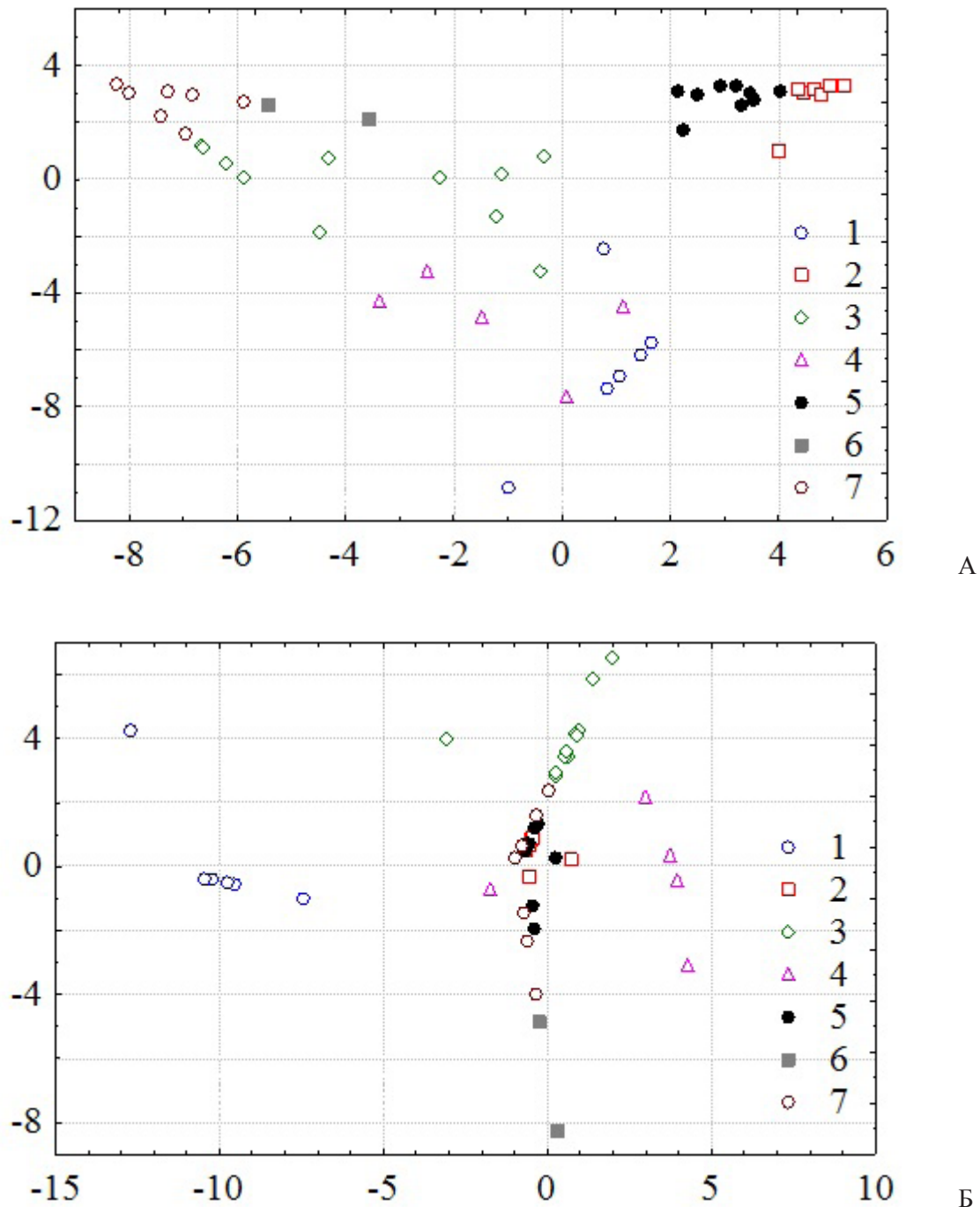


Рис. 2. Распределение кластеров в дискриминантном пространстве.  
Условные обозначения: А – канонические корни 1 (ось абсцисс) и 2 (ось ординат); Б – канонические корни 3 (ось абсцисс) и 4 (ось ординат).

влечение корня квадратного из натуральных данных позволяет перейти к величине, которая распределена в соответствии с нормальным законом (рис. 3Б). Соответственно, после такой трансформации данные могут быть использованы при параметрических методах статистического анализа.

Среднее арифметическое значение суммарной численности сообществ дождевых червей составляет 26,9 экз./м<sup>2</sup>, что в условиях сдвига распределения численности сообществ влево является завышенной оценкой среднего. Среднее геометрическое 17,9 экз./м<sup>2</sup> является состоятельной оценкой среднего при логнормальном распределении случайной величины. После оценки среднего и доверительного интервала данных, из которых извлечен корень квадратный, статистические оценки

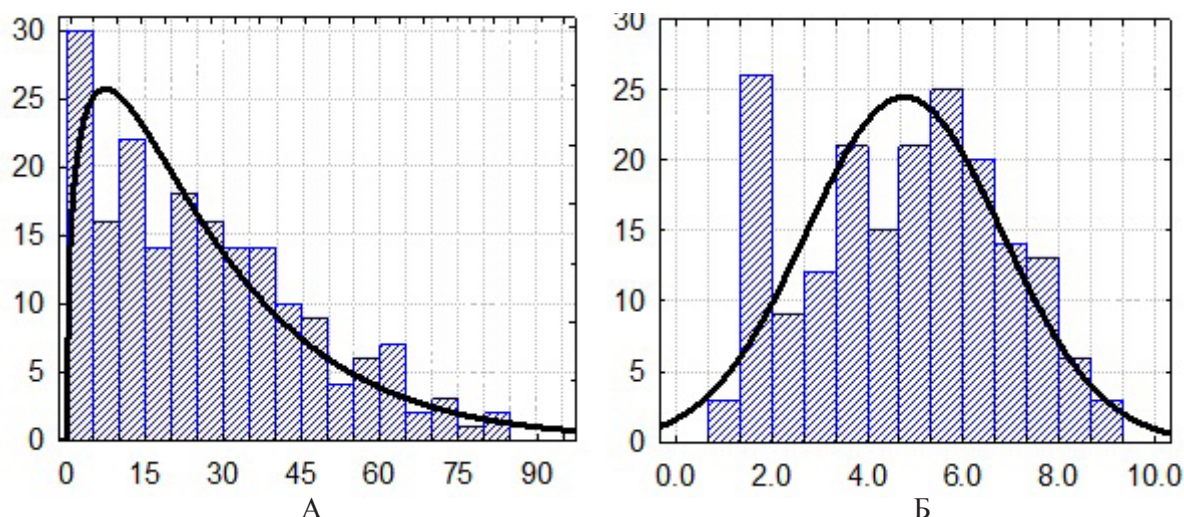


Рис. 3. Распределение суммарной численности сообществ дождевых червей.

Условные обозначения: А – в натуральном выражении (в экз./м<sup>2</sup>), линия – гипотетическое гамма-распределение (тест Колмогорова-Смирнова  $d = 0.08$ ,  $p = n.s.$ ); Б – корень квадратный из натуральных данных, линия – гипотетическое нормальное распределение (тест Колмогорова-Смирнова  $d = 0.07$ ,  $p = n.s.$ ).

были экспоненцированы, что дало оценку среднего 22,7 экз./м<sup>2</sup>, а 95 % доверительный интервал – 2,0–74,0 экз./м<sup>2</sup>.

Гистограммы распределения показателей  $\alpha$ -разнообразия сообществ дождевых червей являются явственно трехвершинными, что свидетельствует о их качественной гетерогенности (рис. 4). Можно выделить группы сообществ с низким разнообразием (1–2 вида), средним разнообразием (2–4 вида) и высоким разнообразием (5–8 видов). Эти группы на гистограммах имеют четкие границы, что позволяет предположить ценотическую дискретную, а не факторную континуальную природу, этих различий. Поэтому для дальнейшего анализа нами применена общая линейная модель, которая позволяет в качестве предикторов регрессии использовать как континуальные, так и дискретные переменные.

Общая линейная модель влияния на численность сообществ дождевых червей (после извлечения корня квадратного) таких параметров, как градации гигротопы, трофотопы, квадратов этих вели-

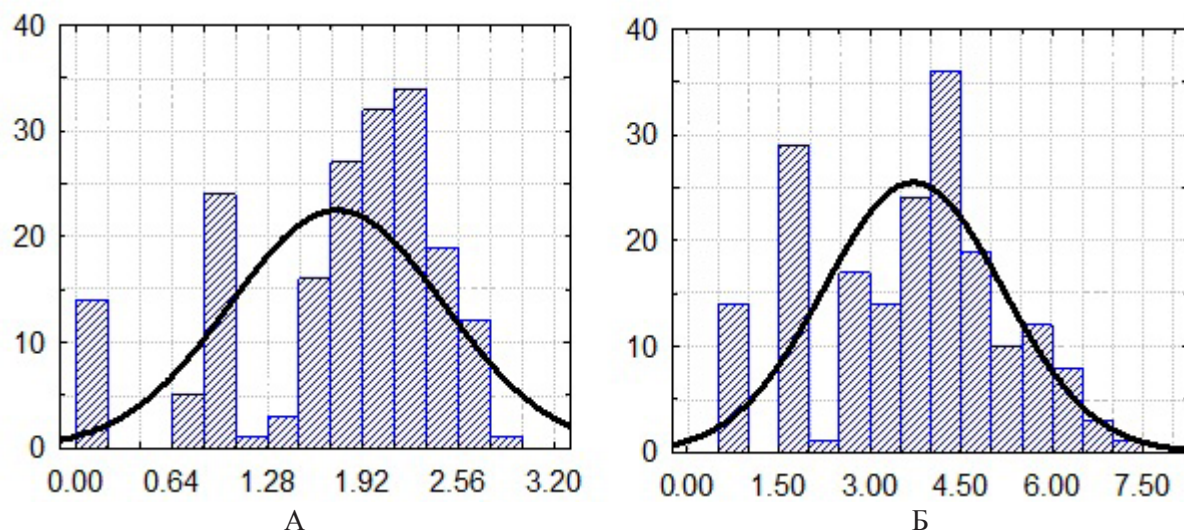


Рис. 4. Распределение показателей  $\alpha$ -разнообразия сообществ дождевых червей.

Условные обозначения: А – индекс Шеннона, линия – гипотетическое нормальное распределение (тест Колмогорова-Смирнова  $d = 0.16$ ,  $p < 0.01$ .); Б – эффективное число видов, линия – гипотетическое нормальное распределение (тест Колмогорова-Смирнова  $d = 0.11$ ,  $p < 0.01$ ).

чин и ценотической принадлежности биотопов может объяснить 72,4 % варьирования численности сообщества (табл. 3).

**Таблица 3. Общая линейная модель влияния гигротопы, трофотопы и ценотической принадлежности биотопа («кластер») на численность и разнообразие сообществ дождевых червей**

Предикторы	SS	DF	MS	F	p-уровень
Суммарная численность сообщества, $R^2 = 72,4$					
Коэффициент	6,25	1	6,25	5,42	0,02
Н	7,40	1	7,40	6,41	0,01
Т	6,88	1	6,88	5,97	0,02
Н <sup>2</sup>	1,99	1	1,99	1,72	0,19
Т <sup>2</sup>	2,32	1	2,32	2,01	0,16
Н·Т	12,32	1	12,32	10,69	0,00
Кластер	60,27	6	10,05	8,71	0,00
Ошибка	202,98	176	1,15	—	—
Индекс разнообразия Шеннона, $R^2 = 73,7$					
Коэффициент	0,53	1	0,53	3,95	0,05
Н	7,91	1	7,91	59,31	0,00
Т	3,59	1	3,59	26,93	0,00
Н <sup>2</sup>	3,83	1	3,83	28,68	0,00
Т <sup>2</sup>	0,79	1	0,79	5,89	0,02
Н·Т	0,58	1	0,58	4,32	0,04
Кластер	5,43	6	0,91	6,79	0,00
Ошибка	23,48	176	0,13	—	—

**Условные обозначения:** SS – сумма квадратов; DF – степени свободы; MS – средняя сумма квадратов; F – отношение Фишера; Н – гигротоп; Т – трофотоп; Кластер – кластеры, основанные на ценотической принадлежности биотопа

Статистически достоверными предикторами численности являются линейные члены, а также член, который описывает взаимодействие гигротопы и трофотопы (Н·Т). Графически зависимость общей численности от гигротопы и трофотопы представлена на рис. 5.

Численность сообществ дождевых червей достигает максимальных значений при сочетании условий влажности от гигромезофильных до гигрофильных и условий трофности эдафотопы от D<sub>c</sub> (липовые дубравы) до D<sub>n</sub> (бересто-ясеновые и вязо-ясеновые дубравы и ольсы). Особо низкая численность сообществ дождевых червей характерна для сочетания низкого уровня увлажнения эдафотопы, который сочетается с крайне бедными либо крайне богатыми условиями минерального питания эдафотопы. Первый вариант характерен для боровых песчаных террас речных долин, второй – для солонцово-солончаковых террас.

Регрессионная модель описывает 73,7 % вариабельности  $\alpha$ -разнообразия, выраженного с помощью индекса Шеннона. Все предикторы оказывают статистически достоверное влияние на изучаемую функцию. Это свидетельствует о том, что влияние гигротопы и трофотопы и разнообразие сообществ дождевых червей имеет четко выраженный нелинейный характер. Особенности этого влияния четко прослеживаются на графике (рис. 5). Максимальное разнообразие сообществ дождевых червей характерно для сочетания мезогигрофильных условий гигротопы и режима трофности D<sub>c</sub>, что соответствует типу леса липо-ясеновая дубрава со снытью.

Кластеры как дискретные маркеры ценоморфической структуры биогеоценоза являются статистически достоверными предикторами как численности, так и разнообразия сообществ дождевых червей. Наименьшей численностью и разнообразием характеризуются кластеры 1 (болотный моноценоз), 3 (лугово-степной амфиценоз) и 7 (степной моноценоз) (рис. 6).



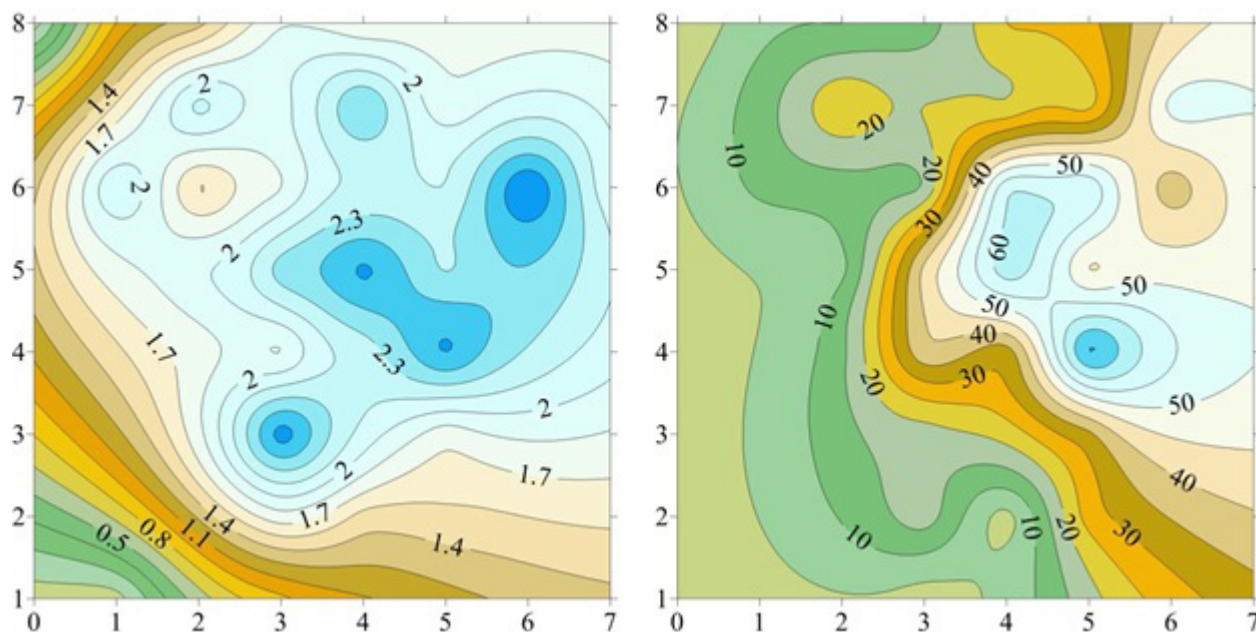


Рис. 5. Варьирование суммарной численности (слева, экз./м<sup>2</sup>) и разнообразия (бит/экз.) сообщества дождевых червей в пространстве условий влажности (гигротоп, ось абсцисс) и минерализации почвенного раствора (трофотоп, ось ординат).

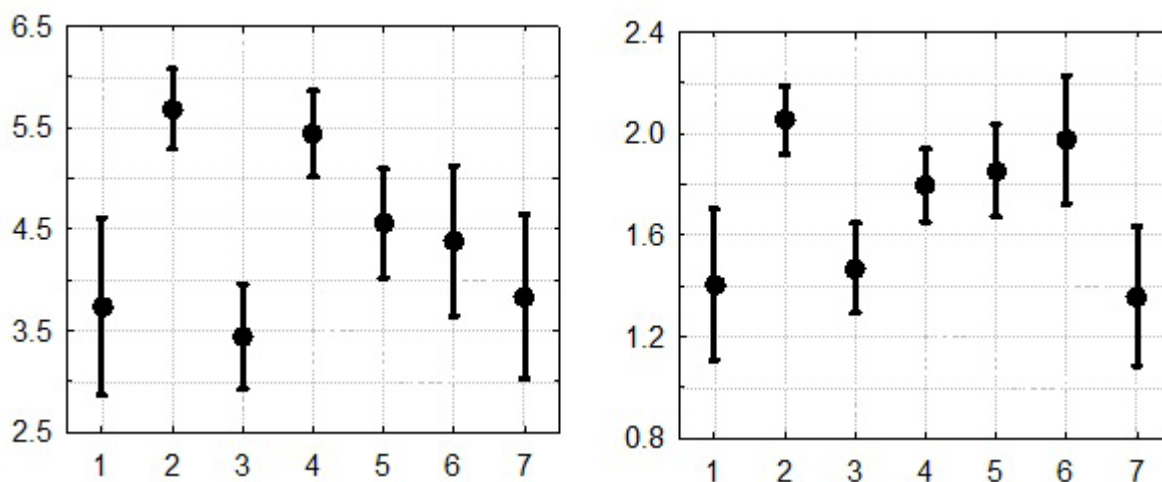


Рис. 6. Зависимость суммарной численности (А, трансформация – корень квадратный) и  $\alpha$ -разнообразия (Б, индекс Шеннона) сообществ дождевых червей от кластеров, установленных на основании ценотических особенностей биотопов (ось абсцисс).

Умеренные значения численности и разнообразия характерны для кластеров 4 (лугово-лесной амфиценоз), 5 (лесной псевдомоноценоз с элементами остепнения) и 6 (лесостепной амфиценоз), а высокие – для кластера 2 (лесной моноценоз). Следует отметить, что эти оценки сделаны с учетом влияния гигротопы и трофотопы и их взаимодействия. Иначе говоря, в подобных условиях влажности и трофности эдафотопы в лесном моноценозе численность и разнообразие сообществ дождевых червей будет выше, чем в прочих типах биогеоценозов. Обратное верно для степного и болотного моноценозов и лугово-степного амфиценоза: в них разнообразие и обилие при прочих равных условиях будет ниже, чем в прочих. В этом случае отличительной особенностью прочих является наличие лесной ценотической компоненты. Таким образом, присутствие лесной ценотической компоненты способствует увеличению численности и разнообразия сообществ дождевых червей.

Установлено, что разнообразие сообществ дождевых червей ( $\alpha$ -разнообразие) зависит от их суммарной численности (рис. 7).

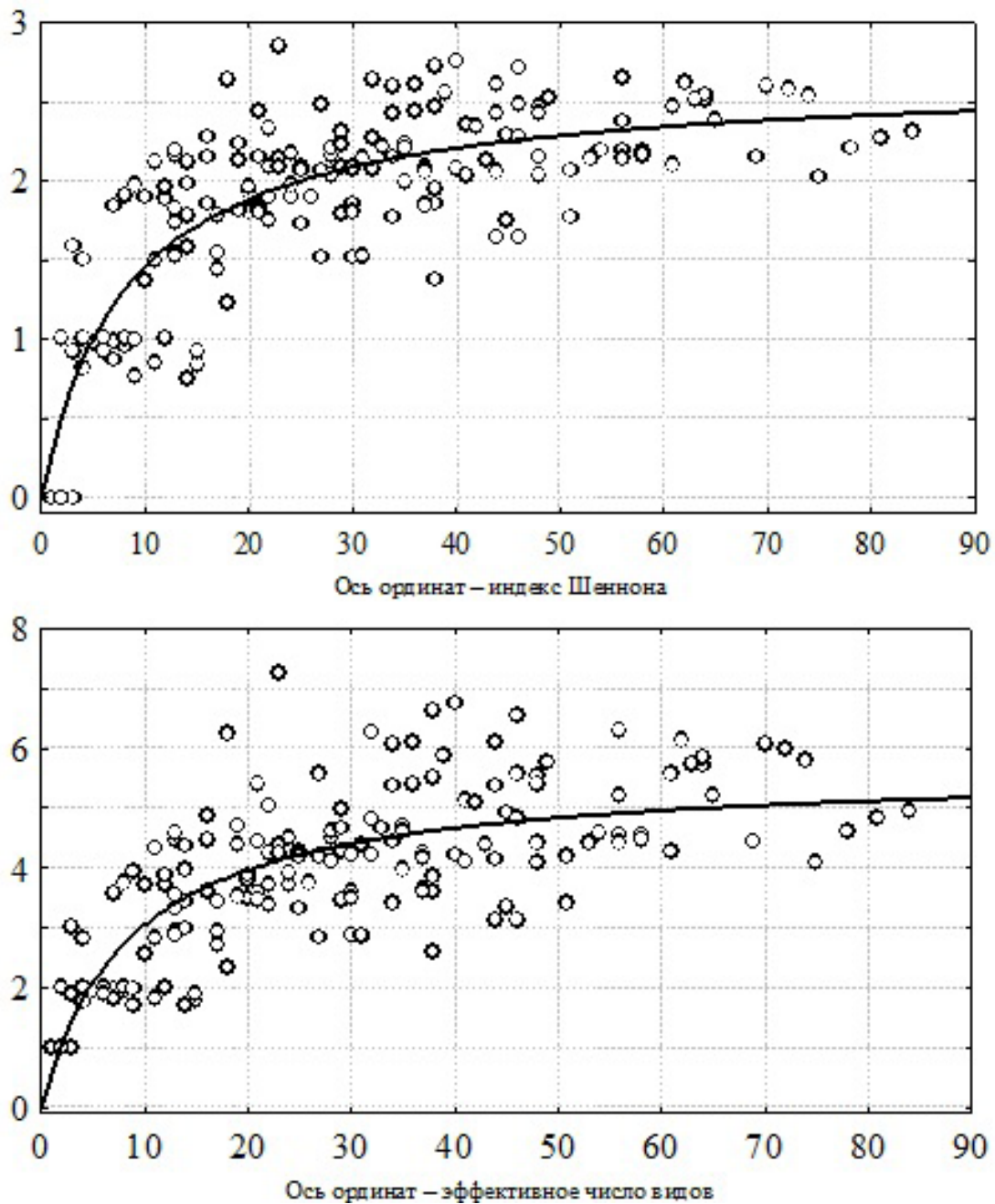


Рис. 7. Зависимость  $\alpha$ -разнообразия сообществ дождевых червей от их суммарной численности (ось абсцисс, экз./м<sup>2</sup>). Сплошной линией показано уравнение аппроксимации  $y = 2.7 \cdot x / (x + 8.3)$ ,  $R^2 = 0.74$  для индекса Шеннона и  $y = 5.7 \cdot x / (x + 8.6)$ ,  $R^2 = 0.64$  для эффективного числа видов.

Эта зависимость описывается кривой с насыщением: при увеличении численности сообщества дождевых червей от минимальных значений разнообразие резко увеличивается, но происходит постепенное замедление и при достижении некоторого уровня численности сообщества разнообразие больше не увеличивается. Моделью кривой с насыщением может быть уравнение Михаэлиса-Мэнтен.

Уравнение Михаэлиса-Мэнтен с численностью сообщества в качестве аргумента способно описать 74 % варьирования индекса Шеннона и 64 % варьирования эффективного числа видов. При численности 8,3 и 8,6 экз./м<sup>2</sup> достигаются половинные уровни разнообразия сообщества по индексу Шеннона и по эффективному числу видов соответственно. Уровнем насыщения показателей разнообразия являются 2,7 бит/экз. и 5,7 видов соответственно.



Таблица результатов анализа девиации включает перевод девиации в  $^1H$  и  $^1D$  (табл. 4), что позволяет провести ряд интерпретаций и сравнений. Модель MDM включает (1) константу 1 ( $\gamma$ -разнообразие), (2) гигротоп (H), (3) тоже и трофотоп (T), (4) тоже и квадрат гигротоп (H<sup>2</sup>), (5) тоже и квадрат трофотоп (T<sup>2</sup>), (6) тоже и произведение трофотоп и гигротоп (H·T), (7) тоже и кластеры и (8) сайты ( $\alpha$ -разнообразие).

**Таблица 4. Анализ девиации, энтропии и разнообразия сообществ дождевых червей в соответствии с MDM-подходом**

Модель	DF	DF-Diff	Dev	Dev-Diff	Ent	Ent-Diff	p-уровень	Div	Div-Ratio
$\gamma$ -разнообразие	2805	–	773.21	–	2.06	–	0.00	7.82	–
H	2790	15	706.12	67.09	1.88	0.18	0.01	6.54	1.20
H+T	2775	15	671.90	34.21	1.79	0.09	0.01	5.97	1.10
H+ H <sup>2</sup> +T	2760	15	641.50	30.41	1.71	0.08	0.01	5.51	1.08
H+H <sup>2</sup> +T+T <sup>2</sup>	2745	15	635.79	5.71	1.69	0.02	0.01	5.42	1.02
H+H <sup>2</sup> +T+T <sup>2</sup> +H·T	2730	15	631.53	4.26	1.68	0.01	0.22	5.36	1.01
Cluster+H+H <sup>2</sup> +T+T <sup>2</sup> +H·T	2640	90	596.45	35.07	1.59	0.09	0.01	4.89	1.10
$\alpha$ -разнообразие	0	2640	495.07	101.38	1.32	0.27	1.00	3.73	1.31

**Условные обозначения:** Cluster – кластеры, основанные на биогеоценотических ценоморфах; H – гигротоп; T – трофотоп; DF – степени свободы; DF-Diff – изменения степеней свободы; Dev – девиация; Dev-Diff – изменение девиации; Ent – энтропия; Ent-Diff – изменение энтропии; p-уровень – уровень значимости, основанный на последовательном пермутационном тесте; Div – разнообразие; Div-Ratio – изменение разнообразия

Как показал пермутационный тест, влияние гигротоп, трофотоп и их квадратов, а также цено-тических особенностей, являются статистически достоверными ( $p < 0.01$ ). Произведение гигротоп и трофотоп являются статистически недостоверными предикторами ( $p = 1.00, 1.00$  и  $0.36$  соответственно). Это свидетельствует о том, что распределение всех видов дождевых червей хорошо может быть аппроксимировано несимметричными моделями ниш неравной ширины вдоль как ординаты влажности, так и ординаты трофности (De'ath, 2012).

Анализ таблицы девиации включает перевод девиаций в показатели  $^1H$  и  $^1D$  (De'ath, 2012). Последовательный анализ эффектов свидетельствует о том, что цено-тические особенности место-обитаний определяют 12,61 % (0,09) всей имеющейся энтропии (2,06–1,32), гигротоп – 24,12 %, трофотоп – 12,30 %. Квадратичный член гигротоп определяет 10,93 %, а трофотоп – 2,05 %. Взаимодействие гигротоп и трофотоп определяет всего 1,53 % энтропии сообщества дождевых червей. Сайты ( $\alpha$ -разнообразие) определяют 36,45 % энтропии. Это позволяет предположить, что существуют другие факторы, которые влияют на разнообразие сообществ дождевых червей, чем режим влажности, трофности эдафотоп и цено-тические особенности местообитания.

Если полученные результаты выразить в терминах разнообразия, то  $\gamma$ -разнообразие равно 7,82 (возможное максимальное значение равно 16), а  $\alpha$ -разнообразие равно 3,73 (возможное минимальное значение равно 1). Отношение этих значений дает  $\beta$ -разнообразие 2,09 (возможный диапазон – 1–16). В общей редукции числа видов  $7,82 - 3,73 = 4,09$ , фактором цено-тических особенностей местообитания обусловлена редукция 0,48 вида, гигротоп – 1,28, трофотоп – 0,57, их квадратичными членами – 0,46 и 0,08 видов соответственно, а фактором взаимодействия гигротоп и трофотоп – 0,06 вида.

Величина  $^1H$  может быть аддитивно фракционирована между видами (рис. 8).

На этом рисунке видно то, как цено-тические особенности биотопа, гигротоп и трофотоп определяют энтропию для изученных видов дождевых червей. Так, энтропия *Aporrectodea rosea* в значительной степени определяется гигротопом, и практически не зависит от трофотоп и цено-тических особенностей биотопа. Энтропия *Aporrectodea trapezoids* примерно в равной степени определяется

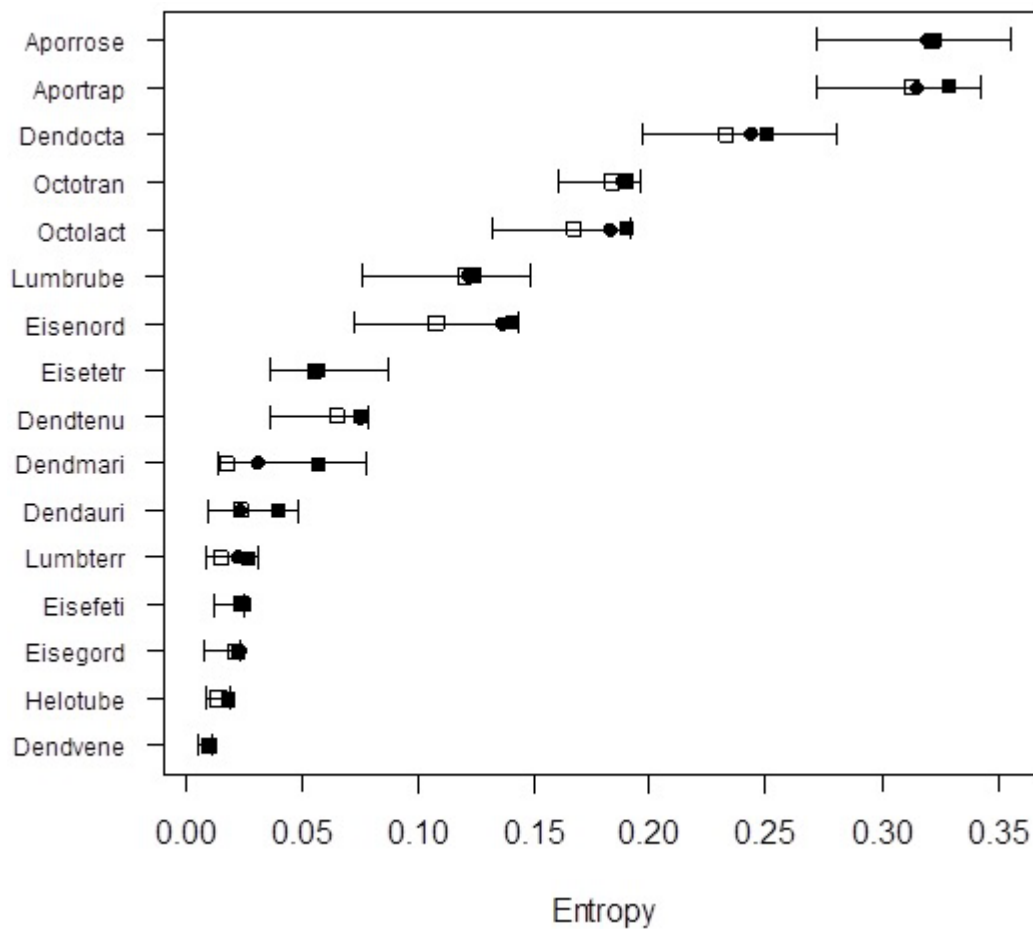


Рис. 8. Фракционирование энтропии между видами. Максимальное значение диапазона – фракция вида в  $\gamma$ -разнообразии, минимальное значение – в  $\alpha$ -разнообразии; черный квадрат – энтропия, обусловленная гигротопом; черный круг – энтропия, обусловленная трофотопом; прозрачный квадрат – ценотическая энтропия.

**Условные обозначения:** Aporrose – *Aporrectodea rosea*; Aportrap – *Aporrectodea trapezoides*; Dendauri – *Dendrobaena auriculatus*; Dendmari – *Dendrobaena mariupolienis*; Dendocta – *Dendrobaena octaedra*; Dendtenu – *Dendrodrilus rubidus tenuis*; Dendvene – *Dendrobaena veneta*; Eisefeti – *Eisenia fetida*; Eisegord – *Eisenia gordejefi*; Eisenord – *Eisenia nordenskioldi*; Eisetetr – *Eiseniella tetraedra*; Helotube – *Helodrilus tuberculatus*; Lumbrube – *Lumbricus rubellus*; Lumbterr – *Lumbricus terrestris*; Octolact – *Octolasion lacteum*; Octotran – *Octodrilus transpadanus*.

гигротопом и трофотоп и в меньшей степени – ценотическими особенностями биотопа. Для *Eisenia nordenskioldi* напротив, роль ценотических факторов является наиболее важной.

MDM-подход позволяет сделать прогноз доли видов в структуре сообщества дождевых червей, который можно отобразить в пространстве ординаты гигротопы и трофотопы (рис. 9–12).

Полученные результаты свидетельствуют о специфическом местоположении экологических ниш дождевых червей в экологическом пространстве, которое задается ординатами увлажнения (гигротоп) и минерального питания (трофотоп). Дождевой червь *Aporrectodea rosea* чувствителен к гигротопу и толерантен к трофотопу. Доля его численности в сообществе достигает максимальных значений при засушливых режимах увлажнения. Этот результат не стоит связывать с абсолютной численностью этого вида дождевых червей, которая достигает максимальных значений в мезофильных условиях. Из всех видов дождевых червей *Aporrectodea rosea* является одним из наиболее устойчивым к ксерофильным условиям эдафотопы. В проекции ординаты трофности наблюдаются два максимума доли *Aporrectodea rosea* в структуре сообщества дождевых червей – в мегатрофной части диапазона трофности, которая соответствует степным зональным сообществам и олиготрофной части диапазона, которая соответствует борovým сообществам.

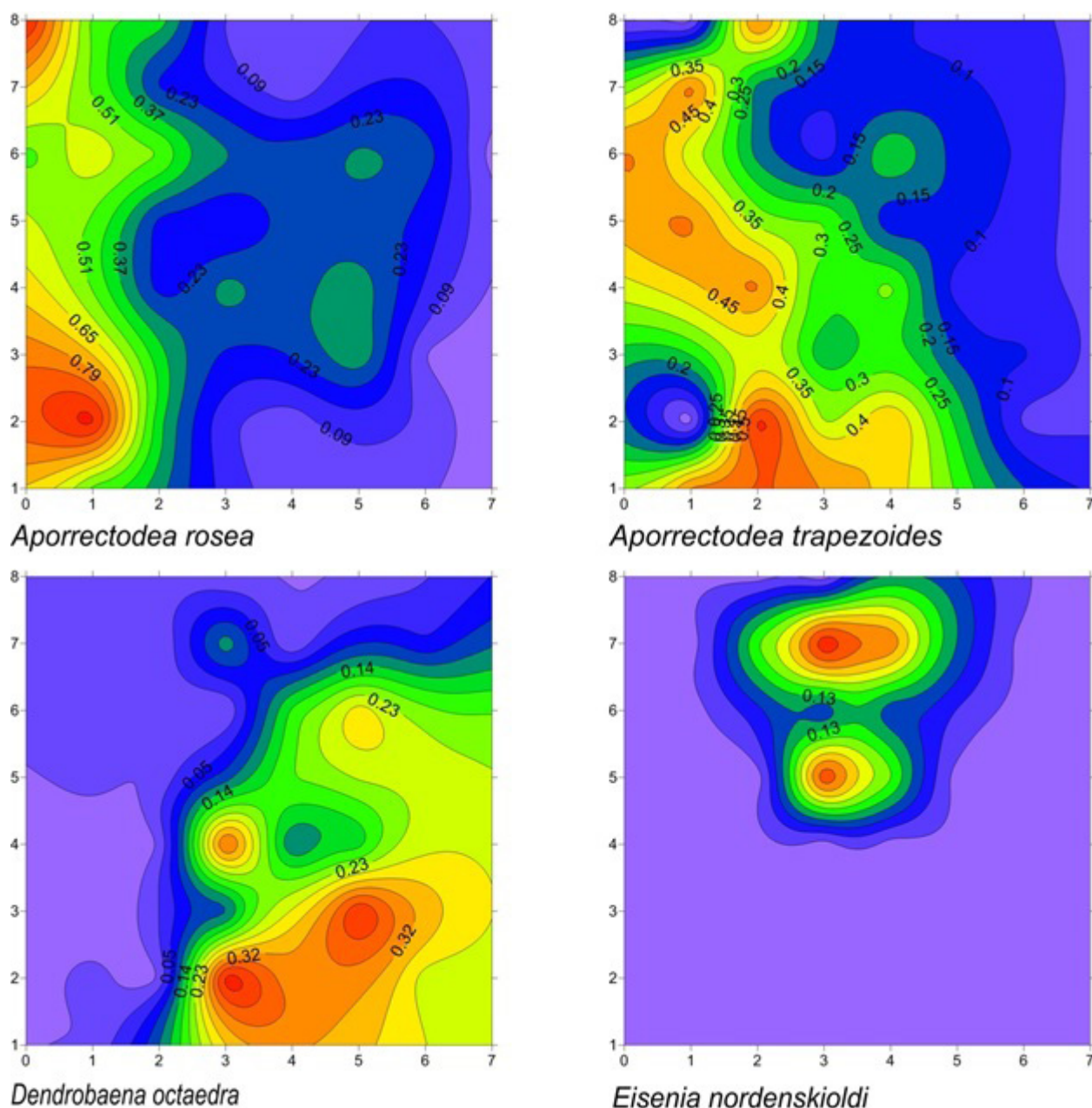


Рис. 9. Прогноз доли дождевых червей *Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea trapezoides*, *Dendrobaena octaedra* и *Eisenia nordenskioldi* в структуре сообщества дождевых червей на основании MDM-подхода в пространстве гигротопы (ось абсцисс) и трофотопы (ось ординат).

В сообществе дождевых червей *Aporrectodea trapezoides* играет наиболее важную роль в условиях ксеромезофильных стадий в относительно бедных почвах. При условии более засушливого эдафотопы черви тяготеют к более богатым почвам. Зоны оптимумов *Aporrectodea rosea* и *Aporrectodea trapezoides* сопряжены между собой в экологическом пространстве так, что зона оптимума *Aporrectodea trapezoides* занимает несколько более влажные стадии, в сравнении с *Aporrectodea rosea*.

В сравнении с предыдущими двумя видами *Dendrobaena octaedra* достигает максимальной роли в сообществе в более влажных местообитаниях с умеренным или бедным трофическим режимом эдафотопы. Зона оптимума в проекции ординаты увлажнения находится в мезофильных и гигромезофильных условиях, а в проекции ординаты минерального питания — в олиго- или мезоолиготрофных стадиях.



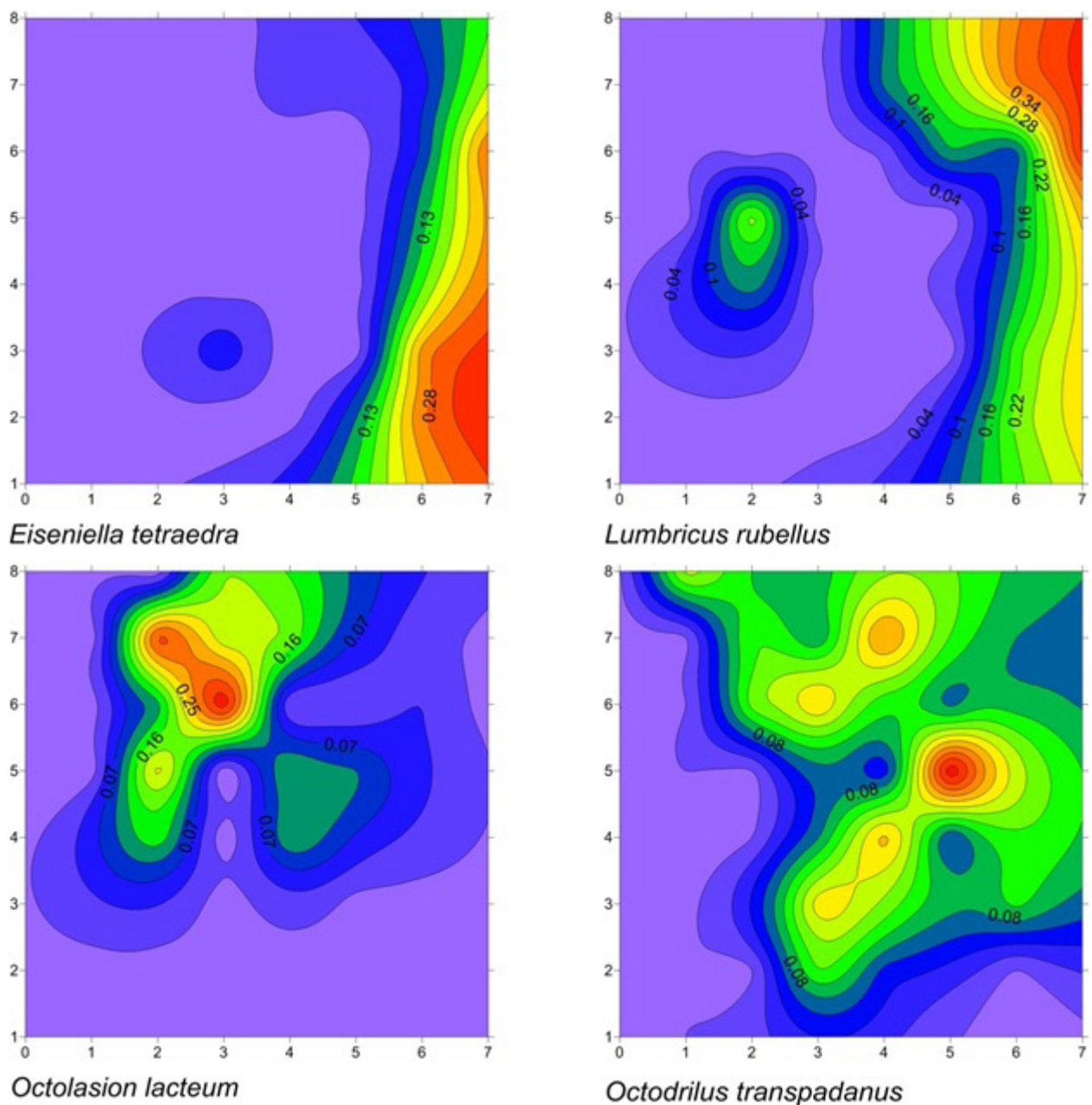


Рис. 10. Прогноз доли дождевых червей *Eiseniella tetraedra*, *Lumbricus rubellus*, *Octolasion lacteum* и *Octodrilus transpadanus* в структуре сообщества дождевых червей на основании MDM-подхода в пространстве гигротоп (ось абсцисс) и трофотоп (ось ординат).

Зона оптимума *Eisenia nordenskioldi* компактна и имеет четкую локализацию в мезофильных мезо- и мегатрофных стациях. Дождевой червь *Eiseniella tetraedra* предпочитает ультрагигрофильные стации и достаточно широкий диапазон условий трофности эдафотоп. В крайне влажных условиях этот вид предпочитает более мегатрофные стации. При уменьшении влажности эдафотоп вид может расселяться в более широком диапазоне условий трофности.

Дождевой червь *Lumbricus rubellus* также предпочитает влажные местообитания, но его можно отнести не к ультрагигрофилам, а к гигрофилам. Кроме того, этот вид отличается склонностью заселять мегатрофные стации, именно в пределах которых его гигропреферендум существенно расширяется.

Для кальцефильного *Octolasion lacteum* экологический оптимум установлен в мезофильных и мегатрофных стациях. Зона оптимума достаточно четко очерчена.

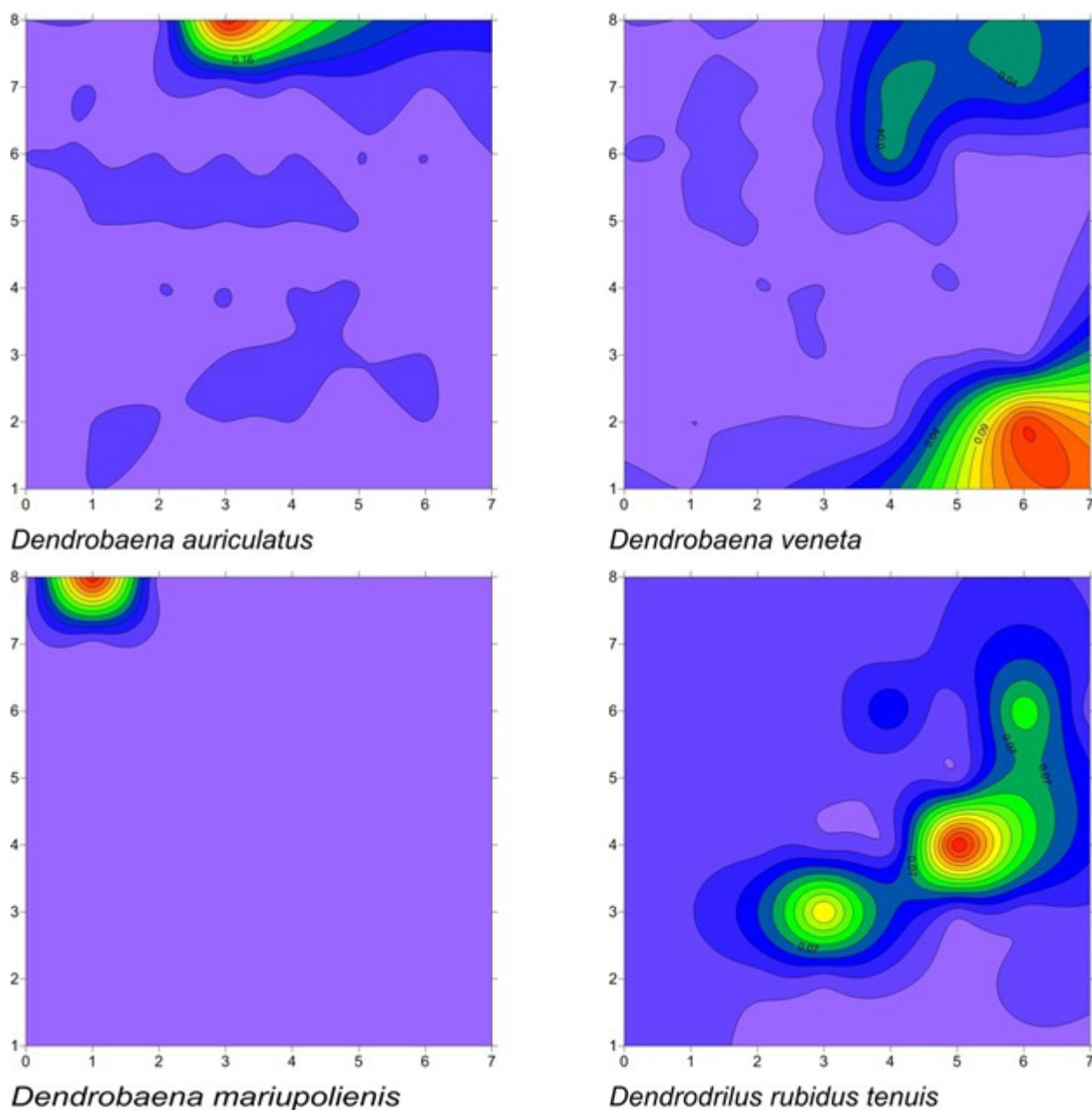


Рис. 11. Прогноз доли дождевых червей *Dendrobaena auriculatus*, *Dendrobaena veneta*, *Dendrobaena mariupolienis* и *Dendrodrilus rubidus tenuis* в структуре сообщества дождевых червей на основании MDM-подхода в пространстве гигротопы (ось абсцисс) и трофотопы (ось ординат).

Значительную часть всего экологического пространства, выраженного ординатами влажности и трофности, занимает дождевой червь *Octodrilus transpadanus*. Его оптимум находится в мезогигрофильных мезомегатрофных стациях. Крайние условия влажности (как переувлажнение, так и сухость) значительно ограничивают распространение этого вида. Также лимитирующее влияние оказывает олиготрофный режим эдафотопы.

В мезофильных мегатрофных условиях встречен *Dendrobaena auriculatus*, но этот вид очень редок в степном Приднпровье и действительные экологические предпочтения этого вида очень сложно верно оценить из имеющегося материала. Дождевой червь *Dendrobaena veneta* характеризуется экологическим оптимумом, который занимает гигрофильные мезоолиготрофные стации. Для *Dendrobaena mariupolienis* характерны ксерофильные мегатрофные стации.



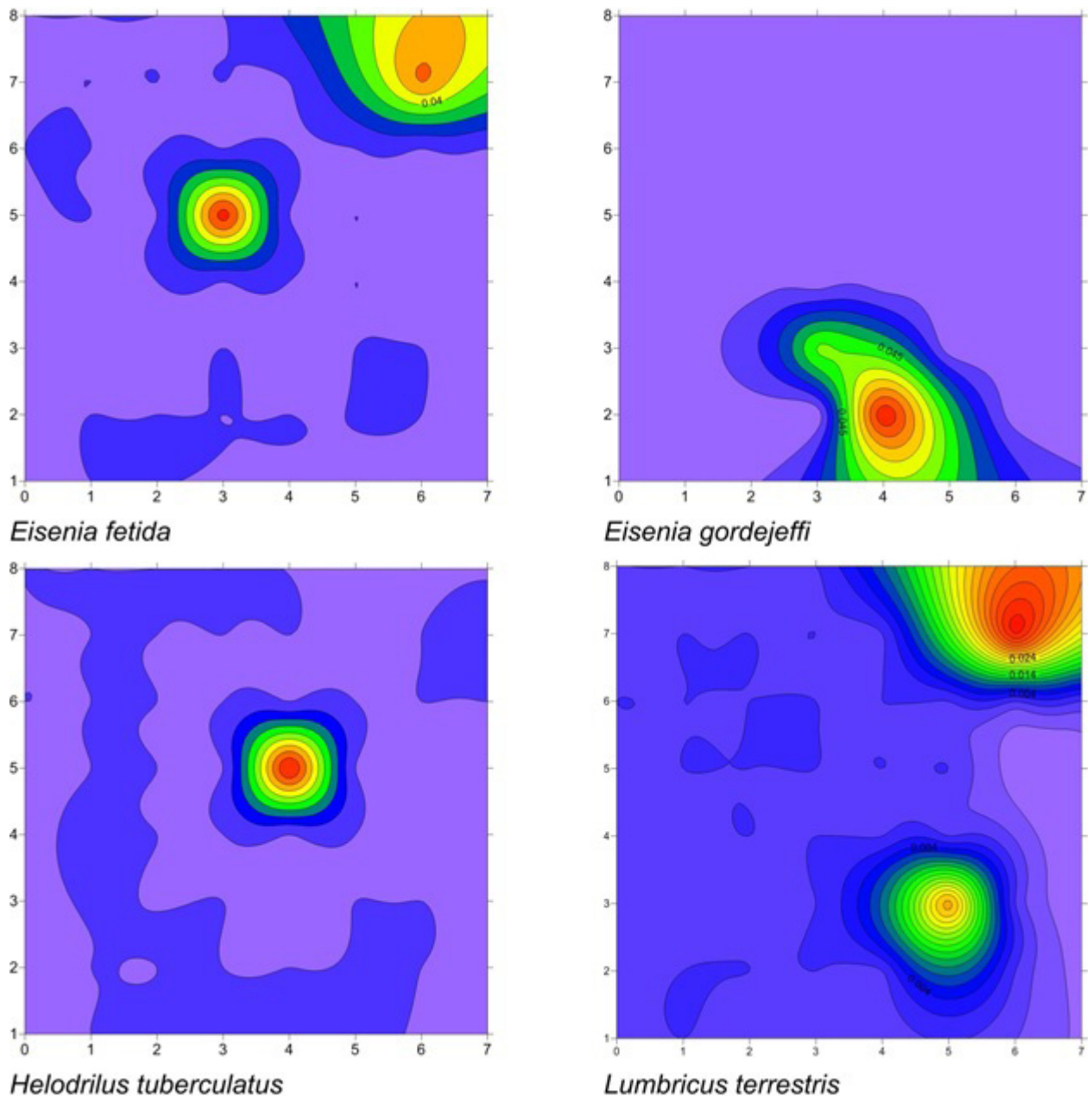


Рис. 12. Прогноз доли дождевых червей *Eisenia fetida*, *Eisenia gordejefi*, *Helodrilus tuberculatus* и *Lumbricus terrestris* в структуре сообщества дождевых червей на основании MDM-подхода в пространстве гигротоп (ось абсцисс) и трофотоп (ось ординат).

Дождевой червь *Dendrodrilus rubidus tenuis* встречается в разлагающейся древесине, что в некоторой степени объясняет сложную конфигурацию его экологического ареала в пространстве, заданном ординатами влажности и трофности эдафотоп. Зона оптимума этого вида находится в мезогигрофильных мегамезотрофных стациях, однако отдельные локалитеты с повышенной долей этого вида в структуре сообщества дождевых червей находится в области мезофильных и олигомезотрофных стаций, а также в области гигрофильных и мезомегатрофных стаций.

Дождевой червь *Eisenia fetida* в природных условиях также встречается в местах концентрации разлагающейся древесной растительности. В этом случае мы также наблюдаем «дизруптивный» экологический ареал. Можно установить две зоны оптимума для *Eisenia fetida*: это гигрофильные мегатрофные стации и мезофильные мезотрофные стации.

Дождевой червь *Eisenia gordejjeffi* характеризуется экологическим оптимумом в мезогигрофильных олигомезотрофных стациях. При увеличении сухости эдафотопы преферендум по ординате трофности сдвигается в направлении мезотрофных стацій.

Экологический оптимум дождевого червя *Helodrilus tuberculatus* находится в области мезофильных мезо- и мега мезотрофных стацій.

Дождевой червь *Lumbricus terrestris* редко встречается в естественных биогеоценозах степного Приднeпровья, но относительно широко распространен в урбанизированных экосистемах. Вероятно, это обстоятельство может объяснить его дизруптивный экологический ареал. Один оптимум вида соответствует гигрофильным олиготрофным стациям, другой – мезогигрофильным–ультрагигрофильным мегатрофным стациям.

Основываясь на MDM-подходе, прогнозные значения долей видов в структуре сообщества дождевых червей могут использоваться для нахождения средних взвешенных значений гигротопы и трофотопы. Эти значения могут рассматриваться как координаты центроида экологической ниши видов дождевых червей в пространстве, заданном ординатами влажности и трофности эдафотопы (табл. 4). На основе оценок координат центроидов экологической ниши можно качественно оценить эти ниши в терминах экоморф, а именно гигроморф и трофоценоморф (Жуков, 2007). Полученные результаты свидетельствуют о том, что среди гигроморф дождевых червей ксерофилами являются 2 вида – *Dendrobaena auriculatus* и *Dendrobaena mariupolienis*, мезофилами являются 9 видов – *Apor-*

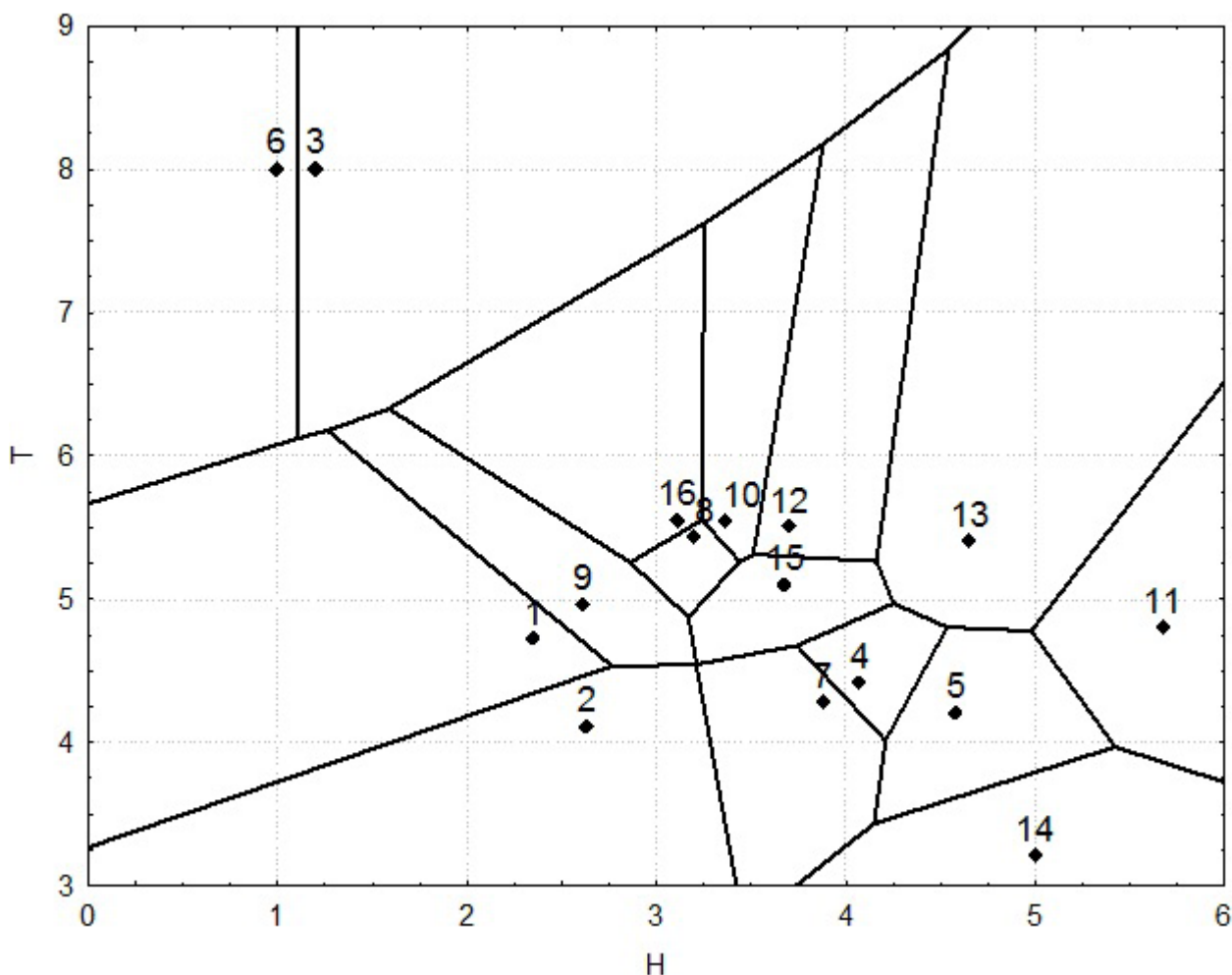


Рис. 13. Распределение экологического пространства между видами дождевых червей

**Условные обозначения:** 1 – *Aporrectodea rosea*; 2 – *Aporrectodea trapezoids*; 3 – *Dendrobaena auriculatus*; 4 – *Dendrobaena octaedra*; 5 – *Dendrobaena veneta*; 6 – *Dendrobaena mariupolienis*; 7 – *Dendrodrilus rubidus tenuis*; 8 – *Eisenia fetida*; 9 – *Eisenia gordejjeffi*; 10 – *Eisenia nordenskioldi*; 11 – *Eiseniella tetraedra*; 12 – *Helodrilus tuberculatus*; 13 – *Lumbricus rubellus*; 14 – *Lumbricus terrestris*; 15 – *Octodrilus transpadanus*; 16 – *Octolasion lacteum*.

*rectodea rosea*, *Aporrectodea trapezoids*, *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia fetida*, *Eisenia gordejefi*, *Eisenia nordenskioldi*, *Helodrilus tuberculatus*, *Octodrilus transpadanus*, *Octolasion lacteum*, гигрофилами являются 4 вида – *Dendrobaena veneta*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *Lumbricus rubellus*, *Lumbricus terrestris*, ультрагигрофилом является 1 вид – *Eiseniella tetraedra*. В свою очередь, среди трофоценоморф к олиготрофоценоморфам относится 1 вид – *Lumbricus terrestris*, к олигомезотрофоценоморфам относятся 4 вида – *Dendrobaena veneta*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *Dendrobaena octaedra*, *Aporrectodea trapezoides*, к мезотрофоценоморфам относятся 9 видов – *Lumbricus rubellus*, *Eisenia fetida*, *Eisenia gordejefi*, *Eisenia nordenskioldi*, *Helodrilus tuberculatus*, *Octodrilus transpadanus*, *Octolasion lacteum*, *Eiseniella tetraedra*, *Aporrectodea rosea*, к мегатрофоценоморфам относятся 2 вида – *Dendrobaena auriculatus* и *Dendrobaena mariupolienis*.

Координаты центроидов экологических ниш дождевых червей могут быть использованы для построения их ареалов в экологическом пространстве с помощью диаграмм Вороного (рис. 13). Полученное графическое представление дает интересную информацию для понимания организации распределения экологического пространства в пределах сообщества дождевых червей. Дождевые черви неравномерно распределены в экологическом пространстве, что свидетельствует из наличия

**Таблица 5. Гигро- и трофоценопреферендумы дождевых червей и их гигроморфы и трофоценоморфы**

Вид	Гигротоп			Гигроморфа	Трофотоп			Трофоценоморфа
	Среднее	Персентиль			Среднее	Персентиль		
		10 %	90 %			10 %	90 %	
<i>Aporrectodea rosea</i>	2,35	1,00	5,00	Мезофил	4,72	2,00	8,00	Мезотрофоценоморфа
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	2,64	1,00	5,00	Мезофил	4,10	1,00	6,00	Олигомезотрофоценоморфа
<i>Dendrobaena auriculatus</i>	1,20	0,00	3,00	Ксерофил	8,00	8,00	8,00	Мегатрофоценоморфа
<i>Dendrobaena octaedra</i>	4,07	3,00	6,00	Мезофил	4,41	2,00	6,00	Олигомезотрофоценоморфа
<i>Dendrobaena veneta</i>	4,58	2,00	6,00	Гигрофил	4,20	2,00	7,00	Олигомезотрофоценоморфа
<i>Dendrobaena mariupolienis</i>	1,00	1,00	1,00	Ксерофил	8,00	8,00	8,00	Мегатрофоценоморфа
<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i>	3,88	3,00	5,00	Гигрофил	4,27	4,00	6,00	Олигомезотрофоценоморфа
<i>Eisenia fetida</i>	3,20	1,00	5,00	Мезофил	5,43	4,00	7,00	Мезотрофоценоморфа
<i>Eisenia gordejefi</i>	2,62	2,00	4,00	Мезофил	4,96	2,00	6,00	Мезотрофоценоморфа
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	3,37	3,00	4,00	Мезофил	5,54	5,00	7,00	Мезотрофоценоморфа
<i>Eiseniella tetraedra</i>	5,68	4,00	7,00	Ультрагигрофил	4,80	3,00	6,00	Мезотрофоценоморфа
<i>Helodrilus tuberculatus</i>	3,71	3,00	4,00	Мезофил	5,50	5,00	6,00	Мезотрофоценоморфа
<i>Lumbricus rubellus</i>	4,65	2,00	7,00	Гигрофил	5,40	4,00	6,00	Мезотрофоценоморфа
<i>Lumbricus terrestris</i>	5,00	5,00	5,00	Гигрофил	3,21	3,00	3,00	Олиготрофоценоморфа
<i>Octodrilus transpadanus</i>	3,68	2,00	5,00	Мезофил	5,10	3,00	7,00	Мезотрофоценоморфа
<i>Octolasion lacteum</i>	3,11	2,00	5,00	Мезофил	5,55	4,00	7,00	Мезотрофоценоморфа

агрегаций видов. Наиболее разнообразным является комплекс видов *Eisenia fetida*, *Eisenia nordenskioldi*, *Helodrilus tuberculatus*, *Octodrilus transpadanus* и *Octolasion lacteum*, который тяготеет к мезофильным мезотрофным стациям.

Преобладающими по частоте встречаемости и численности в локальных сообществах являются *Aporrectodea rosea* и *Aporrectodea trapezoids*. Следует отметить, что в комплекс с указанными видами можно отнести редкий вид *Eisenia gordejefi*. Комплекс дендрофильных видов составляют *Dendrobaena octaedra*, *Dendrobaena veneta* и *Dendrodrilus rubidus tenuis*. Маргинальные позиции в экологическом пространстве занимают редкие виды *Dendrobaena auriculatus* и *Dendrobaena mariupolienis* (ксерофильные и мегатрофные стации). Маргинальные позиции в наиболее увлажненном участке спектра занимают отдельные виды, экологические ниши которых дифференцируются по ординате трофности: *Lumbricus terrestris* (олиготрофоценоморфа, гигрофил), *Eiseniella tetraedra* (олигомезотрофоценоморфа, ультрагигрофил) и *Lumbricus rubellus* (олигомезотрофоценоморфа, гигрофил).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Дождевые черви являются важным компонентом почвенных экосистем (Гиляров, 1965; Стриганова, 1980; Иванців, 2007; Жуков, 2004; Жуков та ін., 2007). Разнообразие использования почвенными животными среды обитания позволяет установить три пространственно-временных экосистемы, связанные между собой только потоком органического вещества и кислородом, производимого высшими растениями и водорослями: бактериально-водорослево-протозойная, фунгиально-микроартроподная и люмбрицидно-растительная (Покаржевский, Терыще, 1993). Границы последней экосистемы совпадают с границами биогеоценоза. Люмбрицидно-растительная экосистема обладает своей внутренней организацией, которую можно выявить с помощью экоморфического анализа (Жуков, 2009). Таким образом, в пространственном и временном аспектах динамика сообществ дождевых червей сопряжена с размерностью биогеоценоза. В своей работе мы приняли за основу представление о типах биогеоценозов степной зоны Украины А. Л. Бельгарда (1950; 1971).

По А. Л. Бельграду (1950, 1971) тип биогеоценоза определяется как сочетание гиротопы и трофотопы, также учитывается фактор поёмности. Необходимо отметить, что сложность биогеоценозического покрова с высокой степенью обобщения может быть отражена понятием тип биогеоценоза. Для разрешения этой проблемы А. Л. Бельградом введено понятие об амфиценозе – биогеоценозе, который имеет сложную природу, т.е. в котором сочетаются в разных соотношениях признаки лесного, степного, лугового или болотного типов круговоротов веществ.

В изучаемом регионе (степное Приднпровье) обнаружено 16 видов дождевых червей. Биогеоценозы, где были установлены дождевые черви, охарактеризованы в терминах гироморфической, трофоморфической и ценоморфической структур фитоценозов. Данный перечень можно рассматривать как выборку из генеральной совокупности местообитаний, занимаемых дождевыми червями. Кластерный анализ ценоморфических структур позволил установить характерные для сообществ дождевых червей композиции биогеоценозов, определяемых соотношениями основных типов круговорота веществ: болотный моноценоз, лесной моноценоз, лугово-степной амфиценоз, лугово-лесной амфиценоз, лесной псевдомоноценоз с элементами остепнения, лесостепной амфиценоз, степной моноценоз. Данные ценозотические единицы использованы как маркеры ценозотического разнообразия биогеоценозов, где обитают сообщества дождевых червей.

Дождевые черви чувствительны к влажности почвы (Іванців, 2003). На биогеоценозотическом уровне эта зависимость может быть выражена через влияние гиротопы на структуру сообществ дождевых червей (Жуков и др., 2007; Кунах и др., 2008). Почвенная влажность лимитирует встречаемость дождевых червей в горизонтальном и вертикальном направлении (Beylich, Graefe, 2002). Засуха оказывает отрицательный эффект на дождевых червей, так как они не имеют защитных структур, защищающих от испарения, и быстро высыхают в засушливых условиях (Гиляров, 1949; 1970). Избыток влаги может также оказывать негативное влияние. Дождевые черви способны выживать до нескольких месяцев под водой при наличии растворенного в воде кислорода (Roots, 1956). Некоторые виды дождевых червей могут выживать с помощью анаэробного метаболизма до двух дней при аноксии (Beylich, Graefe, 2002). Помимо влажности, почвенная кислотность рассматривается как



имеющая решающее значение в распределении дождевых червей (Healy, 1980). Абиотические факторы, в том числе и влажность, могут иметь различную значимость в различных ценозах (Beylich, Graefe, 2002).

Также известна зависимость дождевых червей от гранулометрического состава почв (Іванців, 2007). Трофность эдафотопов тесно коррелирует с механическим составом: легкие почвы представляют бедные эдафотопы, тяжелые – богатые вплоть до засоленных. Трофотоп влияет на сообщества дождевых червей (Жуков, Пилипенко, 2004; Жуков, 2007; Жуков и др., 2008).

Ординаты гигротопов и трофности, которые определяют тип биогеоценоза, а также ценотические особенности, определяют весьма значительную компоненту варьирования обилия сообщества дождевых червей и его  $\alpha$ -разнообразия по Шеннону – 72,4 и 73,7 % соответственно. Такой результат свидетельствует о значительной корреляции сообщества дождевых червей с экологическими факторами, которые определяют структурирование экологических сообществ на биогеоценотическом уровне. Зависимость обилия и разнообразия от ординат влажности и трофности описывается характерной экологической колоколообразной кривой, которая в простейшем случае может быть аппроксимирована уравнением второй степени. Это свидетельствует о наличии зоны оптимума. Для суммарного обилия сообщества и его разнообразия эти зоны очень близки и находятся в зоне мезофильных-гигрофильных мезо-мегатрофных стаций.

Ценотический аспект также оказывает существенное влияние как на разнообразие, так и на обилие сообществ дождевых червей на фоне варьирования условий влажности и трофности.

Между разнообразием и численностью сообщества существует связь, которая может быть описана кривой с насыщением. При малых численностях сообщества этот показатель значительно определяет его разнообразие. При достижении уровня численности 30–40 % от максимального, роль численности как фактора, регулирующего разнообразие, значительно снижается.

Традиционное представление об  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -разнообразии оставляло в качестве черного ящика  $\beta$ -разнообразие. Этот уровень разнообразия сообщества является наиболее «экологичным», так как определяется различиями между отдельными сообществами, которые формируют метасообщество. Модель MDM позволяет оценить роль различных экологических факторов во фракционировании  $\beta$ -разнообразия. Установлено, что наибольшее значение в определении  $\beta$ -разнообразия принадлежит гигротопу (24,12 %), примерно равное значение имеют трофотоп (12,30 %) и ценотические особенности биотопа (12,61 %). Уровень  $\beta$ -разнообразия также может быть фракционирован в аспекте видов. Показано, что наибольшее значение в формировании разнообразия сообществ играют *Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea trapezoides* и *Dendrobaena octaedra*.

Виды дождевых червей различаются той ролью, которую играют различные экологические факторы в их энтропии. Это несколько иной аспект оценки экологических факторов, который отличается от традиционного. Обычно по показателям обилия (плотность, динамическая численность, биомасса и т.д.) производится оценка действия факторов. Фракционирование  $\beta$ -разнообразия дает возможность выявить роль факторов в энтропии дождевых червей. Способом визуализации этой специфики является отображение оценки доли вида в сообществе в пространстве, заданном ординатами гигротопов и трофотопов. Такой прием позволяет выявить характер распределения экологического пространства видами дождевых червей, а также составить представление о размещении зоны оптимума экологической ниши. Зона оптимума количественно может быть описана с помощью координат центроида экологической ниши по ординате гигротопов и трофотопов. Качественно размещение экологической ниши в экологической нише может быть охарактеризовано с помощью экоморф – гигроморф и трофоморф. Выделены следующие гигроморфы: ксерофилы, мезофиллы, гигрофилы и ультрагигрофилы (Жуков, 2006). Наряду с ранее установленными трофоморфами (олиго-, мезо- и мегатрофоценоморфами) (Жуков, 2007) нами выделена ещё олигомезотрофоценоморфа.

В более ранних работах нами сделаны попытки выявить и оценить экоморфы почвенных животных на основе прямого градиентного анализа (Жуков, 2006, 2007, Жуков и др., 2007; Жуков 2009) либо экоморфы герпетобионтных пауков с помощью непрямого градиентного анализа, выполненного методами многомерного шкалирования (Кунах и др., 2014). При указанных подходах оценка проводилась всегда для отдельного вида по отношению либо к градиенту фактора среды, либо по отношению к синэкологической компоненте реакции сообщества на действие фактора среды. В дан-

ной работе экоморфы дождевых червей выделены после анализа разнообразия сообщества люмбрицид с помощью MDM-процедуры. Такой подход является практической реализацией представления об экоморфе не только как о категории, которая на формальном уровне отражает отношение живого организма к тому либо иному фактору среды. Важной особенностью экоморфы является её тесная связь с разнообразием сообщества.

## ВЫВОДЫ

В степном Приднєпровье сообщества дождевых червей представлены 16 видами. Гигротоп, трофотоп и ценотические особенности биотопа в рамках модели второго порядка способны объяснить 72,4 % варьирования численности сообществ дождевых червей и 73,7 % их  $\alpha$ -разнообразия. Численность сообществ дождевых червей достигает максимальных значений при сочетании условий влажности от гигромезофильных до гигрофильных и условий трофности эдафотопот от  $D_c$  (липовые дубравы) до  $D_n$  (бересто-ясеновые и вязо-ясеновые дубравы и ольсы). Максимальное разнообразие сообществ дождевых червей характерно для сочетания мезогигрофильных условий гигротопот и режима трофности  $D_c$ , что соответствует типу леса липо-ясеновая дубрава со снытью.

Ценоморфическая структура биогеоценоза является статистически достоверным предиктором как численности, так и  $\alpha$ -разнообразия сообществ дождевых червей. Наименьшей численностью и разнообразием характеризуются болотный моноценоз, лугово-степной амфиценоз и степной моноценоз. Умеренные значения численности и разнообразия характерны для лугово-лесного амфиценоза, лесного псевдомоноценоза с элементами остепнения и лесостепного амфиценоза, высокие – для лесного моноценоза. В подобных условиях влажности и трофности эдафотопот в лесном моноценозе численность и разнообразие сообществ дождевых червей будет выше, чем в прочих типах биогеоценозов.

MDM-анализ свидетельствует о том, что ценотические особенности местообитаний определяют 12,61 % всей энтропии сообщества дождевых червей, гигротоп – 24,12 %, трофотоп – 12,30 %. Квадратичный член гигротопот определяет 10,93 %, а трофотопот – 2,05 %. Взаимодействие гигротопот и трофотопот определяет 1,53 % энтропии сообщества дождевых червей. Сайты ( $\alpha$ -разнообразие) определяют 36,45 % энтропии. Существуют другие факторы, которые влияют на разнообразие сообществ дождевых червей, помимо режима влажности, трофности эдафотопот и ценотических особенностей местообитания.

Среди дождевых червей степного Приднєпровья выделены экологические группы по отношению к влажности – гигроморфы и по отношению к трофности эдафотопот – трофоценоморфы. Гигроморфы дождевых червей представлены ксерофилами (2 вида), мезофилами (9 видов), гигрофилами (4 вида), ультрагигрофилами (1 вид). Трофоценоморфы представлены олиготрофоценоморфами (1 вид), олигомезотрофоценоморфами (4 вида), мезотрофоценоморфами (9 видов), мегатрофоценоморфами (2 вида).

## ПЕРЕЧЕНЬ ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов М. П. Биоморфический метод изучения биоценозов / М. П. Акимов / М. П. Акимов // Бюллетень московского о-ва исп. природы. – Т. LIX (3). – 1954. – С. 27–36.
- Акимов М. П. Биоценотическая рабочая схема жизненных форм – биоморф / М. П. Акимов // Науч. зап. Днепротетр. госун-та. Днепротетровск. – 1948. – С. 61–64.
- Андрусевич К. В. Экоморфическая организация сообществ мезопедобиотот как основа зоологической диагностики антропогенных почв / К. В. Андрусевич, А. В. Жуков, О. Н. Кунах // Вестник Харьковского национального университета. – 2014. – Вып. 22. – С. 86–97.
- Барсов В. А. Сезонные, годовые и вызванные антропогенными факторами изменения структуры популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных в некоторых биогеоценозах центрального степного Приднєпровья / В. А. Барсов, А. Ф. Пилипенко, А. В. Жуков, Ю. Л. Кульбачко, Т. И. Кисенко // Вестн. Днепротетр. ун-та. Днепротетровск. ДГУ. – 1996. – Вып. 2. – С. 24–30.
- Белова Н. А. Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. – Днепротетровск: Изд-во Днепротетр. гос. ун-та, 1999. – 346 С.
- Белова Н. А. Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины / Н. А. Белова. – Д.: Изд-во Днепротетр. гос. ун-та, 1997. – 264 с.

- Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард // Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
- Бельгард А. Л. Об амфиценозах / А. Л. Бельгард // Науч. записки Днепропетровского госун-та. – Днепропетровск, 1948. – Т. 30. – С. 87–89.
- Бельгард А. Л. Степное лесоведение / А. Л. Бельгард // М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 С.
- Воробейчик Е. Л. Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов / Е. Л. Воробейчик // Экология, 1998. – №2. – С. 102–108.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России / Т. С. Всеволодова-Перель. – М.: Наука, 1997. – 102 с.
- Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше / М. С. Гиляров. – М.: Наука, 1970. – 275 с.
- Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв / М. С. Гиляров // М.: Наука, 1965. – 276 с.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых / М. С. Гиляров. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 279 с.
- Жуков А. В. Биоиндикационные характеристики дождевых червей для установления степени загрязнения почвы отходами химического производства / А. В. Жуков, А. Ф. Пилипенко, О. А. Киреева // Вопр. биоиндикации и охраны природы. – Запорожье. – 1997. – С. 162–166.
- Жуков А. В. Дождевые черви как компонент биогеоценоза и их роль в зооиндикации // Грунтознавство. Київ–Дніпропетровськ. – 2004. – Т. 5, № 1–2. – С. 44–57.
- Жуков А. В. Информационный анализ взаимосвязей элементов экологических систем: микростациональное распределение дождевого червя *Aporrectodea rosea* в пойме р. Самара / А. В. Жуков, А. Ф. Пилипенко // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. – 2004. – Вип. 8 (33). – С. 161–174.
- Жуков А. В. Продукция и разнообразие комплексов почвенной мезофауны Присамарья / А. В. Жуков // Вопр. степ. лесоведения и лесной рекультикации земель. – Днепропетровск. – 1996. – С. 142–149.
- Жуков А. В. Иерархическая организация и разнообразие животного населения почвы поймы // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивації земель. – Дніпропетровськ. – 2006. – Вип. 10 (35). – С. 170–184.
- Жуков А. В. Гигроморфы почвенных животных и их диагностическое значение для установления гигротопов // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2006. – Вып. 6. – С. 113–130.
- Жуков А. В. Экологическое разнообразие и организация животного населения байрака Яцев Яр / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 51–59.
- Жуков А. В. Экологическое разнообразие и таксономическая организация сообществ животных / А. В. Жуков // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2005. – № 3/2. – С. 96–104.
- Жуков А. В. Экоморфические спектры комплексов дождевых червей в зоологической диагностике почв / А. В. Жуков, В. В. Жукова // Вестн. Днепропетр. гос. ун-та. – Д. – 1997. – Сер. биол. и экология. – Вып. 3. – С. 216–221.
- Жуков О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах // Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с.
- Жуков О. В. Еколого-фауністичний огляд дощових черв'яків східної України // Вісн. Запорізького держ. ун-ту. – 2004. – № 2. – Фізико-математичні науки. Біологічні науки. – С. 145–154.
- Жуков О. В. Екоморфи Бельгарда–Акімова та екологічні матриці / О. В. Жуков // Екологія та ноосферологія, 2010. – Т. 21, № 3–4. – С. 109–111.
- Жуков О. В. Трофоценоморфи ґрунтових тварин та їх діагностичне значення для встановлення трофотопів / О. В. Жуков // Вісник Донецького університету. – Серія А. Природничі науки. – 2007. – С. 277–291.
- Іванців В. В. Продуктування яйцевих коконів люмбрицидами і енхітреїдами (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae) західних областей України // Вісн. Львів. ун-ту. – 2003. – Сер. Біологічна. – Вип. 34. – С. 165–172.
- Іванців В. В. Структурно-функціональна організація комплексів ґрунтових олігохет західного регіону України. – В. В. Іванців. – Луцьк. – 2007. – 400 с.
- Кунах О. М. Морфологія дощових черв'яків (Lumbricidae) / О. М. Кунах, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов – Д.: ФОП Дрига Т. В., 2010. – 52 с.
- Кунах О. Н. Экологическая структура животного населения байрака Яцев Яр / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 74–85.
- Кунах О. Н. Экоморфическая организация сообществ пауков степной зоны Украины / О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко, А. В. Жуков // Грунтознавство. – 2014. – Т. 14, № 2. – С. 101–119.

- Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т. С. Перель. – М.: Наука, 1979. – 272 с.
- Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука. – 1980. – 243 с.
- Сукачев В. Н. Основы понятия лесной биогеоценологии / В. Н. Сукачев // Основы лесной биогеоценологии. – Сб. науч. тр. – М., 1964. – С. 5–50.
- Цветкова Н. Н. Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины / Н. Н. Цветкова. – Д.: ДГУ, 1992. – 238 с.
- Ammer S. Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands / S. Ammer, K. Weber, C. Abs, C. Ammer, J. Prietzel // *Appl. Soil Ecol.* – 2006. – Vol. 33. – P. 10–21.
- Anderson M. J. Navigating the multiple meanings of  $\beta$ -diversity: a roadmap for the practicing ecologist / M. J. Anderson // *Ecology Letters.* – 2011. – Vol. 14. – P. 19–28.
- Beylich A. Annelid coenoses of wetlands representing different decomposer communities / A. Beylich, U. Graefe // Broll G., Merbach W., Pfeiffer E.–M. (eds) *Wetlands in Central Europe Soil organisms, soil ecological processes and trace gas emissions.* – Berlin: Springer, 2002. – P. 1–10.
- Blakemore R.J. Agronomic potential of earthworms in brigalowsoils of south-east Queensland / R.J. Blakemore // *Soil Biol. Biochem.* – 1997. – Vol. 29. – P. 603–608.
- Bohlen P. J. Earthworm effects on N dynamics and soil respiration in microcosms receiving organic and inorganic nutrients / P. J. Bohlen, C. A. Edwards // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1995. – Vol. 27, 3. – P. 341–348.
- Briones M. J. I. Autecological study of some earthworm species (Oligochaeta) by means of ecological profiles / M. J. I. Briones, R. Mascato, S. Mato // *Pedobiologia.* – 1995. – Vol. 39. – P. 97–106.
- Brown G.G. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? / G.G. Brown // *Plant Soil.* – 1995. – Vol. 170 (1). – P. 209–231.
- Butenschoen O. Carbon and nitrogen mobilisation by earthworms of different functional groups as affected by soil sand content / O. Butenschoen, S. Marhan, R. Lange, S. Scheu // *Pedobiologia.* – 2009. – Vol. 52. – P. 263–272.
- Csuzdi Cs. Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae) / Cs. Csuzdi, A. Zicsi. – Hungarian Natural History Museum Budapest. – 2003. – P. 271.
- De'ath G. The multinomial diversity model: Linking shannon diversity to multiple predictors / G. De'ath // *Ecology.* – 2012. – Vol. 323. – P. 116–119.
- Doube B. M. Life in a complex community: functional interactions between earthworms, organic matter, microorganisms and plants / B.M. Doube, G.C. Brown // Edwards, C.A. (Ed.), *Earthworm Ecology.* CRC Press, Boca Raton, FL. – 1998. – P. 179–212.
- Doube B. M. The response of *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides* (Oligochaeta: Lubricidae) to moisture gradients in three soil types in the laboratory / B. M. Doube, C. Styan // *Biology and Fertility of Soils.* – 1996. – Vol. 23, Issue 2. – P. 166–172.
- Fournier B. Patterns of earthworm communities and species traits in relation to the perturbation gradient of a restored floodplain / B. Fournier, E. Samaritani, J. Shrestha, E.A.D. Mitchell, R-C. Le Bayon // *Applied Soil Ecology.* – 2012. – Vol. 59. – P. 87–95. doi: 10.1016/j.apsoil.2012.03.015.
- Healy B. Distribution of terrestrial Enchytraeidae in Ireland / B. Healy // *Pedobiologia.* – 1980. – Vol. 20. – P. 159–175.
- Hernandez P. Horizontal distribution of an earthworm community at El Molar, Madrid (Spain) / P. Hernandez, M. Gutierrez, M. Ramajo, D. Trigo, D.J. D. Cosin // *Pedobiologia*, 2003, no. 47(5–6), pp. 568–573.
- Hill M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences / M. O. Hill // *Ecology.* – 1973. – P. 427–431.
- Jones C.G. Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters / C.G. Jones, J.H. Lawton, M. Shachak // *Trends Ecol. Evol.* – 1997. – Vol. 12. – P. 275.
- Jost L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components / L. Jost // *Ecology.* – 2007. – Vol. 88. – P. 2427–2439.
- Koutika L.S. Soil organic matter distribution as influenced by enchytraeid and earthworm activity / L.S. Koutika, W.A.M. Didden, J.C.Y. Marinissen // *Biol. Fertil. Soils.* – 2001. – Vol. 33. – P. 294–300.
- Lapied E. Influence of texture and amendments on soil properties and earthworm communities / E. Lapied, J. Nahmani, G.X. Rousseau // *Appl. Soil Ecol.* – 2009. – Vol. 43. – P. 241–249.
- Lavelle P. Earthworm activities and the soil system / P. Lavelle // *Biology and Fertility of Soils.* – 1988. – Vol. 6. – P. 237–251.
- Lavelle P. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function / P. Lavelle // *Advances in Ecological Research.* – 1997. – Vol. 27. Academic Press Ltd, London. – P. 93–132.
- Lavelle P. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers / P. Lavelle, D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P. Ineson, O.W. Heal, S. Dhillon // *Eur. J. Soil Biol.* – 1997. – Vol. 33. – P. 159–193.



- Lee K. E. Earthworms: their ecology and relationships with soil and Land use / K. E. Lee – London: Acad. Press, 1985. – 411 p.
- M. McRill The ingestion of weed seed by earthworms / M. McRill, G. R. Sagar // Proceedings of the 12th. British Weed Control Conference, Brighton, UK. Vol II. – 1973. – P. 519-524.
- Maraun M. Middens of the earthworm *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae): microhabitats for micro- and mesofauna in forest soil / M. Maraun, J. Alphei, M. Bonkowski, R. Buryn, S. Migge, M. Peters, M. Schaefer, S. Scheu // *Pedobiologia*. – 1999. – Vol. 43. – P. 276–287.
- Meysman F.J.R. Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea / F.J.R. Meysman, J.J. Middelburg, C.H.R. Heip // *Trends Ecol. Evol.* – 2006. – Vol. 21. – P. 688–695.
- Migge-Kleian S. Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest / S. Migge-Kleian, S. Cesarz, N. Fahrenholz, C. Platner, M. Schaefer // *European journal of soil biology*. – 2007. – Vol. 43. – P. 61–67.
- Nordström S. Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden / S. Nordström, S. Rundgren // *Pedobiologia*. – 1974. – Vol. 14. – P. 1–27.
- Rombke J. The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts / J. Rombke, S. Janscha, W. Didden // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 2005– Vol. 62 – P. 249–265.
- Roots B.I. The water relations of earthworms II. Resistance to desiccation and immersion, and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment / B.I. Roots // *J Exp Biol.* – 1956. – Vol. 33. – P. 29–44.
- Salomé C. Earthworm communities in alluvial forests: Influence of altitude, vegetation stages and soil parameters / C. Salomé, C. Guenat, G. Bullinger-Weber, J.-M. Gobat, R.-C. Le Bayon // *Pedobiologia*. – 2011. – 54 (Suppl.). – P. 89–98.
- Schrader S. Earthworm casting: stabilisation or destabilisation of soil structure / S. Schrader, H. Zhang // *Soil Biol. Biochem.* – 1997. – Vol. 29. – P. 469–475.
- Sheehan C. The effects of earthworm functional group diversity on nitrogen dynamics in soils / C. Sheehan, L. Kirwan, J. Connoll, T. Bolger // *Soil Biol. Biochem.* – 2006. – Vol. 38. – P. 2629–2636.
- Shipitalo M.J. Interaction of earthworm burrows and cracks in a clayey, subsurface-drained, soil / M.J. Shipitalo, V. Nuutinen, K.R. Butt // *Appl. Soil Ecol.* – 2004. – Vol. 26. – P. 209–217.
- Shipitalo M.J. Quantifying the effects of earthworms on soil aggregation and porosity / M.J. Shipitalo, R.C. Le Bayon // Edwards, C.A. (Ed.), *Earthworm Ecology*. , 2nd ed. CRC Press LLC. – 2004. – P. 183–200.
- Tuomisto H. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity / H. Tuomisto // *Ecography*. – 2010. – Vol. 33. – P. 2–22.
- Tuomisto H. Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it / H. Tuomisto // *Oecologia*. – 2011. – Vol. 167. – P. 903–911.
- Wright J.P. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers / J.P. Wright, W.S.C. Gurney, C.G. Jones // *Oikos*. – 2004. – Vol. 105. – P. 336–348.
- Ziegler F. Formation of water-stable aggregates through the action of earthworms: implications from laboratory experiments / F. Ziegler, W. Zech // *Pedobiologia*. – 1992. – Vol. 36. – P. 91–96.

## REFERENCES

- Akimov, M.P. (1948). Biocoenosis working scheme of life forms biomorphes. *Sci. Reports Dnipropetrovsk. State University*, 1, 61-64.
- Akimov, M.P. (1954). Biomorphological method of studying of biocoenosis. *Bulletin of Naturalists Society*, LIX( 3), 27-36.
- Ammer, S., Weber, K., Abs, C., Ammer, C., Prietzel, J. (2006). Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands. *Appl. Soil Ecol.*, 33, 10–21.
- Anderson, M. J. (2011). Navigating the multiple meanings of  $\beta$ -diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19–28.
- Andrisevich, K.V., Zhukov, A.V., Kunah, O.N. (2014). Ecomorphic organisation of the mesopedobionts community as the basis of the anthropogenic soils zoological diagnostic. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University*, 22, 89-97 (in Russian).
- Barsov, V. A., Pilipenko, A. F., Zhukov, A. V., Kulbachko, Y. L., Kisenko, T. I. (1996). Seasonal, annual and anthropogenically induced soil and terrestrial invertebrates population changes in some biogeocoenosis of the steppe Pridniprovie. *Visnyk of Dnipropetrovsk University*, 2, 24–30 (in Russian).
- Belgard, A.L. (1948). About amphicoenosis. *Scientific issue of the Dnepropetrovsk university*, 30, 87-89.
- Belgard, A.L. (1950). *Forest vegetation of South-East part of the USSR*. Kiev: Kiev State University (in Russian).
- Belgard, A.L. (1971). *Steppe Forestry*. Moscow: Forest Industry (in Russian).
- Belova, N.A. (1997). *Ecology, micromorphology, antropogenesis of the forest soils of the steppe zone of the Ukraine*. Dnepropetrovsk. DSU university press (in Russian).

- Belova, N.A., Travleev A. P. (1999). *Natural forests and steppe soils*. Dnepropetrovsk. DSU university press (in Russian).
- Beylich, A., Graefe, U. (2002). Annelid coenoses of wetlands representing different decomposer communities. *Wetlands in Central Europe Soil organisms, soil ecological processes and trace gas emissions*, Berlin: Springer, 1–10.
- Blakemore, R.J., (1997). Agronomic potential of earthworms in brigalowsoils of south-east Queensland. *Soil Biol. Biochem*, 29, 603–608.
- Bohlen, P. J., Edwards, C. A. (1995). Earthworm effects on N dynamics and soil respiration in microcosms receiving organic and inorganic nutrients. *Soil Biology and Biochemistry*, 27, 3, 341–348.
- Briones, M. J. I., Mascato, R., Mato, S. (1995). Autecological study of some earthworm species (Oligochaeta) by means of ecological profiles. *Pedobiologia*, 39, 97–106.
- Brown, G.G., (1995). How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant Soil*, 170(1), 209–231.
- Butenschoen, O., Marhan, S., Langel, R., Scheu, S. (2009). Carbon and nitrogen mobilisation by earthworms of different functional groups as affected by soil sand content. *Pedobiologia*. 52, 263–272.
- Csuzdi, Cs., Zicsi, A. (2003). *Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae)*. Hungarian Natural History Museum Budapest
- De'ath, G. (2012). The multinomial diversity model: Linking shannon diversity to multiple predictors. *Ecology*, 323, 116–119.
- Doube, B. M., Styan, C. (1996). The response of *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides* (Oligochaeta: Lumbricidae) to moisture gradients in three soil types in the laboratory. *Biology and Fertility of Soils*, 23(2), 166–172.
- Doube, B.M., Brown, G.C., (1998). Life in a complex community: functional interactions between earthworms, organic matter, microorganisms and plants. In: *Edwards, C.A. (Ed.), Earthworm Ecology*. CRC Press, Boca Raton, FL, 179–212.
- Fournier, B., Samaritani, E., Shrestha, J., Mitchell, E.A.D., Le Bayon, R-C. (2012). Patterns of earthworm communities and species traits in relation to the perturbation gradient of a restored floodplain. *Applied Soil Ecology*, 59, 87–95. doi: 10.1016/j.apsoil.2012.03.015.
- Gilarov, M. S. (1949). *Peculiarities of the soil as environment and their role in the insects' evolution*. Moscow. (in Russian).
- Gilarov, M. S. (1965). *Zoological methods of the soils diagnostic*. Moscow. Nauka (in Russian).
- Gilarov, M. S. (1970). *Regularity of the arthropoda adaptation for the living on the land*. Moscow. Nauka (in Russian).
- Healy, B. (1980). Distribution of terrestrial Enchytraeidae in Ireland. *Pedobiologia*, 20. 159–175
- Hernandez, P., Gutierrez, M., Ramajo, M., Trigo, D., Diaz Cosin, D.J. (2003). Horizontal distribution of an earthworm community at El Molar, Madrid (Spain). *Pedobiologia*, 47(5–6), 568–573.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 427–431.
- Ivanciv, V. V. (2003). Cocons production of the lumbricidae and enchtraeidae (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae) of the west regions of the Ukraine. *Vysnik Lvivskogo universitetu*, 34, 165–172 (in Ukrainian).
- Ivanciv, V. V. (2007). *Structural and functional organization of the soil oligochaeta of the west region of the Ukraine*. Lusk.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., (1997). Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters. *Trends Ecol. Evol.*, 12, 275.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427–2439.
- Koutika, L.S., Didden, W.A.M., Marinissen, J.C.Y. (2001). Soil organic matter distribution as influenced by enchytraeid and earthworm activity. *Biol. Fertil. Soils*, 33, 294–300.
- Kunah, O. N., Prokopenko, E. V., Zhukov, A. V. (2014). Ecomorphic organisation of the ukraine steppe zone spider community. *Gruntoznavstvo*, 15(1–2), 101–119 (in Russian).
- Kunah, O.N., Zhukov, O.V., Pahomov, A.Y. (2010). *Eathworm morphology (Lumbricidae)*. Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Kunakh, O. N., Zhukov, A. V., Prokopenko, E. V., Balyuk, Y. A. (2008). Ecological diversity and organisation of the animal community of the Yatsev yar ravine. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology*. 16(2), 74–85 (in Russian).
- Lapied, E., Nahmani, J., Rousseau, G.X., (2009). Influence of texture and amendments on soil properties and earthworm communities. *Appl. Soil Ecol.*, 43, 241–249.
- Lavelle, P. (1988). Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils*, 6. 237–251.
- Lavelle, P. (1997). Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in Ecological Research*, vol. 27. Academic Press Ltd, London, 93–132.

- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W., Dhillon, S., (1997). Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.*, 33, 159–193.
- Lee, K. E. (1985). *Earthworms: their ecology and relationships with soil and Land use*. London: Acad. Press
- Maraun, M., Alpehi, J., Bonkowski, M., Bury, R., Migge, S., Peters, M., Schaefer, M., Scheu, S., (1999). Middens of the earthworm *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae): microhabitats for micro- and mesofauna in forest soil. *Pedobiologia*, 43, 276–287.
- McRill, M., Sagar, G. R. (1973). The ingestion of weed seed by earthworms. *Proceedings of the 12th. British Weed Control Conference, Brighton, UK*. II, 519–524.
- Meysman, F.J.R., Middelburg, J.J., Heip, C.H.R. (2006). Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 688–695.
- Migge-Kleian, S., Cesarz, S., Fahrenholz, N., Platner, C., Schaefer, M. (2007). Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest. *European journal of soil biology*, 43, 61–67.
- Nordström, S., Rundgren, S. (1974). Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiologia*, 14, 1–27.
- Perel, T. S. (1979). *Spread and regularity of the distribution of the earthworms of the USSR fauna*. Moscow. Nauka (in Russian).
- Rombke, J., Janscha, S., Didden, W. (2005). The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 62, 249–265.
- Roots B.I. (1956) The water relations of earthworms II. Resistance to desiccation and immersion, and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment. *J Exp Biol* 33: 29–44
- Salomé, C., Guenat, C., Bullinger-Weber, G., Gobat, J.-M., Le Bayon, R.-C. (2011). Earthworm communities in alluvial forests: Influence of altitude, vegetation stages and soil parameters. *Pedobiologia*, 54 (Suppl.), 89–98.
- Schrader, S., Zhang, H., (1997). Earthworm casting: stabilisation or destabilisation of soil structure. *Soil Biol. Biochem.*, 29, 469–475.
- Sheehan, C., Kirwan, L., Connolly, J., Bolger, T. (2006). The effects of earthworm functional group diversity on nitrogen dynamics in soils. *Soil Biol. Biochem.* 38, 2629–2636.
- Shipitalo, M.J., Le Bayon, R.C. (2004). Quantifying the effects of earthworms on soil aggregation and porosity. In: *Edwards, C.A. (Ed.), Earthworm Ecology. 2nd ed. CRC Press LLC*, 183–200.
- Shipitalo, M.J., Nuutinen, V., Butt, K.R. (2004). Interaction of earthworm burrows and cracks in a clayey, subsurface-drained, soil. *Appl. Soil Ecol.*, 26, 209–217.
- Striganiva, B. R. (1980). Feeding of the soil saprophagous. Moscow. Nauka (in Russian).
- Sukachov, V. N. (1964). *The main concepts of the forest biogeocoenology*. Moscow. Nauka (in Russian).
- Tsvetkova, N. N. (1992). *Peculiarities of the organic-mineral substances and microelements in forest biogeocoenosis of the steppe Ukraine*. Dnepropetrovsk.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33, 2–22.
- Tuomisto, H. (2011). Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it. *Oecologia*, 167, 903–911.
- Vorobeychik, Y. L. (1998). Earthworm (Lumbricidae) community of the middle Ural in condition of the pollution of the emissions of the smelter. *Russian Journal of Ecology*, 2, 102–108 (in Russian).
- Vsevolodova-Perel, T. S. (1997). *Earthworms of the Russia fauna*. Moscow. Nauka (in Russian).
- Wright, J.P., Gurney, W.S.C., Jones, C.G., (2004). Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. *Oikos*, 105, 336–348.
- Zhukov, A. V. (1996). Prisamarie soil mesofauna production and diversity. *Issues of steppe forestry and forest reclamation of soils*, 142–149 (in Russian).
- Zhukov, A. V. (2005). Earthworms as biogeocoenosis component and their role in the zooinication. *Gruntoznastvo*, 5(1–2), 44–57 (in Russian).
- Zhukov, A. V. (2005). Ecological diversity and taxonomy organization of the animal communities. *Visnyk of Dnipropetrovsk University*. 3(2), 96–104 (in Russian).
- Zhukov, A. V. (2006). Hierarchy organisation and diversity of the soil animal community of the floodplain. *Issues of steppe forestry and forest reclamation of soils*, 10(35), 170–184 (in Russian).
- Zhukov, A. V. (2006). Hygromorphes of the soil animals and their purpose for hygrotopes assessment. *The problems of the ecology and natura conservation of the technogenic region*, 6, 113–130 (in Russian).
- Zhukov, A. V. (2007). Soil animal trophocoenomorphes and their diagnostic importance for gygrotops indicating. *Visnyk of Donetsk University. A. Natural Science*, 277–291 (in Russian).
- Zhukov, A. V. (2010). Belgard – Akimov's ecomorphes and ecological matrix. *Ecology and bnoospherology*. 21(3–4), 109–111 (in Ukrainian).

- 
- Zhukov, A. V., Kunakh, O. N., Pahomov, A. Y. (2007). *Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Earthworms (Lumbricidae)*. Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Zhukov, A. V., Kunakh, O. N., Prokopenko, E. V., Balyuk, Y. A. (2008). Ecological diversity and organisation of the animal community of the Yatsev yar ravine. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology*. 16(2), 51–59 (in Russian).
- Zhukov, A. V., Pilipenko, A.F. (2005). The information analysis of the ecological systems elements interrelation: earthworm *Aporrectodea rosea* microstatial distribution within river Samara flooded territory. *Issues of steppe forestry and forest eclamation of soils*, 8(33), 161–174 (in Russian).
- Zhukov, A. V., Pilipenko, A.F., Kireeva O.V. (1997). Eathworms bioindication characteristics for assessment of the soil contamination level by chemical industry wastes. *Issue of the bioindication and nature protection*, 162–166.
- Zhukov, A. V., Zhukova, V.V. (1997). Eathworms complexes ecomorphic spectrums in the soil zoological diagnostic. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology*, 3, 216–221 (in Russian).
- Zhukov, O. V. (2005). Ecological and faunistic review of the East Ukraine. *Visnyk of Zaporozhie University*, 2, 145–154 (in Ukrainian).
- Ziegler, F., Zech, W., (1992). Formation of water-stable aggregates through the action of earthworms: implications from laboratory experiments. *Pedobiologia*, 36, 91–96.