УДК 574.2:595.1:631.468 (477.7)

ЕКОЛОГІЧНА НІША ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ *(Lumbricidae)* У ПРОСТОРІ ГІГРОТОПУ І ТРОФОТОПУ БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

О.В. Жуков, *доктор біологічних наук*
Д.Б. Шаталін, *науковий співробітник*
Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара

Виявлено властивості екологічної ніші угруповань дощових черв'яків *(Lumbricidae)* степового Придніпров'я, виміри якої виражено за допомогою ординат вологості та трофності едафотопу за допомогою ОМІ-аналізу.

Вступ. Оцінка властивостей оселищ є необхідною умовою для прогнозування впливу пертурбацій на угруповання живих організмів і для ідентифікації властивостей навколишнього середовища, важливих для охорони різноманіття та підтримки функцій екосистем [1]. Розбіжності композиції видів в угрупованні та варіабельність реакції на умови навколишнього середовища є ключовою перешкодою для розробки моделі місцеперебувань, що могла б бути застосована до різних видів у різних екосистемах [2]. Функціональна класифікація тварин, у якій види, що характеризуються спільністю екологічних особливостей, поєднуються разом, представляє альтернативу індивідуальним моделям вид – навколишнє середовище та може обійти зазначену перешкоду [1, 3]. Групи видів, що мають загальні екологічні властивості, формують операційні одиниці, які реагують на фактори навколишнього середовища більш передбачувано ніж окремі види, значно збільшуючи прогностичні здатності моделі місцеперебувань порівняно з моделями, створеними для високих рівнів таксономічної роздільної здатності, таких як вид [4]. Одним з варіантів виділення відповідних груп видів є екоморфи ґрунтових тварин, які у сукупності формують екоморфічні матриці [5, 6].

Об'єднання видів, відповідно до їх екологічних особливостей, є також способом ідентифікації функціональних груп видів для оцінки ключових функцій екосистеми, що є найважливішим кроком для з'ясування функціонального різноманіття усередині та між екосистемами [1, 7]. Гіпотеза фільтрації місцеперебувань припускає, що види з подібними екологічними потребами, формують функціональні групи, які займають подібні місцеперебування [8, 9]. Об'єднання видів за такими ознаками, як морфологія або поведінка, є одним зі способів спростити вивчення різноманітних у видовому відношенні угруповань [10].

Для лісового угруповання в степу, головними зовнішніми ординатами, які задають екоморфічну організацію, є режим вологості та мінералізації едафотопу [11, 12]. Ці ординати приймаються як незалежні й формують типологічну систему лісів степової зони. У реальності незалежність (ортогональність) ординат

не виконується, але на ландшафтному рівні цією обставиною можна зневажити [13, 14]. Ортогональність означає, що кожній градації трофності повинні відповідати всі можливі градації вологості та навпаки. Якщо цього немає (а не всі комірки типологічної сітки О. Л. Бельгарда заповнені), тоді між трофністю та вологістю виникає взаємна залежність, або кореляція, а типологічна система (як екологічна матриця) є косокутною. Екоморфічна матриця не двовимірний об'єкт, а багатомірний, тому більш правильно називати її гіперматрицею або тензором [5, 14]. Таким чином, екоморфічний тензор відбиває складний характер взаємодії живих організмів з навколишнім середовищем. Цей тензор не є ортогональним, тому що між ординатами завжди існує кореляція, а структура кореляцій є характеристичним показником, що відбиває рівень екоморфічної організації конкретного угруповання.

Для ґрунтових тварин можна виділити такі екоморфи: ценоморфи, трофоморфи, трофоценоморфи, топоморфи, гігроморфи [15–17]. В умовах конкретного угруповання варіабельність екоморфічної структури сполучена з погодженою мінливістю тих або інших екоморф. Кореляційні композиції екоморф розкривають природу механізмів адаптації угруповання до динаміки факторів навколишнього середовища.

Серед технік багатомірної обробки екологічних даних аналіз відповідностей (Correspondence Analysis – CA) [18], який також відомий як реципрокне усереднення (Reciprocal Averaging – RA) [19], є методом ординації угруповань для дослідження поділу ніш видів або їх екологічної амплітуди [20, 21]. Розвиток цього аналізу приз-вів до створення канонічного аналізу відповідностей (Canonical Correspondence Analysis – CCA) [22], який призначений для вивчення диференціації ніш видів уздовж градієнтів навколишнього середовища. Канонічний аналіз відповідностей найбільшою мірою підходить для тих випадків, коли реакція видів на фактори навколишнього середовища має характер унімодальної кривої [23]. Аналіз надмірності (Redundancy analysis – RDA) припускає лінійну відповідь видів на дію факторів навколишнього середовища [20]. Аналіз за допомогою індексу середньої віддаленості (Outlying Mean Index – OMI) [20] дозволяє обробляти дані, які відбивають як лінійну, так і унімодальну відповідь видів на вплив факторів навколишнього середовища.

У концепції OMI-аналізу екологічна ніша виду може бути представлена як композиція маргінальності, толерантності та залишкової толерантності. Маргінальність є мірою відмінності умов перебування виду від типових умов для даної території і таким чином вказує на спеціалізацію виду. Толерантність засвідчує варіабельність ніші виду уздовж осі, що з'єднує центр мас екологічних умов території та центр мас ділянок території, де зустрінуто даний вид. Цей показник вказує на ширину екологічної ніші. Варіабельність ніші в площині, ортогональному напрямку, що зв'язує центри мас території та виду, є залишковою толерантністю [20].

OMI-аналіз був застосований для опису просторової організації угруповань мезопедобіонтів на рівні біогеоценозу [17, 24, 25, 26] та для опису просторової організації угруповання панцирних кліщів (*Acari: Oribatida*) у ґрунті сільськогосподарського поля [27, 28].

Мета нашої роботи полягала у виявленні властивостей екологічної ніші угруповань дощових черв'яків (*Lumbricidae*) степового Придніпров'я, осі якої виражені за допомогою ординат вологості та трофності едафотопу засобами OMI-аналізу.

Об'єкти та методика досліджень. Збір матеріалу проводили в період 1997–2015 р.р. Дослідженнями було охоплено

180 пробних площ, розташованих у різних типах біогеоценозів степового Придніпров'я в межах Дніпропетровської області України. Пробні площі розміщено в плакорних місцеперебуваннях (профіль Присамарського біогеоценологічного стаціонару ДНУ імені Олеся Гончара та сільськогосподарські угіддя), у заплавах рік Дніпро та Самара (тривало- та короткозаплавні ліси), на аренах цих рік, у байрачних лісах (байрак Глибокий і байрак Яцев Яр) та на їх правих берегах.

Біогеоценотичну характеристику пробних площ зроблено на основі типології лісів степової зони України О. Л. Бельгарда [11, 12, 29]. Діагностику типів біогеоценозів проведено виходячи із геоморфологічних критеріїв і геоботанічних описів рослинності. В основу діагностики покладено еталонні біогеоценози геоморфологічного профілю Присамарського біогеоценологічного стаціонару ім. О. Л. Бельгарда. Біогеоценотичні властивості і їх динаміка у межах цього профілю докладно вивчені співробітниками Комплексної експедиції по вивченню лісів степової зони України [30, 31, 32]. На підставі фітоіндикаційних оцінок встановлено гігротоп та трофотоп відповідного едафотопу. Гігротоп і трофотоп, крім традиційного позначення шифрами за О. Л. Бельгардом, які є ординальними дискретними даними, було закодовано у вигляді чисел, яким надається зміст континуальних даних. Над континуальними даними мають сенс арифметичні дії, у т. ч. зведення в ступінь і їхні добутки. Ці операції можуть моделювати нелінійні ефекти умов вологості та трофності едафотопу на угруповання дощових черв'яків. Парабола, що описується рівнянням другого ступеня, є найпростішою моделлю відомої екологічної дзвіноподібної кривої, яка відбиває реакції параметрів екологічної системи на вплив факторів середовища. Добуток мір вологості та трофності моделюють їх взаємодію на шуканий параметр (у нашому випадку – особливості угруповання дощових черв'яків).

Оцінка гігротопу та трофотопу з урахуванням особливостей видового складу рослинності дозволяють ідентифікувати тип біогеоценозу і назвати його відповідно до термінології О. Л. Бельгарда [11, 12].

У результаті кластерного аналізу біотопів, де було описано угруповання дощових черв'яків, на підставі ценоморфічної структури рослинності, виділено сім ценоморфічних угруповань, або кластерів [33]. Кластер 1 – болотний моноценоз; кластер 2 – лісовий моноценоз; кластер 3 – лучно-степовий амфіценоз; 4 – лучно-лісовий амфіценоз; 5 – лісовий псевдомоноценоз із елементами остепніння; 6 – лісо-степовий амфіценоз; 7 – степовий моноценоз. Таким чином, зазначені ценотичні інтерпретації кластерів формують екологічний простір, що займає таксоцен дощових черв'яків степового Придніпров'я. Встановлені кластери можуть розглядатися як дискретні змінні для подальшого аналізу, які описують особливості ценотичного простору екологічної ніші дощових черв'яків.

Облік дощових черв'яків здійснено за допомогою ручного розбирання проб ґрунту розміром 0,5×0,5 м (6–12 проб випадково розміщених у місцеперебуванні) або 0,25×0,25 м (105 проб, розміщених по регулярній сітці 7×15 з лагом 2 або 3 м). Видова ідентифікація дощових черв'яків проводилася за працями Т. С. Перель [34, 35], Cs. Csuzdi, A. Zicsi [36] і О. Н. Кунах із співавт. [13].

Статистичні розрахунки проведено за допомогою програми Statistica 7.0 і програмної оболонки Project R «R: A Language and Environment for Statistical Computing» (http://www.R-project.org/). OMI-аналіз – виділення екологічних ніш дощових черв'яків при аналізі угруповань [20], виконано за допомогою бібліотеки ade4 [21, 41, 42].

Виклад основного матеріалу. Процедура OMI-аналізу за своєю ідеологію дуже близька до аналізу головних компонент, однак є адаптованою для вирішення екологічних завдань шляхом можливості обробки даних, статистичні властивості яких найбільш типові для матеріалів, одержуваних при вивченні угруповань живих організмів [20]. У результаті аналізу можуть бути виділені осі, уздовж яких упорядковані екологічні ніші дощових черв'яків. Як маркери осей нами використано такі фактори середовища, як ординати вологості, трофності, квадрати цих величин та їх добуток (континуальні змінні), а також ценотичні кластери (дискретні змінні) (табл. 1).

Встановлено, що перші чотири осі охоплюють 97,4 % сумарної інерції простору ознак. Вісь 1 охоплює 70,3 % інерції та може бути інтерпретована як градієнт умов вологості. Про це свідчать високі значення координат факторів середовища, які описують гігротоп. Також важливу роль відіграє взаємодія гігротопу та трофотопу (параметр Htop·TrTop). Від'ємним значенням осі 1 відповідають болотні моноценози (кластер 1), позитивним – степовий моноценоз (кластер 7).

Вісь 2 охоплює 15,2 % інерції і може бути інтерпретована як градієнт умов мінералізації ґрунтового розчину (трофотоп). Зону позитивних значень за цією віссю займають болотні моноценози (кластер 1), а від'ємних значень – лісовий моноценоз (кластер 2) і лучно-лісовий амфіценоз (кластер 4).

Вісь 3 охоплює 9,1 % інерції і може бути інтерпретована так само як градієнт умов мінералізації ґрунтового розчину. Відмінністю від попередньої осі є перелік ценотичних кластерів, які найбільшою мірою описує ця вісь. Це, з одного боку, болотний моноценоз (кластер 1) і лучно-степовий амфіценоз (кластер 3), а з іншого боку, – лучно-лісовий амфіценоз (кластер 4) і лісо-степовий амфіценоз (кластер 6).

Вісь 4 охоплює 2,8 % інерції і відбиває практично повністю тільки ценотичну компоненту. Ця вісь протиставляє лісовий псевдомоноценоз із елементами

Таблиця 1. Координати факторів середовища в просторі осей екологічної ніші угруповання дощових черв'яків за результатами OMI-аналізу

Фактори середовища	Вісь 1	Вісь 2	Вісь 3	Вісь 4
Htop	–0,66	–0,07	–0,01	–0,02
TrTop	–0,03	0,15	–0,27	0,03
Htop2	–0,70	0,05	0,05	–0,05
TrTop2	0,05	0,21	–0,25	0,00
Htop·TrTop	–0,61	0,02	–0,11	0,06
Кластер 1	–1,52	1,30	0,60	0,04
Кластер 2	–0,13	–0,43	–0,04	–0,14
Кластер 3	0,36	0,29	0,39	0,21
Кластер 4	–0,31	–0,43	–0,25	–0,01
Кластер 5	0,35	0,09	0,11	0,41
Кластер 6	0,29	–0,14	–0,22	0,51
Кластер 7	0,80	0,59	–0,08	–0,34

Примітка: Кластер 1, ..., 7 – кластери, засновані на ценоморфах рослинного покриву; Н – гігротоп; Т – трофотоп.

остепніння (кластер 5) і лісо-степовий амфіценоз (кластер 6) таким ценотичним одиницям, як степовий моноценоз (кластер 7) і лісовий моноценоз (кластер 2).

Характеристики маргінальності екологічних ніш дощових черв'яків наведено в таблиці 2.

Для загальної маргінальності угруповання (OMI = 20,1) рівень значимості становить p = 0,01, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування екологічної ніші дощових черв'яків. Слід зазначити, що показники маргінальності належать тільки до розглянутих параметрів середовища (екологічних факторів). Для переважної більшості видів дощових черв'яків маргінальність за ординатами вологості та трофності, а також за ценотичними параметрами, є статистично вірогідно відмінною від нульової альтернативи. Інакше кажучи, параметри, які відбивають типологічні особливості біогеоценозів у цілому, мають інформаційну цінність для опису структури угруповання дощових черв'яків. Маргінальність не є статистично достовірною для таких видів, як *D. veneta*, *E. gordejeffi*, *H. tuberculatus* і *L. terrestris*, які при зборах були в цілому не численні, що не дозволило одержати повною мірою обґрунтоване уявлення про екологічну нішу цих видів.

Для екологічної ніші багатьох видів дощових черв'яків є характерною висока частка залишкової толерантності. Це вірогідно свідчить про наявність інших факторів середовища, не врахованих у дослідженні, або про те, що нейтральний характер [37] розподілу угруповання дощових черв'яків складає важливу компоненту його мінливості.

Таблиця 2. Аналіз маргінальності видів угруповання дощових черв'яків

Види	Скорочення	Інерція	OMI	Tol	Rtol	omi	tol	rtol	p-рівень
1. A. rosea	Aporrose	47,81	2,29	3,51	42,01	4,80	7,30	87,90	0,01
2. A. trapezoides	Aportrap	49,53	1,49	4,45	43,60	3,00	9,00	88,00	0,01
3. D. auriculatus	Dendauri	44,72	43,60	0,05	1,07	97,50	0,10	2,40	0,05
4. D. octaedra	Dendocta	49,85	5,56	3,98	40,32	11,10	8,00	80,90	0,01
5. D. veneta	Dendvene	61,90	35,12	14,13	12,65	56,70	22,80	20,40	0,13
6. D. mariupolienis	Dendmari	44,22	44,22	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,02
7. D. r. tenuis	Dendtenu	26,41	8,24	2,18	15,98	31,20	8,30	60,50	0,06
8. E. fetida	Eisefeti	93,03	14,51	38,48	40,04	15,60	41,40	43,00	0,05
9. E. gordejeffi	Eisegord	26,18	6,71	0,67	18,79	25,60	2,60	71,80	0,86
10. E. nordenskioldi	Eisenord	64,19	3,84	8,71	51,63	6,00	13,60	80,40	0,06
11. E. tetraedra	Eisetetr	156,59	100,19	40,24	16,15	64,00	25,70	10,30	0,01
12. H. tuberculatus	Helotube	42,76	6,98	1,15	34,62	16,30	2,70	81,00	0,62
13. L. rubellus	Lumbrube	101,56	27,84	43,01	30,71	27,40	42,40	30,20	0,01
14. L. terrestris	Lumbterr	19,21	11,93	0,76	6,53	62,10	3,90	34,00	0,43
15. O. transpadanus	Octotran	53,12	3,13	3,45	46,54	5,90	6,50	87,60	0,01
16. O. lacteum	Octolact	90,90	5,15	27,91	57,84	5,70	30,70	63,60	0,01
OMI		–	20,05	–	–	–	–	–	0,01

Примітка: OMI – індекс середньої віддаленості (маргінальності) для кожного виду; Tol – толерантність, Rtol – залишкова толерантність; курсивом представлені дані індексів в % від сумарної варіабельності; p-рівень за методом Монте-Карло після 99 ітерацій.

Низький рівень залишкової толерантності встановлено для *D. auriculatus*, *D. mariupolienis* і *E. tetraedra*. Це високоспеціалізовані види та, що найбільш важливо, – обрані маркери екологічного простору здатні досить точно відобразити властивості їх екологічної ніші.

Показник OMI відбиває ступінь маргінальності екологічної ніші як міру відмінності екологічного оптимуму виду від типових умов у межах досліджуваної території. У свою чергу толерантність – показник, зворотний спеціалізації екологічної ніші.

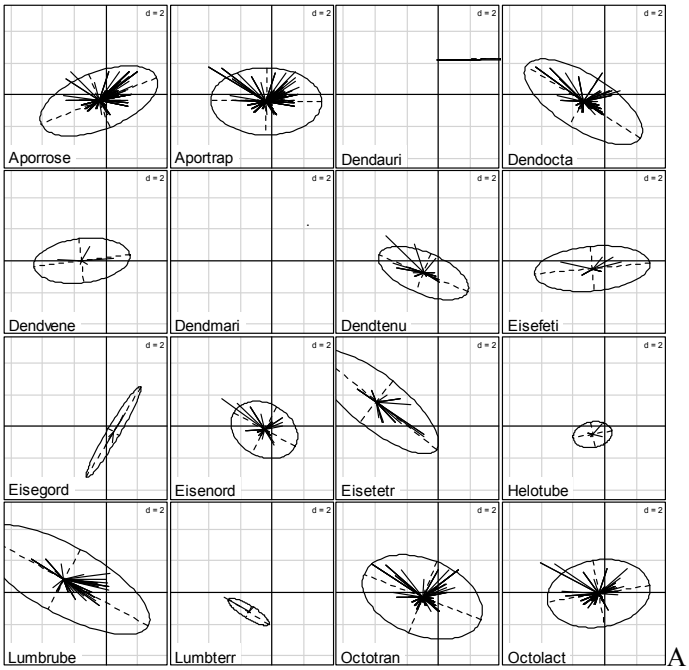
Група видів *O. lacteum*, *E. fetida* і *L. rubellus* характеризуються низкою маргінальністю та високою толерантністю. Група видів *D. auriculatus* і *D. mariupolienis,* навпаки, відрізняються високою маргінальністю та високою спеціалізацією (низкою толерантністю). Група видів *E. fetida* і *D. veneta* характеризуються екологічними нішами з помірною маргінальністю та спеціалізацією. Інші види дощових черв'яків характеризуються низкою маргінальністю та високою спеціалізацією. Слід зазначити, що остання група поєднує значне різноманіття видів дощових черв'яків, які є найбільш типовими для даної території та досягають значних рівнів чисельностей. Низька маргінальність більшою мірою віддзеркалює не так властивості самих видів, як план організації збору даних. Низька маргінальність свідчить про те, що обстеженню підлягали основні та типові місцеперебування дощових черв'яків. Таким чином, маємо справу із представницькою та значною вибіркою по заселенню дощовими черв'яками степового Придніпров'я.

Проекції екологічних ніш на виділені в результаті OMI-аналізу осі, зображено на рис.1.

Візуалізація екологічних ніш дозволяє співвіднести центроїд екологічної ніші виду з початком координат, що відповідає нульовий маргінальності. Відповідно, чим далі розташований центроїд ніші від початку координат, тим більшою маргінальністю характеризується екологічна ніша. У випадку маргінальності ніші, графічно ми можемо оцінити те, за якою з осей ніша найбільш маргінальна. Так, екологічна ніша дощового черв'яка *D. octaedra* є маргінальною за віссю 1 (градієнт вологості), але немаргінальна за віссю 2 (трофність). У свою чергу, екологічна ніша *E. tetraedra* маргінальна за осями 1, 2 і 3, але немаргинальна за віссю 4.

Розмір еліпсоїда вказує на толерантність – спеціалізацію ніші. Чим більша площа еліпсоїда, тим вища толерантність і менше спеціалізація та навпаки. Екологічно пластичними (толерантними) є такі види, як *A. rosea*, *A. trapezoides*, *D. octaedra*, *O. transpadanus* і *O. lacteum*. Закономірно, що ці види найчастіше зустрічаються і досягають високої чисельності. Інші види здебільшого є спеціалізованими. Вони зустрічаються в окремих типах місцеперебувань при комбінації певних режимів вологості та трофності едафотопу.

Важливою властивістю екологічної ніші, яку можна оцінити при візуальному вивченні, є орієнтація щодо осей простору. Паралельний напрямок головної осі еліпсоїда однієї з осей (отже, мала вісь паралельна іншій осі) вказує на відсутність взаємодії осей у впливі на екологічну нішу. Якщо вісь еліпсоїда нахилена, то екологічні фактори, які описуються осями, взаємодіють між собою при визначенні властивостей екологічної ніші. Крім того, кутова орієнтація ніші може бути результатом взаємодії між видами для досягнення оптимального впакування екологічних ніш. Найсильніше виражений нахил головної осі еліпсоїда екологічної ніші *D. octaedra*, *E. gordejeffi*, *E. tetraedra* і *L. terrestris*.



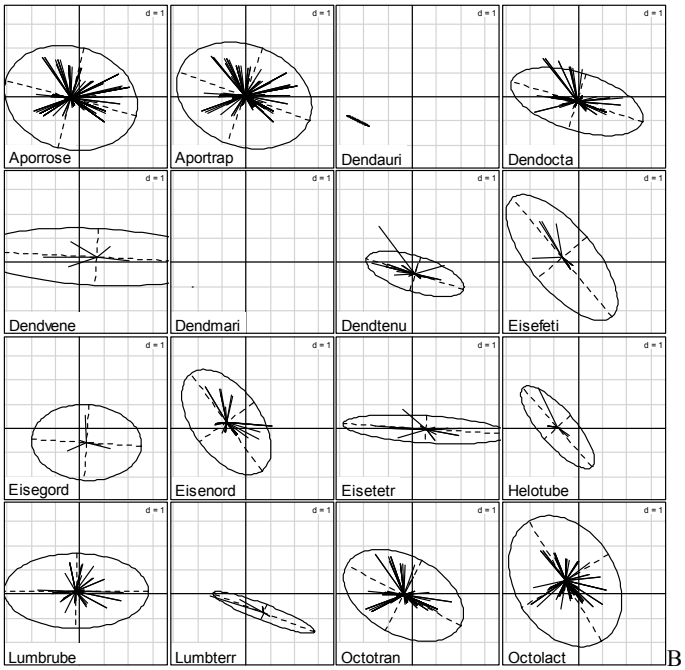


Рис. 1. Екологічні ніші видів дощових черв'яків

Примітка: Координатні осі утворені компонентами маргінальності: А – осі 1 і 2; В – осі 3 і 4; початок координат – нульова маргінальність. Еліпс позначає інерцію екологічної ніші. Промені зв'язують центроїд екологічної ніші із сайтами зустрічі виду в просторі маргінальності угруповання

Крім особливостей індивідуальних екологічних ніш візуалізація дозволяє оцінити їх взаємне розташування в екологічному просторі. Однак можливості для порівняння ніш, надані форматом рис. 1, досить обмежені. Це завдання може бути вирішене графічними можливостями рис. 2 і 3.

Рисунок 1 безпосередньо вирішує завдання ординації (упорядковування) видів уздовж виділених осей. Крайні позиції відповідних діапазонів займають види-індикатори відповідних екологічних факторів. Індикаторами режиму найбільшого зволоження едафотопу (гігрофільні та ультрагігрофільні стації) є *E. tetraedra* і *L. rubellus*. Індикаторами ксерофільних стацій є *D. auriculatus* і *D. mariupolienis* і *E. gordejeffi*. Слід зазначити, що ці види формально є індикаторами, тому що вони дуже рідкісні в регіоні, отже, із практичної точки зору, їх індикаційне значення не суттєве. Для практичної мети індикаторами ксеромезо- або мезоксерофільних умов можуть бути *O. lacteum* і *A. trapezoides*.

Індикатори режиму трофності едафотопу залежать від ценотичної обстановки. Індикатори, які можна встановить за

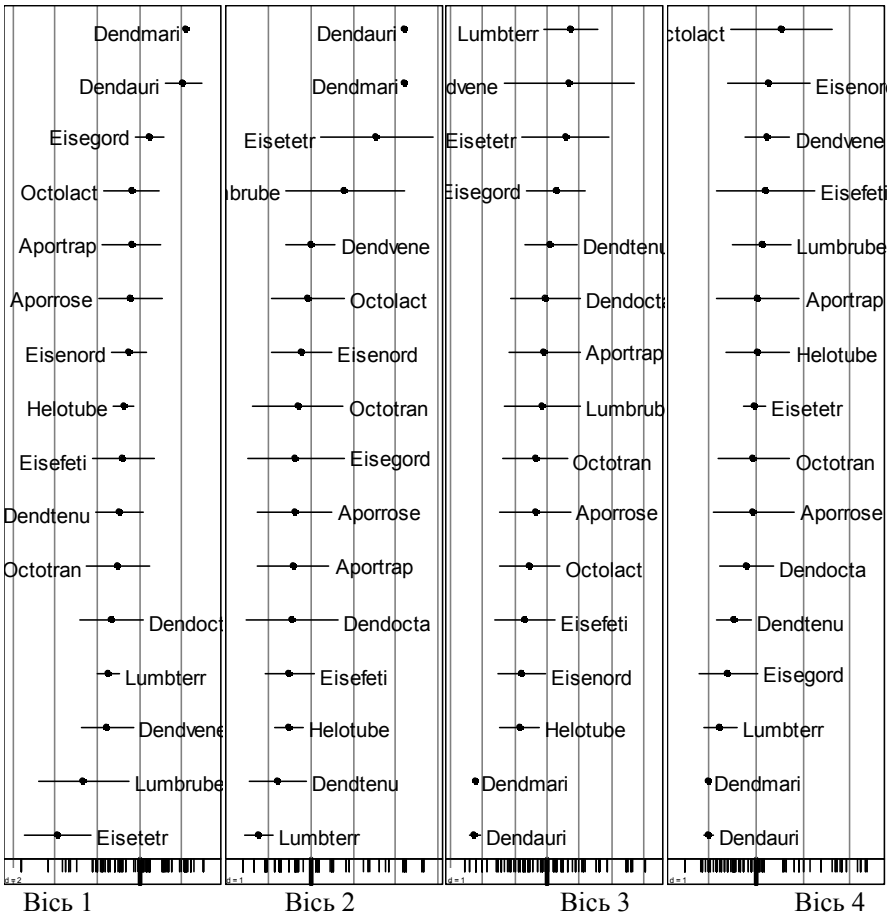


Рис. 2. Розподіл проекцій екологічних ніш дощових черв'яків на осі 1–4

Примітка: назви видів – див. табл. 1; по осі абсцис – значення осей.

характером зв'язку з віссю 2, мають інформаційну цінність у таких ценозах, як болотні моноценози, лісовий моноценоз і лучно-лісовий амфіценоз. Індикаторами едафотопів з високим рівнем мінералізації ґрунтового розчину (мегатрофні стації) можуть бути *D. auriculatus* і *D. mariupolienis* (формально), а також *E. tetraedra*, *O. lacteum* і *E. nordenskioldi*. Індикаторами бідних едафотопів є *L. terrestris* і *D. octaedra*. До них же примикає група *E. fetida* і *D. r. tenuis*, які є мешканцями мертвої деревини, що розкладається, і більшою мірою пов'язані з нею, а не з эдафічними властивостями. Мешканець бідних ґрунтів *H. tuberculatus* зустрічається досить рідко, що не дозволяє розглядати його як надійний індикатор.

Індикаторні значення трофності едафотопу, отримані на основі осі 3, поширюються на такі групи ценозів, як болотний моноценоз, лучно-степовий амфіценоз, лучно-лісовий амфіценоз і лісо-степовий амфіценоз. Індикаторами оліготрофних стацій є: *L. terrestris*, *D. veneta*, *E. tetraedra*, *D. r. tenuis*. Індикаторами мегатрофних стацій є: *D. auriculatus*, *D. mariupolienis*, *H. tuberculatus*, *E. nordenskioldi*.

Ґрунтуючись на ролі осі 4 в організації екологічних ніш можна виявити індикатори груп типів ценозів. Так, індикатором лісового псевдомоноценозу із елементами остепніння та лісо-степового амфіценозу є *O. lacteum* і *E. nordenskioldi*. Індикаторами степового моноценозу є *D. auriculatus* і *D. mariupolienis*, а лісового моноценозу – *L. terrestris*, *E. gordejeffi*, *D. r. tenuis* і *D. octaedra*.

Упакування екологічних ніш в екологічному просторі, заданому осями 1-4 зображено на рис. 3.

Розподіл ніш у просторі осей 1 і 2 показує купчасте розташування центроїдів переважної більшості видів дощових черв'яків. На периферії екологічного простору перебувають *D. auriculatus* і *D. mariupolienis* (це також стосується проекції в осях 3 і 4), а також *E. tetraedra* і *L. rubellus*. Ця периферийність сполучена з низькою чисельністю та рідкою зустрічальністю. Очевидно, що маргінальне розташування в екологічному просторі значно дистанціює ці види від інших представників дощових черв'яків, однак критичні екологічні режими істотно лімітують популяції даних видів.

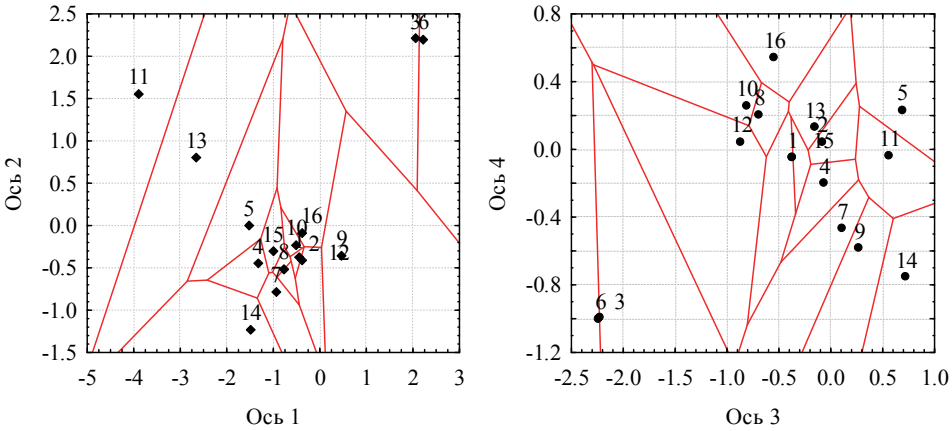


Рис. 3. Розбивка екологічного простору екологічними нішами видів дощових черв'яків (діаграма Вороного)

Примітка: точки – центроїди екологічних ніш; нумерація видів – див. табл. 1.

Компактне розташування центроїдів переважного числа видів дощових черв'яків у просторі осей 1 і 2 свідчить про значну однорідність в екологічному відношенні цієї групи організмів. Розбіжність екологічних ніш спостерігається більшою мірою за осями 3 і 4. Це, безумовно, свідчить про важливу роль у диференціації екологічного простору дощових черв'яків режиму трофності едафотопу та ценотичних особливостей біотопу.

Обговорення. В екології існує дві парадигми: континуалізм і структуралізм [38, 39]. Бельгардівске розуміння біогеоценозу [11, 12, 29] поєднує у собі дві ці парадигми. Сама по собі концепція біогеоценозу є, без сумніву, реалізацією структуралістської парадигми (інша назва – органіцизм). У свою чергу, уявлення про ординати трофності та вологості едафотопу ґрунтуються на континуалістській концепції. Практично ці ординати ідентифікуються на основі фітоіндикаційних оцінок. Без урахування взаємодії між видами на основі усереднених характеристик композиції видів рослин робиться висновок про властивості едафотопу. Деревні рослини найкраще добре індикують умови трофності. Це положення значно наближене до структуралістської концепції про види-едифікатори. Трав'янисті рослини індикують умови вологості. Це уявлення наближене до континуалістської парадигми. Найближчою до ідей структуралізму є уявлення про ценоморфи. Останні вказують на пристосування рослин до різних типів угруповань. Ідея коадаптації видів в угрупованні є типово структуралістською. У більш широкому контексті ценоморфи відбивають участь виду в тому або іншому типі круговороту речовин і потоку енергії. Таке трактування дозволяє поширити поняття "ценоморф" не тільки на рослини, а й на інші живі організми як учасників функціонування екосистеми.

Градієнти вологості та трофності відбивають досить загальні тренди мінливості властивостей середовища, тому закономірною є визначальна роль цих факторів у детермінації осей екологічного простору дощових черв'яків. Найважливішим є градієнт вологості. Цей результат до деякої міри є тривіальним. Цікавою виявляється роль фактора трофності у визначенні екологічної ніші дощових черв'яків. Якщо вологість здійснює сильний екологічний вплив як на рослин, так і на ґрунтових тварин, то явище впливу фактора трофності едафотопу ґрунтових тварин не є настільки очевидним. Найбільш імовірним є опосередкований вплив трофності на дощових черв'яків через ценотичні взаємодії. Дане положення підтверджується також складним характером впливу трофності на дощових черв'яків, тому що фактор трофності маркує дві осі екологічного простору люмбрицид. Це дозволяє припустити, що трофність едафотопу, котра для рослин може виступати як екзогенний фактор, не є таким для дощових черв'яків. Цей фактор для угруповання дощових черв'яків є результатом взаємодії із ценотичним оточенням. Такий результат, очевидно, суперечить континуальній парадигмі, що припускає переважно екзогенну детермінацію структури угруповання.

Маркери ценотичних особливостей відіграють важливу роль у характеристиці основних осей екологічного простору дощових черв'яків. Це свідчить про те, що характер впливу вологості та трофності істотно залежить від ценотичних взаємодій, що також є підтвердженням структуралістської парадигми [39, 40].

Значення розглянутих екологічних факторів – вологості та трофності, а також ценотичних особливостей біогеоценозів, є статистично достовірним для переважної більшості видів дощових черв'яків, але при цьому роль вказаних маркерів далеко не визначальна. Дані

екологічні фактори можна віднести до ландшафтно-біогеоценотичного ієрархічного рівня. Тому можемо припускати, що можуть існувати фактори іншої природи на цьому рівні, або можуть діяти інші фактори на більш низьких просторових рівнях.

Висновки

Параметри, які відбивають типологічні особливості біогеоценозів у цілому, мають інформаційну цінність для опису структури угруповання дощових черв'яків.

Гігротоп і трофотоп є високоінформативними маркерами екологічної ніші угруповання дощових черв'яків.

Дощові черв'яки можуть виступати як індикатори режиму вологості, трофності та ценотичних особливостей едафотопу. Індикаторами гігрофільних та ультрагігрофільних умов є *E. tetraedra* і *L. rubellus*; ксеромезо- або мезоксерофільних умов – *O. lacteum* і *A. trapezoides*.

Індикатори режиму трофності едафотопу залежать від ценотичної обстановки. У межах болотних моноценозів, лісових моноценозів та лучно-лісових амфіценозів індикаторами мегатрофних умов є *E. tetraedra*, *O. lacteum* і *E. nordenskioldi*, а оліготрофних – *L. terrestris* і *D. octaedra*. У межах болотного моноценозу, лучно-степового амфіценозу, лучно-лісового амфіценозу і лісо-степового амфіценозу індикаторами мегатрофних стацій є *D. auriculatus*, *D. mariupolienis*, *H. tuberculatus* і *E. nordenskioldi*; оліготрофних – *L. terrestris*, *D. veneta*, *E. tetraedra* і *D. r. tenuis*.

Отримані результати більшою мірою можуть бути пояснені в рамках структуралістської парадигми в екології. Це стосується важливої ролі у диференціації екологічного простору дощових черв'яків, режиму трофності едафотопу та ценотичних особливостей біотопу, що є результатом внутришньоценотичних взаємодій.

Література

11. Brind'Amour A., Boisclair D., Dray S., Legendre P. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach // Ecological Applications. – 2011. – **21** (2). – P. 363–377.
2. Olden J.D., Jackson D.A. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions // Freshwater Biology. – 2002. – **47.** – P. 1976–1995.
3. Rebuilding community ecology from functional traits / B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // Trends in Ecology and Evolution. – 2006. – **21.** – P. 178-184.
4. Austen D. J., Bayley P.B., Menzel B. W. Importance of the guild concept to fisheries research and management // Fisheries. – 1994. –**19.** – P. 12-20.
5. Жуков О. В. Екоморфічний аналіз консорцій ґрунтових тварин // Дніпропетровськ: Вид-во «Свідлер А. Л.». – 2009. – 239 с.
6. Жуков О.В. Трофоценоморфи ґрунтових тварин та їх діагностичне значення для встановлення трофотопів // Вісник Донецького університету. – Серія А. Природничі науки. – 2007. – С. 277–291.
7. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities / D. Mouillot, S. Spatharis, S. Reizopoulou, T. et al. // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. – 2006. – **16.** – P. 469–482.
8. Intercontinental 1 comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes / W. M.Tonn, J. J. Magnuson, M. Rask, J. Toivonen // The American Naturalist. – 1990. – **136.** – P. 345–375.
9. Zobel M. The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? // Trends in Ecology and Evolution. – 1997. – **12.** – P. 266–269.
10. Angermeier, P.L., Winston M. R. Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia // Ecology. —1998. – **79.** – P. 911–927.

11. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР // Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
12. Бельгард А. Л. Степное лесоведение // М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 С.
13. Кунах О.М., Жуков О.В., Пахомов О.Є. Морфологія дощових черв'яків (Lumbricidae). – Дніпрпетровськ: ФОП Дрига Т. В., 2010. – 52 с.
14. Кунах О.Н., Жуков А. В., Балюк Ю. А. Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – **26** (65), № 3. – С. 107-126.
15. Жуков О. В. Екоморфи Бельгарда–Акімова та екологічні матриці / О. В. Жуков // Екологія та ноосферологія, 2010. – **21**, № 3–4. – С. 109–111.
16. Жуков О.В., Пахомов О.Є., Кунах О.М. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки *(Lumbricidae)*: Монографія Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 2007. – 371 с.
17. Жуков О.В., Кунах О.М., Балюк Ю.О. Просторове варіювання екоморфічної структури ґрунтової мезофауни лісопаркового насадження (на прикладі парку в межах м. Дніпропетровська) // Вісник Львівського національного університету. Серія Біологічна. – 2014. – Вип. 65. – С. 224–237.
18. Hill M.O. Correspondence analysis: a neglected multivariate Method // J. Roy. Stat. Soc. – 1974. – Ser. C. – **23**. – P. 340–354.
19. Hill M.O. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination // J. Ecol. – 1973. – **61**. – P. 237–249.
20. Doledec S., Chessel D., Gimaret-Carpentier C. Niche separation in community analysis: a new method // Ecology. – 2000. – **81**. – P. 2914–2927.
21. Dray S., Dufour A.B. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists // Journal of Statistical Software. – 2007. – **22**(4). – P. 1–20.
22. Ter Braak C.J.F. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // Ecology. – 1986. –**67**. – P. 1167–1179.
23. Palmer M.W. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis // Ecology. – 1993. – **74**. – P. 2215–2230.
24. Кунах О.Н., Жуков А.В., Балюк Ю.А. Экоморфическая и пространственная организация мезопедобионтов лесопаркового насаждения в черте г. Днепропетровска // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № **1** (13). – 106–121.
25. Кунах О.Н., Жуков А.В., Балюк Ю.А. Экоморфическая проекция пространственной организации сообщества почвенной мезофауны // Вестник ХНУ. – 2013. – Вып. 18 (№1079). – С. 118–131.
26. Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема / А.Е. Пахомов, О.Н. Кунах, А.В. Жуков, Ю.А. Балюк // Вісник ДнДУ. Біологія. Екологія. – 2013. **21**(1). – С. 51–57.
27. Фракционирование пространственной вариации сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины / А.В. Жуков, А.Д. Штирц, Г.А. Задорожная, О.Н. Кунах // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № 1 (13). – 87–105.
28. Пространственная организация сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины / А. Д. Штирц, Г. А. Задорожная, О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2013. — Т. XXI, вып. 1. – С. 49–60.
29. Бельгард А. Л. Об амфиценозах // Науч. записки ДГУ. – 1948. – **30**. – С. 87–89.
30. Белова Н.А., Травлеев А.П. Естественные леса и степные почвы. –Днепропетровск: Изд-во ДГУ, 1999. – 346 С.
31. Белова Н. А. Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины. – Днепропетровск: Изд-во ДГУ, 1997. – 264 с.
32. Цветкова Н.Н. Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Днепропетровск: Изд-во ДГУ 1992. – 238 с.
33. Жуков А.В., Шаталин Д.Б. Гигротоп и трофотоп биогеоценозов степного Приднепровья как детерминанты β-разнообразия сообществ дождевых червей (Lumbricidae) // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2016. – № 6 (2), – С. 129–157.
34. Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. – М.: Наука, 1979. – 272 с.
35. Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. – М.: Наука, 1997. – 102 с.

36. Csuzdi Cs., Zicsi A. Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae). – Hungarian Natural history Museum Budapest. – 2003. – P. 271.
37. Hubbell S.P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001. – 540 p.
38. Жирков И. А. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – 453 с.
39. Миркин Б.М., Наумова Г.И., Соломещ А. И.. Современная наука о растительности. – Л.-М.: Логос, 2001. – 264 с.
40. Жуков А.В. Дождевые черви как компонент биогеоценоза и их роль в зооиндикации // Ґрунтознавство. К.–Дніпропетровськ. – 2004. – **5**, № 1–2. – С. 44–57.
41. Жуков А.В., Жукова В.В. Экоморфические спектры комплексов дождевых червей в зоологической диагностике почв // Вестн. ДГУ. – 1997. – Сер. биол. и экология. – Вып. 3. – С. 216–221.
42. Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables / A. Brind'amour, D. Boisclair, P. Legendre, D. Borcard // Limnology and Oceanography. – **50**, № 2. – 2005. – P. 465–479.
43. Chessel D., Lebreton J.D., Prodon R. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple // Compte rendu hebdomadaire des séances de l'Académie des sciences. Paris, D III. – 1982. – **295**. – P. 83–88.

References

1. Brind'Amour, A. Boisclair, D., Dray, S., Legendre, P. (2011). Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach. Ecological Applications, 21 (2), 363–377.
2. Olden, J.D., Jackson, D.A. (2002). A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. Freshwater Biology, 47, 1976–1995.
3. McGill, B.J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology and Evolution, 21, 178–184.
4. Austen, D.J., Bayley, P.B., Menzel, B.W. (1994). Importance of the guild concept to fisheries research and management. Fisheries, 19, 12–20.
5. Zhukov, O.V. (2009). Ekomorfical consortia analysis of soil animals. Dnipropetrovsk: «Svidler A. L.», 239 (in Ukraine).
6. Zhukov, O.V. (2007). Trofotsenomorfis soil animals and their diagnostic value for setting trophotopes. Bulletin of Donetsk University. Series A: Natural Sciences, 277–291.
7. Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A., Do Chi, T. (2006). Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 16, 469–482.
8. Tonn, W. M. , J. J. Magnuson, M. Rask, J. (1990). Toivonen Intercontinental 1 comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes.The American Naturalist,136, 345–375.
9. Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? Trends in Ecology and Evolution, 12, 266–269.
10. Angermeier, P.L., Winston, M.R. (1998). Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia. Ecology, 79, 911–927.
11. Belhard, A.L. (1950). Forest vegetation of the south and east of the Ukrainian SSR. Kiev: Izdatelstvo KHU, 263 (in Ukraine).
12. Belhard, A.L. (1971). Steppe Forestry. Moscow: Lesnaia promyshlennost, 336 (in Russia).
13. Kunach, O.M., Zhukov, O.V., Pachomov, O.E. (2010). Morphology of earthworms (Lumbricidae). Dnepropetrovsk: FOP Dryga T.V., 52 (in Ukraine).
14. Kunach, O.M., Zhukov, O.V., Baliuk, Yu.A. (2013). Spatial variation of soil structure ekomorfical mesofauna of urbazem. Scientific notes of Taurida National University. A series of "Biology, Chemistry",26 (65), № 3, 107–126.
15. Zhukov, O.V. (2010). Ekomorfs Bellegarde-Akimov and environmental matrix. Ecology and Noosferology, 21(3–4), 109–111.

16. Zhukov, O.V., Pachomov, O.E., Kunach, O.M. (2007). Biodiversity Ukraine. Dnipropetrovsk region earthworms (*Lumbricidae*). Dnepropetrovsk: Vydavnytstvo DNU, 371 (in Ukraine).
17. Zhukov, O.V., Kunach, O.M., Baliuk, Yu.A. (2014). Spatial variation of soil structure ekomorfical mesofauna forest park spaces (for example, in Dnipropetrovsk park). Journal of National University of Lviv, 65, 224–237.
18. Hill, M.O. (1974). Correspondence analysis: a neglected multivariate Method. Journal of the Royal Statistical Society: Ceries C, 23, 340–354.
19. Hill, M.O. (1973). Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. Journal Ecology, 61, 237–249.
20. Doledec, S., Chessel, D., Gimaret-Carpentier, C. (2000). Niche separation in community analysis: a new method. Ecology, 81, 2914–2927.
21. Dray, S., Dufour, A.B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. Journal of Statistical Software, 22(4),1–20.
22. Ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology, 67, 1167–1179.
23. Palmer, M.W. (1986). Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. Ecology, 74, 2215–2230.
24. Kunach, O.M., Zhukov, O.V., Baliuk, Yu.A. (2013). Ekomorfical and spatial organization mezopedobionts park plantations in Dnepropetrovsk. Problems of Ecology and Nature Protection technogenic region, 1 (13),106–121.
25. Kunach, O.M., Zhukov, O.V., Baliuk, Yu.A. (2013). Ekomorfical projection of spatial organization of soil mesofauna community. Bulletin of Kharkiv National University, 18 (№1079), 118–131.
26. Pachomov, O.E., Kunach, O.M., Zhukov, O.V., Baliuk, Yu.A. (2013). The spatial organization of the ecological niche of soil mesofauna urbozem. Bulletin of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology, 21(1), 51–57.
27. Zhukov, O.V., Shtirts, A.D., Zadorozhnaia, G.A., Kunach, O.M. (2013). Fractionation of the spatial variation of armored mite communities (Acari: Oribatida) in the soil of agricultural fields in the steppe zone of Ukraine. Problems of Ecology and Nature Protection technogenic region, 1 (13), 87–105.
28. Shtirts, A.D., Zadorozhnaia, Kunach, O.M., G.A., Zhukov, O.V. (2013). The spatial organization of the community armored mites (Acari: Oribatida) in the soil of agricultural fields in the steppe zone of Ukraine. Proceedings of the Kharkov Entomological Society, XXI, (1),49–60.
29. Belhard, A.L. (1948). On amfitsenozah. Scientific Notes of the Dnepropetrovsk State University, 30, 87–89.
30. Belova, N.A., Travleev, A.P. (1999). Natural forests and steppe soils. Dnepropetrovsk: Izdatelstvo DNU, 346 (in Ukraine).
31. Belova, N.A. (1997). Ecology, micromorphology, anthropogenesis forest soils in the steppe zone of Ukraine. Dnepropetrovsk: Izdatelstvo DNU, 264 (in Ukraine).
32. Tsvetkova N.N. (1992). Features of migration of organic and mineral substances and trace elements in the forest steppe of Ukraine Biogeocenoses. Dnepropetrovsk: Izdatelstvo DNU, 238 (in Ukraine).
33. Zhukov, O.V., Shatalin, D.B. (2016). Gigrotop and trophotopes ecosystems steppe Dnieper as determinants of β-diversity of earthworm communities (Lumbricidae). The biological messenger MDPU, 6 (2), 129–157.
34. Perel, T.S. (1979). Dissemination and distribution patterns of earthworms fauna of the USSR. Moskow: Nauka, 272 (in Russia).
35. Vsevolodova-Perel, T.S. (1997). Earthworms fauna of Russia. Moskow: Nauka, 102 (in Russia).
36. Csuzdi, Cs., Zicsi, A. (2003). Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae). Hungarian Natural history Museum Budapest, 271.
37. Hubbell, S. P. (2001). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press, 540.
38. Zhirkov, I.A. (2010). Life at the bottom. Biogeography and bio-ecology of benthic. Moskow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii КМК, 453 (in Russia).
39. Mirkin, B. M., Naumova, L.G., Solomeshch, A.I. (2001). The modern science of vegetation. Moskow: Logos, 264 (in Russia).
40. Zhukov, O.V., Zhukova, V.V. (2004). Earthworms as a component biogeocoenose and their role in bioindication. Edaphology, 5(1–2), 44–57.
41. Zhukov, O.V. Zhukova, V.V. (1997). Ekomorfical spectrs of complexes of earthworms in the zoological diagnostics of soils. News DSU. Series biology and ecology, 3, 216–221.

42. Brind'amour, A., Boisclair, D., Legendre, P., Borcard, D. (2005). Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. Limnology and Oceanography, 50 (2), 465–479.
43. Chessel, D., Lebreton, J.D., Prodon, R. (1982). Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple. Compte rendu hebdomadaire des séances de l'Académie des sciences. Paris, D III, 295, 83–88.

SUMMARY

A. Zhukov, D. Shatalin. *Earthworms (Lumbricidae) ecological niche in the hygrotopes and trophotopes space of the steppe Pridniprovie biogeocoenosis //Biologigical Resources and Nature Management. – 2016. – **8**, №3–4. – P. 53–67.*

The properties of ecological niche of the steppe Pridniprovie earthworms (Lumbricidae) communities which measurements are presented by ordinates of edaphotopes humidity and trophicity by means OMI-analysis have been revealed.

АННОТАЦИЯ

Жуков А. В., Шаталин Д. Б. *Экологическая ниша дождевых червей (Lumbricidae) в пространстве гигротопа и трофотопа биогеоценнозов степного Приднепровья // Биоресурсы и природопользование. – 2016. – **8**, №3–4. – С. 53–67.*

Выявлены свойства экологической ниши сообществ дождевых червей (Lumbricidae) степного Приднепровья, измерения которой представлены с помощью ординат влажности и трофности эдафотопа средствами OMI-анализа.