
SOIL ZOOLOGY



O. N. Kunah¹ Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof.
E. V. Prokopenko² Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof.
A. V. Zhukov³✉ Dr. Sci. (Biol.), Professor

UDK 595.142.3

¹*Oles Honchar Dnipropetrovsk National University,
Gagarin ave, 72, 49010, Dnipropetrovsk, Ukraine*
²*Donetsk National University, Shchors str., 46, 83050,
Donetsk, Ukraine*
³*Dnipropetrovsk State Agrarian University,
Voroshilov str., 25, 49000, Dnipropetrovsk, Ukraine*

ECOMORPHIC ORGANISATION OF THE UKRAINE STEPPE ZONE SPIDER COMMUNITY

Abstract. The conception of ecomorphes as ecological groups of living organisms has been developed by A. L. Belgard (1950) applicable for species of the highest plants of the southeast of a steppe zone of Ukraine. Conceptually close system of vital forms-biomorphs of animals and plants has been created by Mikhail Pavlovich Akimov (Akimov, 1955). A key task of an ecomorphic approach is the ecological analysis of ecosystems structure. The ecomorphic approach has been applied to various groups of animals: entomological fauna of wood plants (Apostolov, 1981), complexes of land arthropods (Barsov, 1996), communities of birds (Ponomarenko, 2002), soil mesofauna (Zhukov, 1996), coleoptera communities agrocoenosis (Sumarokov, 2007). To identify animal species as ecomorphes the expert approach was used: the expert in taxonomy group relying on the experience and knowledge of object identifies it ecomorphes. The algorithm of ecomorphes allocation of soil animals has been offered by Zhukov (Zhukov, 2009). With some changes this algorithm has been applied to allocation of spider species of the Dnepropetrovsk region (Prokopenko et al., 2011). A lack of the specified algorithm is that it yields satisfactory results only for abundant and frequent species in regional fauna. The shortcoming reason – it relies on parametrical statistics for which compliance of experimental data to the normal law of distribution is essentially important that actually can be established only for limited number of species. As result, for a number rather rare in regional fauna of species of spiders incorrect conclusions have been drawn on their ecological status which is known on data from spiders of regions more studied from the point of view of fauna.

In our work nonparametric procedure of a multidimensional scaling which is tolerant to a statistical property of distribution of an abundance of types has been taken for a basis of ecomorphic classification of herpetobiont spiders. It including has allowed to integrate the data collected by various authors in a wide time and spatial span for the general analysis. Faunistic collection also differed and by a technique: the sizes of the traps, fixing liquid, number of traps, an exposition time. It is necessary to consider these circumstances objective as ecological classification of regional fauna should be based on considerable on coverage in time and space a material which cannot be collected on completely uniform procedure.

The multidimensional scaling represents adaptive ordination procedure which assumes a choice of the final decision proceeding, first of all, ecological criteria, instead of especially mathematical. Such

✉ Tel.: +038067-360-72-11. E-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

DOI: 10.15421/041410

ISSN 1684-9094. Gruntoznavstvo. 2014. Vol. 15, no. 1-2

101

adaptability is reached by comparison of ordination decisions with markers of an ecological situation which are received at the biogeocoenosis description of places of sampling. These descriptions are presented in terms of typology of biogeocoenosis of Belgard (1950, 1971): their coenotic status, and also assessment of a mode of a fertility and humidity. The key material is received within the Prissamarsky biospheric station of the Dnepropetrovsk national university where within a monitoring profile reference types of wood biogeocoenoses of a steppe zone of Ukraine are presented.

Primary data of ecological-faunistic researches are represented in the form of matrixes (tables) where columns are presented by a species, and lines – sampling points. Sampling points may be ecologically processed on the basis of biogeocoenosis descriptions. If to find nature of compliance between sampling points and species, it is possible to make interpretation of the ecological status of species, i.e. to reveal key ecological groups (ecomorphes) and to establish belonging of species to them.

The multidimensional scaling allows to estimate within one metric space an arrangement as species, and sampling points. Co-ordinates of sampling points in dimension of a multidimensional scaling are used as predictor of ecological characteristics of the environment in these points. Applying the obtained regression models it is possible to estimate of optimum conditions for species if in these models to use as predictor co-ordinates of species in those dimension of a multidimensional scaling. Species which are characterised by similar optimum values of ecological factors form ecological groups, or ecomorphes. Respectively for spiders we allocate coenomorphes, hygromorphes, trophocoenomorphes.

Key words: *herpetobiont spiders, ecomorphes, biogeocoenosis, trophotop, hygrotop.*

УДК 595.142.3

О. М. Кунах¹

канд. біол. наук, доц.

О. В. Прокопенко²

канд. біол. наук, доц.

О. В. Жуков³

д-р біол. наук, проф.

¹*Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара,
просп. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010, Україна*

²*Донецький національний університет, вул. Щорса, 46, 83050, м. Донецьк, Україна*

³*Дніпропетровський державний аграрно-економічний університет,
вул. Ворошилова, 25, м. Дніпропетровськ, 49000, Україна,
тел.: +038067-360-72-11, e-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru*

ЕКОМОРФІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАНЬ ПАВУКІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

У роботі за основу екоморфичної класифікації герпетобіонтних павуків була прийнята непараметрична процедура багатовимірного шкалування, яка нечутлива до статистичного характеру розподілу чисельності видів. Це дозволило інтегрувати для загального аналізу дані, зібрані різними фахівцями в широкому часовому та просторовому діапазоні. Багатовимірне шкалування являє собою адаптивну ординаційну процедуру, що припускає вибір кінцевого рішення виходячи, насамперед, з екологічних критеріїв, а не суцільно математичних. Така адаптивність досягається шляхом порівняння ординаційних рішень із маркерами екологічної обстановки, які отримані при біогеоценотичному описі місць відбору проб. Дані описи представлені в термінах типології біогеоценозів О. Л. Бельгарда (1950, 1971): їх ценотичний статус, а також оцінка режиму трофності й вологості. Ключовий матеріал отриманий у межах Присамарського біосферного стаціонару Дніпропетровського національного університету, де в межах моніторингового профілю представлені еталонні типи лісових біогеоценозів степової зони України. Види, які характеризуються подібними оптимальними значеннями екологічних факторів формують екологічні групи, або екоморфи. Відповідно для павуків ми виділяємо ценоморфи, гігморфи, трофоценоморфи. Таким чином, екоморфична ідентифікація виду несе інформацію про його ландшафтно-біогеоценотичні переваги в умовах даної ділянки географічного простору. Екоморфичні спектри конкретних угруповань павуків розкривають їх роль і місце в біогеоценозі в термінах, придатних для порівняння з іншими компонентами біогеоценозу.

Ключові слова: *герпетобіонтні павуки, екоморфи, типи біогеоценозів, тропотоп, гігротоп.*

¹ Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара,
просп. Гагарина, 72, г. Днепропетровск, 49010, Украина

² Донецкий национальный университет, ул. Щорса, 46, 83050, г. Донецк, Украина

³ Днепропетровский государственный аграрно-экономический университет,
ул. Ворошилова, 25, г. Днепропетровск, 49000, Украина,
тел.: +038067-360-72-11, e-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

ЭКОМОРФИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ПАУКОВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

В работе за основу экоморфической классификации герпетобионтных пауков была принята непараметрическая процедура многомерного шкалирования, которая нечувствительна к статистическому характеру распределения обилия видов. Это позволило интегрировать для общего анализа данные, собранные различными специалистами в широком временном и пространственном диапазоне. Многомерное шкалирование представляет собой адаптивную ординационную процедуру, которая предполагает выбор конечного решения исходя, прежде всего, из экологических критериев, а не сугубо математических. Такая адаптивность достигается путем сравнения ординационных решений с маркерами экологической обстановки, которые получены при биогеоценотическом описании мест отбора проб. Данные описания представлены в терминах типологии биогеоценозов А. Л. Бельгарда (1950, 1971): их ценотический статус, а также оценка режима трофности и влажности. Ключевой материал получен в пределах Присамарского биосферного стационара Днепропетровского национального университета, где в пределах мониторингового профиля представлены эталонные типы лесных биогеоценозов степной зоны Украины. Виды, которые характеризуются подобными оптимальными значениями экологических факторов формируют экологические группы, или экоморфы. Соответственно для пауков мы выделяем ценоморфы, гигроморфы, трофоценоморфы. Таким образом, экоморфическая идентификация вида несет информацию о его ландшафтно-биогеоценотических предпочтениях в условиях данного участка географического пространства. Экоморфические спектры конкретных сообществ пауков раскрывают их роль и место в биогеоценозе в терминах, сопоставимых для сравнения с другими компонентами биогеоценоза.

Ключевые слова: герпетобионтные пауки, экоморфы, типы биогеоценозов, трофотоп, гигротоп.

ВВЕДЕНИЕ

Идея применения экоморф почвенных животных для индикации эдафтопов была предложена А. Л. Бельгардом и А. П. Травлевым (Belgard and Travleev, 1980). Разнообразие биоморф (экоморф), или жизненных форм, является важной компонентой биологического разнообразия (Pavlinov, 2010). Как считают Д. Н. Кашкаров (Kashkarov, 1938), Ю. Г. Алеев (Aleev, 1986) и И. Я. Павлинов (Pavlinov, 2010), в экоморфах в равной степени проявляется как собственная (физиологическая, морфологическая и т.п.), так и «внешняя» (связи со средой) специфика организмов. По мнению А. Л. Бельгарда (Belgard, 1950), экоморфы отличны от жизненных форм, так под этими последними чаще всего принято понимать приспособления, которые отражаются во внешнем облике живого организма. Жизненные формы, как известно, не всегда сопряжены с изменениями в морфо-анатомической структуре, что в первую очередь касается приспособлений растений к почвенному плодородию и к термическим условиям.

В 1948 г. М. П. Акимов опубликовал свою работу «Биоценотическая рабочая система жизненных форм – биоморф» (Акимов, 1948), в которой изложил свои

представления о структуре биоценоза и о биоморфическом подходе для анализа структуры животного населения. Он так определяет биоморфу: «В аспекте биоценоза каждый вид растения или животного, входящий в его состав, следует рассматривать как определенную жизненную форму, понимая под этим термином тот или иной тип приспособления организма к основным факторам среды его обитания». При выделении биоморф важным является характеристика организма с точки зрения отношения его к абиотическим и биотическим факторам среды, а также в отношении места и роли его в биоценозе. Применение системы биоморф дает возможность кратко охарактеризовать каждый вид животного со стороны основного свойственного ему местообитания и формы передвижения, состава пищи и способа её добывания и, наконец, в отношении размеров его тела, которые в значительной мере определяют место, занимаемое видом в цепях и цикле питания (Акимов, Verstov, 1948). В системе биоморф животных выделяются топоморфы, хемоморфы (для гидробионтов), климаморфы (для аэробиионтов) и трофоморфы (Акимов, 1954).

Принципы экоморфической классификации были применены для почвенной мезофауны (Zhukov, 2009) и герпетобионтных пауков (Prokopenko et al., 2010). Однако предложенные алгоритмы требуют доработки и усовершенствования для решения следующих задач: 1. Количественная методика экоморфической классификации животных не должна зависеть от статистического характера обилия видов в выборке; 2. Для интеграции значительного объема данных процедура должна предполагать возможность использования материалов, собранных различными авторами в различные периоды времени и географических точках. Разработке процедуры экоморфической классификации герпетобионтных пауков посвящена данная статья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

База данных, которая легла в основу настоящей статьи, представлена 510 описаниями сообществ пауков (включая различные даты отбора проб в пределах данной точки отбора) и 324 видами преимущественно герпетобионтных пауков. Отбор проб производился ловушками Барбера. Исследованиями охвачены Донецкая, Днепропетровская, Кировоградская и Херсонская области. Описание фаунистических комплексов пауков и их экологических характеристик сделано в ряде работ, список которых приведен в сводках Е. В. Прокопенко и соавт. (Prokopenko et al., 2010) и Н. Ю. Полчанинова и Е. В. Прокопенко (Polchaninova and Prokopenko, 2013). Экоморфический анализ сообществ пауков в данной работе сделан для изученных байрачных комплексов, детальная типологическая характеристика которых дается ниже (обозначения соответствуют легендам рисунков в статье).

А – байрак Войсковой (Днепропетровская область). 1. – склон северной экспозиции, верхняя треть, бересто-чернокленовый дубняк с ежой (Е, KsMs 1-2); 2. – там же, степная целинка; 3. – там же, средняя треть, липо-ясенева дубрава со звездчаткой (D_{ac}, Ms 2); 4. – там же, нижняя треть, паклено-ясенева дубрава со снытью (D_n, MsHg 3); 5. – тальвег, вязо-ясенева дубрава с сырым крупнотравьем (D_n, Hg 4); 6. – южная экспозиция, нижняя треть, бересто-ясенева дубрава с мятликом лесным (D_n, Ms 2); 7. – там же, средняя треть, бересто-ясенева дубрава с ежой (D_n, KsMs 1-2); 8. – там же, верхняя треть, бересто-чернокленовый дубняк с ежой (Е, KsMs 1-2).

В – байрак Яцев яр (Днепропетровская область). 1. – склон северной экспозиции, верхняя треть, бересто-пакленовая дубрава с ежой (D_n, KsMs 1-2); 2. – там же, степная целинка (MsKs 1); 3. – там же, средняя треть, липо-ясенева дубрава со звездчаткой (D_{ac}, Ms 2); 4. – там же, бересто-ясенева дубрава с мятликом лесным (D_n, Ms 2); там же, нижняя треть, 5. – там же, нижняя треть, липо-ясенева дубрава с широколиственным травьем (D_{ac}, HgMs 2-3); 6. – тальвег, пакленовая дубрава со снытью (D_n, HgMs 2-3); 7. – южная экспозиция, нижняя

треть, липо-ясеневая дубрава со звездчаткой (D_{ac} , Ms 2); 8. – там же, средняя треть, степная целинка (MsKs 1); 9. – плакор, степная целинка (Ks 0).

С – байрак урочище Грабовое (Днепропетровская область). 1. – склон северной экспозиции, верхняя треть, липо-грабовая дубрава с широколиственным (D_c, HgMs 2-3); 2. – там же, средняя треть, липо-грабовая дубрава с широколиственным (D_c, HgMs 2-3); 3. – там же, нижняя треть, липо-грабовая дубрава с широколиственным (D_c, HgMs 2-3); 4. – тальвег, липо-грабовая дубрава со снытью (D_c, MsHg 3); 5. – южная экспозиция, нижняя треть, липо-грабовая дубрава со звездчаткой (D_c, Ms 2); 6. – там же, средняя треть, липо-грабовая дубрава со звездчаткой (D_c, Ms 2); 7. – там же, верхняя треть, липо-ясеневая дубрава с ежой (D_{ac}, KsMs 1-2).

Д – Черный лес (Кировоградская область). 1. – плакор, липо-грабовая дубрава со звездчаткой (D_c, Ms 2); 2. – склон балки северной экспозиции, верхняя треть, липо-грабовая дубрава со звездчаткой (D_c, Ms 2); 3. – там же, средняя треть, липо-грабовая дубрава с широколиственным (D_c, HgMs 2-3); 4. – там же, нижняя треть, липо-грабовая дубрава со снытью (D_c, MsHg 3); 5. – тальвег, вязо-ясеневая дубрава с сырым крупнолиственным (D_n, Hg 4).

Экоморфическая структура сообщества пауков представлена как доля представителей данной экоморфы от суммарной численности сообщества:

$$p_i = \frac{n_i}{\sum_{i=1}^E n_i},$$

где p_i – доля i -й экоморфы, n_i – число особей в сообществе, принадлежащих i -й экоморфе, E – число экоморф, представленных в сообществе.

Таким образом, доля экоморфы варьирует в интервале от 0 до 1. Графическое представление экоморфической структуры оказывается не выразительным, если доли отдельных экоморф очень малы и (или) очень велики. Мы считаем целесообразным перейти от долей (вероятностей) экоморф к их неопределенностям $-1 \cdot p_i \log_2 p_i$. Неопределенность принимает максимальное значение при $p_i \approx 0,37$. Тогда верхняя граница кумулятивного графика неопределенностей экоморф будет представлять экоморфическое (экологическое) разнообразие сообщества, а точнее – его аспект (ценоморфический, гигроморфический, ценотрофоморфический):

$$H = -1 \cdot \sum_{i=1}^E p_i \log_2 p_i.$$

Очевидно, что перед нами метрика (индекс) разнообразия по Шеннону. Его широко используют для оценки видового разнообразия. Мы его применяем для описания экоморфического разнообразия.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многомерное шкалирование позволяет в пространстве меньшей размерности отобразить исходный многомерный массив данных. Для проведения анализа нами была использована метрика Брея-Куртиса и висконсинская предварительная трансформация данных.

Вопрос о числе измерений может быть решен путем оценки скорости изменения стресса при увеличении числа измерений. Стресс является мерой точности отображения исходных данных в пространстве меньшей размерности. Если при увеличении числа измерений уменьшение стресса происходит медленно, то такой прирост числа не дает существенного улучшения качества отображения. Таким образом, резкий перегиб кривой стресс-число измерений может указывать на оптимальное число измерений. Полученная кривая изменения стресса в зависимости от числа измерений не имеет четкого участка резкого перегиба (данные не приведены). Четкость перегиба усиливается, если использовать дифференциальный стресс – разницу значений стресса между соседними числами измерений (рис. 1).

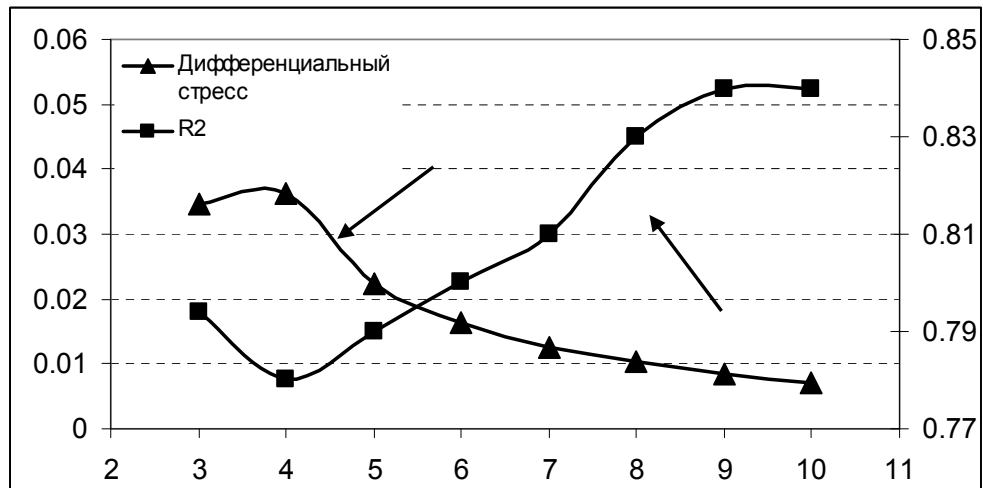


Рис. 1. Зависимость дифференциального стресса и статистики R^2 многомерного шкалирования от числа измерений для метрики Брея-Куртиса и предварительной висконсинской трансформации данных

Условные обозначения: ось абсцисс – число измерений; ось ординат – дифференциальный стресс; стрелки показывают участки наибольшего перегиба кривой дифференциального стресса и статистики R^2 .

Также для оценки качества проведенного многомерного шкалирования можно использовать статистику R^2 . Эта статистика показывает долю дисперсии признакового пространства, описываемой данным числом измерений, полученных в результате многомерного шкалирования.

Критерий стресса и статистики R^2 дают различное число измерений для оптимального решения. Для критерия стресса это пять измерений, для статистики R^2 – восемь. В нашем случае мы решили остановиться на критерии статистики R^2 , так как он является более очевидным. Меньшее число измерений является предпочтительным решением, целью которого является многомерное шкалирование, так как только первые несколько измерений обычно могут быть содержательно интерпретированы. В нашем исследовании многомерные измерения являются промежуточным этапом, поэтому решение с большим числом измерений (восемь), но более точное, является предпочтительным.

Проведенные расчеты свидетельствуют о том, что двухмерный вариант многомерного шкалирования достаточен для точного отображения исходного массива данных о структуре сообщества пауков как для метрики Гувера, так и Раупа-Крика, так как увеличение числа измерений выше указанного не приводит к существенному приросту точности отображения.

Результаты отображения исходного массива данных в измерениях, полученных с помощью многомерного шкалирования, представлены на рисунке 2.

В результате анализа выделены восемь измерений, в пространстве которых можно количественно охарактеризовать взаимоотношения между различными сообществами пауков. Эти измерения можно сопоставить с градиентами среды (табл. 1).

Значения, представленные в таблице, обозначают направление градиентов среды по отношению к выделенным измерениям структуры сообщества пауков. Силу градиента характеризует корреляция градиента и измерений, представленная как R^2 . Анализ полученных данных свидетельствует о том, что для изученной экспериментальной выборки пауков ключевыми экзогенными факторами являются различия среды в разрезе степь-лес, а также гигротоп и трофотоп эдафотоп. Следует отметить, что последнее сочетание определяет тип леса по А. Л. Бельгарду (Belgard,

1950, 1971), а в более широком смысле – тип биогеоценоза. Роль дифференциации биогеоценозического покрова на луговые и болотные ценозы в структурировании сообщества пауков закономерно меньше, но статистически достоверна. Участки с засолением почв заняли незначительный объем в нашей экспериментальной выборке, что обусловило малое значение этого фактора. Можно предположить, что пауки – в целом толерантная по отношению к условиям поемности группа, поэтому сила соответствующего градиента не велика.

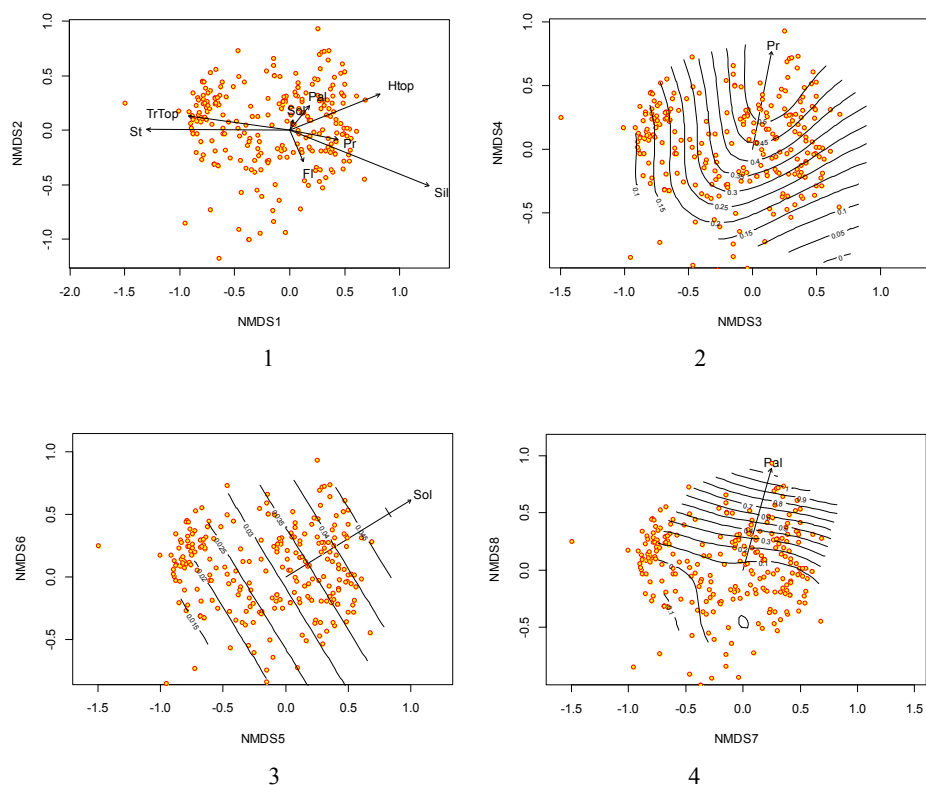


Рис. 2. Ординация сообщества пауков методом многомерного шкалирования и факторы среды, корреляция которых с осями многомерного шкалирования достоверна ($p < 0,05$)

Условные обозначения: NMDS1, ..., NMDS8 – многомерные оси; точки – расположение видов пауков (названия не приведены из-за громоздкости); TrTop – уровень трофности эдафотопы; Htop – уровень влажности (гигротопы) эдафотопы; F1 – фактор поемности; характер растительности: St – степной; Sil – лесной; Pr – луговой; Pal – болотный; Sol – фактор засоления почв; на рис. 2–4 показаны изолинии соответствующих переменных среды.

Данные таблицы 1 и рис. 1 свидетельствуют о том, что все градиенты среды оказывают влияние на структуру сообщества пауков. Следует отметить, что характер этой связи далеко не всегда является линейным. Однако важен тот факт, что измерения пространства, полученные в результате многомерного шкалирования, могут быть применены для биоиндикации градиентов среды. Факт нелинейности связи структуры сообщества пауков и градиентов среды требует при выборе статистического инструментария выйти за пределы методов линейной статистики.

Для проведения дискриминантного и регрессионного анализов был применен метод опорных векторов. В качестве переменных-предикторов используются веса точек отбора проб по измерениям NMDS1–NMDS8. С помощью указанной процедуры

получена обучающая выборка, которая позволяет по значениям измерений многомерного шкалирования установить биоиндикационные оценки градиентов среды. Качество классификационных процедур представлено на рисунке 3.

Таблица 1

Соответствие многомерных измерений и градиентов (переменных) среды
(*p*-уровень основывается на 999 пермутациях)

Пере- менные среды	Косинусы между углами направлений измерений и градиентами среды								<i>R</i> ²	<i>p</i> -уро- вень
	NMDS 1	NMDS 2	NMDS 3	NMDS 4	NMDS 5	NMDS 6	NMDS 7	NMDS 8		
TrTop	-0,65	0,09	-0,65	-0,26	0,11	-0,24	-0,14	-0,04	0,53	0,00
Htop	0,57	0,23	0,29	0,20	0,13	0,15	0,29	0,61	0,54	0,00
Fl	0,14	-0,32	0,56	0,41	0,26	-0,06	-0,26	0,51	0,21	0,00
St	-0,83	0,00	-0,45	0,00	-0,02	0,00	-0,22	-0,22	0,63	0,00
Sil	0,87	-0,35	0,17	-0,22	0,08	-0,06	-0,19	-0,05	0,55	0,00
Pr	0,50	-0,09	0,10	0,52	0,16	-0,04	0,32	0,58	0,20	0,00
Pal	0,17	0,21	0,24	0,27	0,22	0,05	0,23	0,84	0,29	0,00
Sol	0,07	0,21	0,29	0,56	0,34	0,21	0,62	-0,07	0,05	0,01

Полученные результаты свидетельствуют о достаточно хорошем соответствии биоиндикационных и экспертных оценок уровней градиентов среды. Рассеивание облака точек для трофотопы и гигротопы обусловлено экологической спецификой и масштабом индицируемого градиента и сообщества пауков. Следует учитывать, что при всей вариабельности условий влажности и трофности, которые происходят в данном эдафотопе в течение сезона и год от года, фитоиндикационные оценки дают интегрированное и выравненное представление о соответствующих режимах. Сообщество пауков более динамично, чем фитоценоз, поэтому демонстрирует значительную вариабельность своей структуры в пределах конкретного трофотопы и гигротопы. Фитоиндикационными мерами являются экоморфы растений, поэтому очевидно, что переход от структурных характеристик сообщества пауков как композиции видов к экоморфам пауков, может дать более инвариантную оценку типологических особенностей биогеоценоза.

Важно отметить, что лесной и степной типы биогеоценозов достаточно хорошо дифференцируются по структуре сообщества пауков. Заметно ниже дифференциальные свойства сообщества пауков для идентификации болотных и луговых типов. Главную причину данного явления мы видим в амфиценоичности луговых и болотных экосистем в условиях степной зоны. Если степные и лесные биогеоценозы часто представлены моноценозами, то луговые и болотные экосистемы имеют сложную ценотическую природу. Чаще приходится говорить о лугово-лесных, болотно-луговых, лугово-степных и т.д. вариациях. Таким образом, достаточно хорошо могут быть выявлены комплексы пауков степных зональных и лесных интразональных сообществ. При выявлении комплексов пауков аazonальных луговых и болотных экосистем могут возникать сложности, связанные с неоднозначностью отнесения к той или иной группе видов пауков.

Процедура неметрического многомерного шкалирования позволяет провести ординацию точек отбора проб (строки в матрице данных) и видов (столбцы в матрице данных). Положение и точек и видов в многомерном пространстве измерений представлено соразмерными весами. Это позволяет использовать модели классификации точек, полученные на предыдущем этапе исследования с помощью процедуры опорных векторов, для экологической характеристики видов в тех же терминах.

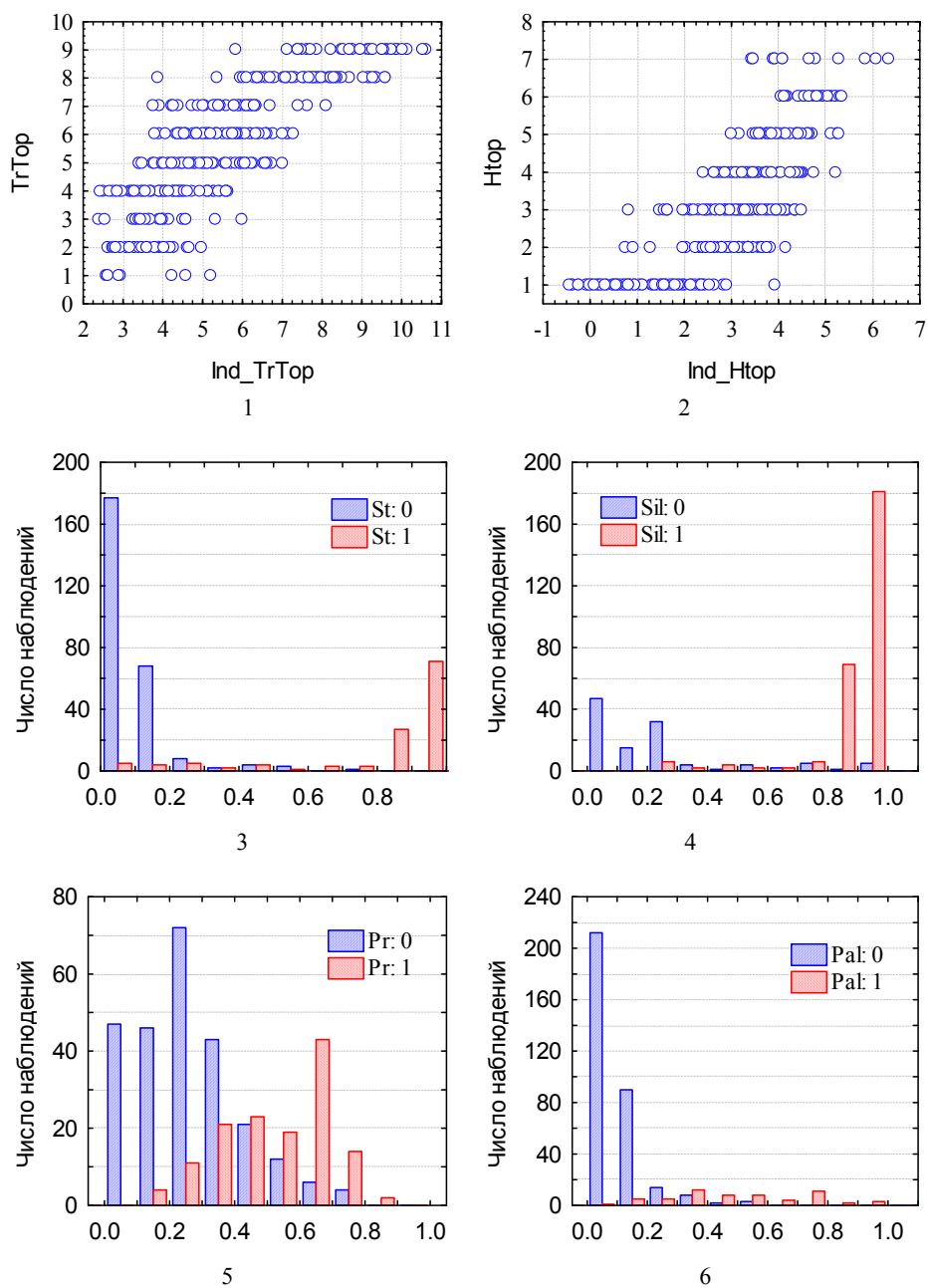


Рис. 3. Качество биоиндикационной оценки значений градиентов среды по многомерным измерениям с помощью метода опорных векторов

Условные обозначения: 1, 2 – результаты регрессионного анализа для условно непрерывных переменных трофотоп и гиротоп (ось абсцисс – биоиндикационная оценка, ось ординат – экспертная оценка); 3–6 – распределения вероятности отнесения наблюдения к альтернативе 1 – есть признак (альтернатива 0 – нет признака).

Оценки по регрессионным моделям трофотоп и гиротоп, где в качестве переменных-предикторов использованы веса видов по измерениям NMDS1–NMDS8, позволяют установить местоположение центра ниши вида по соответствующей шкале (рис. 4).

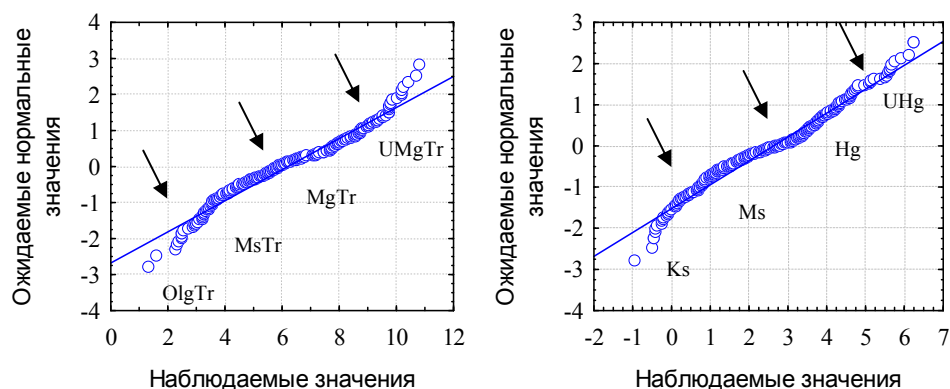


Рис. 4. Нормальные вероятностные графики значений местоположений центров экологических ниш по градиенту трофности (слева) и влажности (справа)

Условные обозначения: стрелки обозначают границы выделения трофоценоморф (слева) и гигроморф (справа); OlgTr – олиготрофоценоморфы, MsTr – мезотрофоценоморфы; MgTr – мегатрофоценоморфы; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы; Ks – ксерофилы; Ms – мезофиллы; Hg – гигрофилы; UHg – ультрагигрофилы.

Нормальные вероятностные графики позволяют визуально определить соответствие экспериментального распределения нормальному закону либо оценить границы смеси нормальных распределений. Экоморфы как целостные экологические группы должны характеризоваться нормальным законом распределения количественных экологических характеристик в пределах одной экоморфы, при этом вся совокупность экоморф представляет собой смесь нормальных распределений. Целостность и однородность конкретной экоморфы является свидетельством того, что её существование определяется структурно-функциональной организацией биогеоценоза, следовательно, экоморфическая структура компонентов биогеоценоза является отражением его организации.

Наряду с критерием целостности и однородности имеет силу критерий соразмерности. Информационный аспект экоморфической структуры очень важен, так как экоморфическая структура является важным источником информации о структурно-функциональной организации биогеоценоза. Число элементов и их выравненность определяют информационную насыщенность источника информации. Выражением выравненности является соразмерность экоморф. Экоморфы с малым числом видов имеют пренебрежительно малую информационную ценность, равно как и с очень большим числом видов (неопределенность события $-p \cdot \ln p$ стремится к нулю как при $p \rightarrow 0$ так и при $p \rightarrow 1$).

Исходя из указанных рассуждений нами были выделены такие трофоценоморфы: OlgTr – олиготрофоценоморфы (значения по шкале трофности < 3,5), MsTr – мезотрофоценоморфы (от 3,5 до 5,5); MgTr – мегатрофоценоморфы (от 5,5 до 8); UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы (> 8); и гигроморфы: Ks – ксерофилы (значения по шкале влажности < 1,5); Ms – мезофиллы (от 1,5 до 3,5); Hg – гигрофилы (от 3,5 до 5); UHg – ультрагигрофилы (> 5).

Как градации трофности, так и градации влажности эдафотопы, являются альтернативными состояниями как влажности, так и трофности. Ценобитические характеристики биогеоценоза не являются альтернативными, что нашло свое выражение в учении А. Л. Бельгарда (Belgard, 1948) об амфиценозе. Поэтому ценобитическая классификация не является альтернативной, а конкретные биогеоценозы могут быть одновременно отнесены к одному или нескольким ценобитическим типам, т.е. быть лугово-лесными, лугово-болотными, лугово-степными, степными с процессами остепнения и т.д.

С помощью регрессионного анализа по методу опорных векторов была оценена вероятность принадлежности каждой точки отбора проб к отдельному ценогическому типу (степному, лесному, луговому, болотному) по измерениям NMDS1–NMDS8. Затем модель была применена для оценки вероятности принадлежности вида к ценогическому типу, т.е. к ценоморфе.

Анализ полученных данных (рис. 5) свидетельствует о том, что степанты и сивьванты могут быть разделены достаточно хорошо. Лишь только отдельные виды с высокой степенью вероятности могут быть отнесены как к лесным, так и к степным.

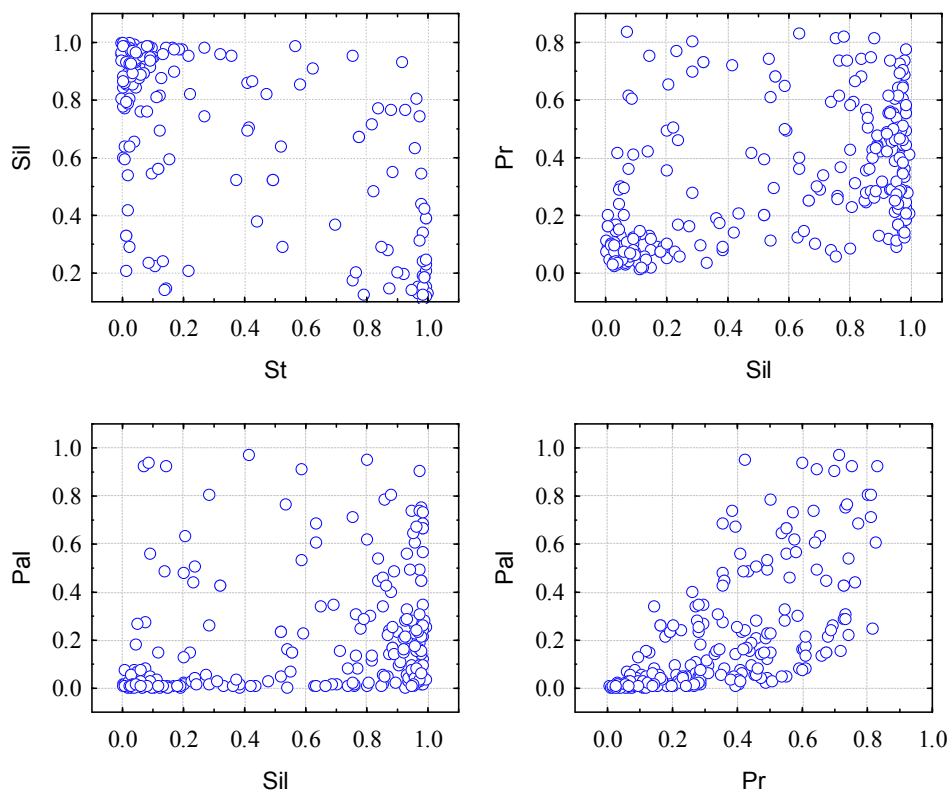


Рис. 5. Соотношение вероятностных оценок принадлежности видов пауков к ценоморфам

Условные обозначения: St – степанты (степные); Sil – сивьванты (лесные); Pr – пратанты (луговые); Pal – палюданты (болотные).

Вероятности отнести вид к болотной либо луговой ценоморфе тесно коррелируют. Облако данных не имеет четко обособленных кластеров, поэтому различия между этими ценоморфами являются в большей степени количественными.

Среди видов с высокой степенью вероятности принадлежности к сивьвантам есть виды, однозначно относимые к этой группе, а также конкурирующие за статус пратантов или палюдантов. Это делает необходимым выделить ценоморфу лугово-болотно-лесных видов (PrPalSil – пратанто-палюданто-сивьвантов) наряду с сивьвантами, палюдантами, пратантами и степантами.

Критерии для выделения ценоморф были установлены на основании требований однородности, целостности, соразмерности и информационной значимости. Алгоритм классификации ценоморф в виде дендрограммы представлен на рисунке 6.

Виды с вероятностью принадлежности к степным более 0,8 были классифицированы как степанты. Виды с вероятностью принадлежности к лесным

более 0,9 были классифицированы как сильванты и пратанто-палюданто-сильванты. Из них те, сумма вероятностей принадлежности к луговым и болотным типам которых превышает 0,6, были классифицированы как пратанто-палюданто-сильванты, а прочие – как сильванты. Прочие виды с вероятностью принадлежности к лесным и степным типам менее 0,9 были классифицированы как луговые и болотные. Классификация в болотной или луговой ценоморфе проведена по критерию количественного преимущества соответствующей вероятности.

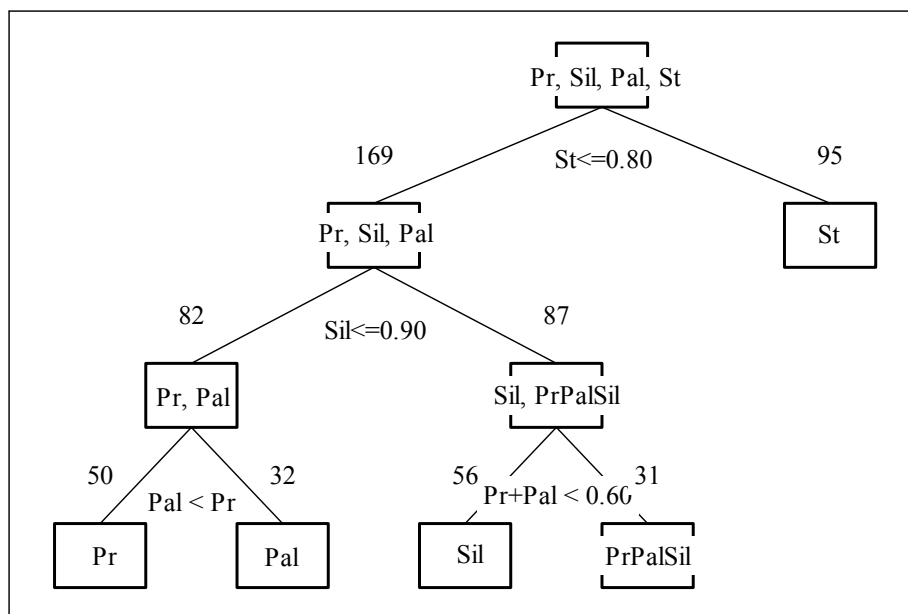


Рис. 6. Классификационное дерево ценоморф пауков

Условные обозначения: в местах дихотомий показаны условия разбиения на классы низшего уровня; цифры указывают на число видов в соответствующей ветви.

Насыщение видами экоморф пауков степного Приднeпpовья представлено в таблице 2.

Таблица 2

Экоморфическая структура пауков степного Приднeпpовья

Ценоморфа	Трофоценоморфы				Гигроморфы				Всего
	OlgTr	MsTr	MgTr	UMgTr	Ks	Ms	Hg	UHg	
Pal	1	12	3	–	–	2	5	9	16
Pr	22	24	22	–	–	31	37	–	68
PrPalSil	16	13	2	–	–	5	17	9	31
Sil	27	49	7	–	1	39	43	–	83
St	–	2	58	66	110	16	–	–	126
Всего	66	100	92	66	111	93	102	18	324

Из ценоморф наиболее богатыми видами являются степанты – 126. Таким образом, зональный компонент животного населения пауков составляет 38,89 % от всего богатства фауны. Важную роль играют лесные (83 видов) и луговые (68 видов) ценоморфы. Обитатели амфиценозов – лугово-болотно-лесные виды – представлены 31 видом. Болотные формы ввиду относительной редкости болотных биогеоценозов в степной зоне представлены только 16 видами.

Олиготрофоценоморфы преимущественно встречаются среди лесных, луговых и лугово-болотно-лесных ценоморф. Мезотрофоценоморфы наиболее характерны для лесных, а мега- и ультрамегаценоморфы – для степных ценоморф.

Таким образом, между ценоморфами и трофоценоморфами существует некоторая степень корреляции, однако эти аспекты экоморфической структуры не являются тождественными.

Степанты представлены только ксерофилами и мезофилами. Ксерофилы также встречаются ещё и среди силвантов (1 вид). Лесные виды также представлены мезофилами и гигрофилами. Эти же гигроморфы мы отмечаем среди луговых видов. Среди болотных и лугово-болотных лесных мы находим мезофилов, гигрофилов и ультрагигрофилов (последние две гигроморфы преобладают).

Экоморфа – это дискретная оценка местоположения оптимума вида в континууме экологических условий. Для структурирования экологической ниши сообщества пауков нами выбраны те условия, которые, как известно, оказывают влияние на структуру биогеоценозов степной зоны, а именно: тип круговорота веществ и потока энергии (степной, лесной, луговой и болотный), режим влажности (гигротоп), режим трофности фитоценоза (трофотоп). Аналогично экоморфам растений (Belgard, 1950, 1971) нами выделены экоморфы пауков – ценоморфы (отражают место в ключевых типах круговорота веществ и потока энергии), трофоценоморфы (отражают предпочтение группировок растительности, адаптированных к соответствующим условиям минерального питания), гигроморфы (отражают место в диапазоне условий влажности). В более широком контексте, пауков мы относим к трофоморфе хищников. Пауки, собранные с помощью ловушек Барбера преимущественно относятся к топоморфе герпетобионтов.

Установленные экоморфы пауков могут быть использованы для экоморфического анализа конкретных сообществ. Для этих целей из всей базы данных нами выбраны для экоморфического анализа сообщества пауков байрачных биогеоценозов – степные комплексы байрака Войсковой, урочищ Яцев Яр и Грабовое, а также комплекса в лесостепи – Черный Лес.

Результаты анализа ценоморфической структуры сообществ пауков показаны на рисунке 7.

Ценоморфическое разнообразие сообщества пауков зависит как от типа байрачной системы, так и от участка геоморфологического профиля (верхняя, средняя, нижняя треть и тальвег) (табл. 3). Паттерн изменчивости по профилю ценоморфического разнообразия является единообразным для всех байраков, так как эффект взаимодействия типа байрачной системы и участка профиля не является достоверным ($F = 0,94$, $p = 0,52$). Наибольшим ценоморфическим разнообразием характеризуются сообщества пауков байраков Яцев яр и Черный лес, а наименьшим – байраков Войсковой и урочища Грабовое. Локальные максимумы разнообразия характерны для тальвегов и верхних третей склонов байраков.

Индекс разнообразия ценоморфической структуры сообщества пауков байрака Войсковой варьирует от 0,70 до 0,99. Максимумы этого показателя наблюдаются в верхних третях склонов, а также в тальвеге. Ценоморфическое разнообразие является мерой амфиценогичности сообщества. На склонах байрака сообщество является типичным моноценозом, вследствие чего его ценоморфическое разнообразие является наименьшим. Трансформация сообщества в направлении моноценоз→псевдомоноценоз→амфиценоз сопровождается увеличением ценоморфического разнообразия сообщества.

В байраке Яцев Яр ценоморфическое разнообразие сообщества пауков существенно выше, чем в байраке Войсковой и находится в диапазоне 1,33–1,98. Для сообщества на плакоре, находящегося в непосредственной близости от байрака, ценоморфическое разнообразие составляет 0,49, что свидетельствует о принадлежности его к степному моноценозу. В байраке Войсковой степные элементы в сообществе пауков встречались

спорадически, тогда как в байраке Яцев Яр процессы остепнения выражены гораздо сильнее, так как доля степантов варьирует в пределах от 0,05 до 0,36. Это обстоятельство, а также высокое значение болотных форм в тальвеге приводит к существенному увеличению ценоморфического разнообразия сообщества пауков в байраке Яцев Яр.

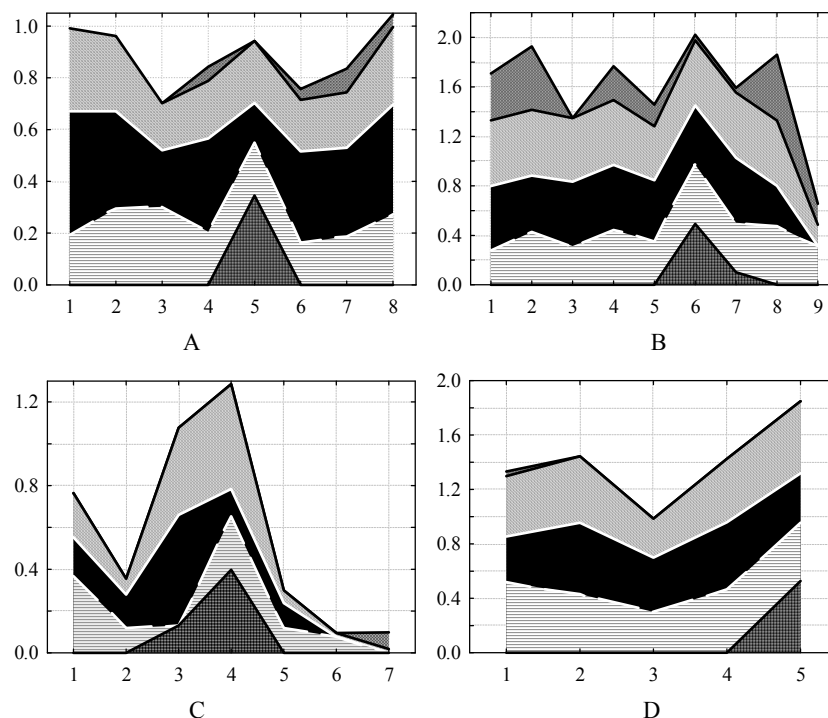


Рис. 7. Ценоморфическая структура сообщества пауков байрачных биогеоценозов степного Приднепровья и Черного леса (структура представлена неопределенность экomorф)

Условные обозначения: - St; - Sil; - PrPalSil; - Pr; - Pal
 А – байрак Войсковой; В – байрак Яцев яр; С – байрак урочище Грабовое; D – Черный лес; обозначения типов биогеоценозов по оси абсцисс – см. раздел «Материалы и методы».

Таблица 3

Дисперсионный анализ влияния типа байрачной системы и участка профиля на ценоморфическое разнообразие сообщества пауков

Эффекты	Сумма квадратов	Степени свободы	Удельная сумма квадратов	F-отношение	p-уровень
Коэффициент	29,10	1	29,10	312,39	0,00
Байрачная система (1)	3,15	3	1,05	11,27	0,00
Участок профиля (2)	1,27	3	0,42	4,55	0,02
1*2	0,79	9	0,09	0,94	0,52
Ошибка	1,21	13	0,09	–	–

В урочище Грабовое и Черном лесу наблюдается существенное преобладание лесных ценоморф, что отражается в общем снижении уровня ценоморфического разнообразия. При этом общий паттерн разнообразия остается неизменным: наибольшая степень моноценотичности и минимальное ценоморфическое разнообразие наблюдается на склонах байраков. В верхних третях склонов (а также в лесном сообществе на плакоре в Черном лесу), а также в тальвегах наблюдается повышение

ценоморфического разнообразия, что является количественной мерой амфиценоцитичности сообщества.

Гигроморфическая структура сообществ пауков представлена на рисунке 8.

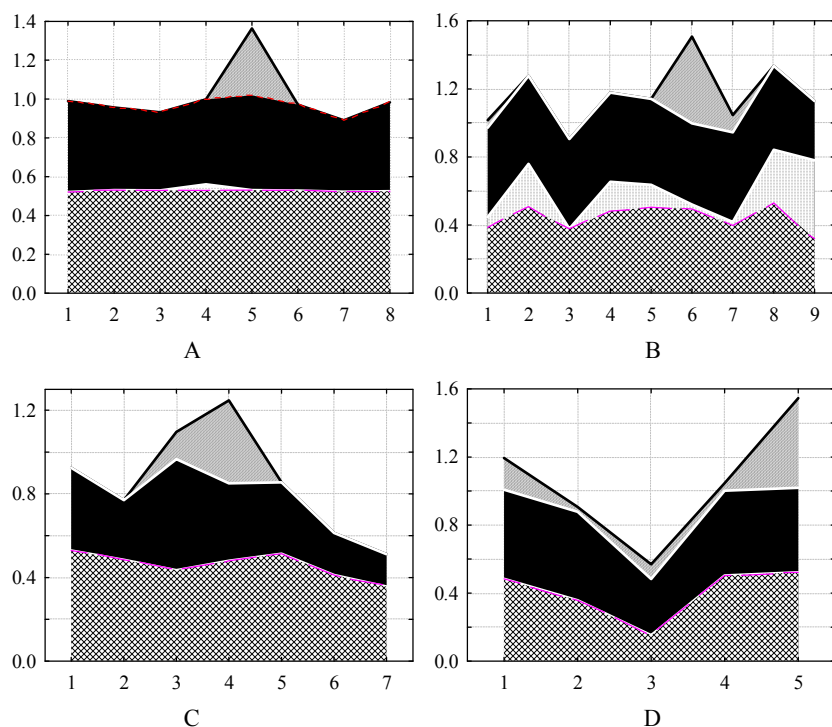


Рис. 8. Гигроморфическая структура сообщества пауков байрачных биогеоценозов степного Приднепровья и Черного леса (структура представлена как неопределенность экоморф)

Условные обозначения: - UH_g; - Ms; - K_s; - H_g

A – байрак Войсковой; B – байрак Яцев яр; C – байрак урочище Грабовое; D – Черный лес; обозначения типов биогеоценозов – см. раздел «Материалы и методы»

Паттерны изменчивости гигроморфического разнообразия сообществ пауков изученных байрачных систем характеризуются подобием, что подтверждается отсутствием достоверного значения фактора дисперсии, который описывает взаимодействие между типом байрачной системы и участком профиля ($F = 1,08$, $p = 0,43$) (табл. 4).

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что мезофильная компонента во всех изученных байрачных системах вне зависимости от их географического положения характеризуется существенной стабильностью для сообществ пауков в различных местоположениях в пределах поперечного профиля байраков. Доля и связанная с ней неопределенность мезофилов в сообществе мало изменяется в пределах конкретной байрачной системы. Также для большинства байрачных систем весьма консервативной является и гигрофильная компонента сообщества. В тальвегах и нижних третях склонов увеличивается роль ультрагигрофилов. Значительная вариабельность характерна для ксерофилов в байраке Яцев Яр. Этот байрачный комплекс является типичным представителем байрачных лесов южного географического варианта, в которых наблюдается существенное проникновение степного окружения в структуру и функционирование лесных биогеоценозов. Именно ксерофильная компонента сообщества является маркером этого проникновения.

Дисперсионный анализ влияния типа байрачной системы и участка профиля на гигроморфическое разнообразие сообщества пауков

Эффекты	Сумма квадратов	Степени свободы	Удельная сумма квадратов	F-отношение	p-уровень
Коэффициент	27,39	1	27,39	1172,81	0,00
Байрачная система (1)	0,34	3	0,11	4,79	0,02
Участок профиля (2)	0,90	3	0,30	12,86	0,00
1*2	0,23	9	0,03	1,08	0,43
Ошибка	0,30	13	0,02	–	–

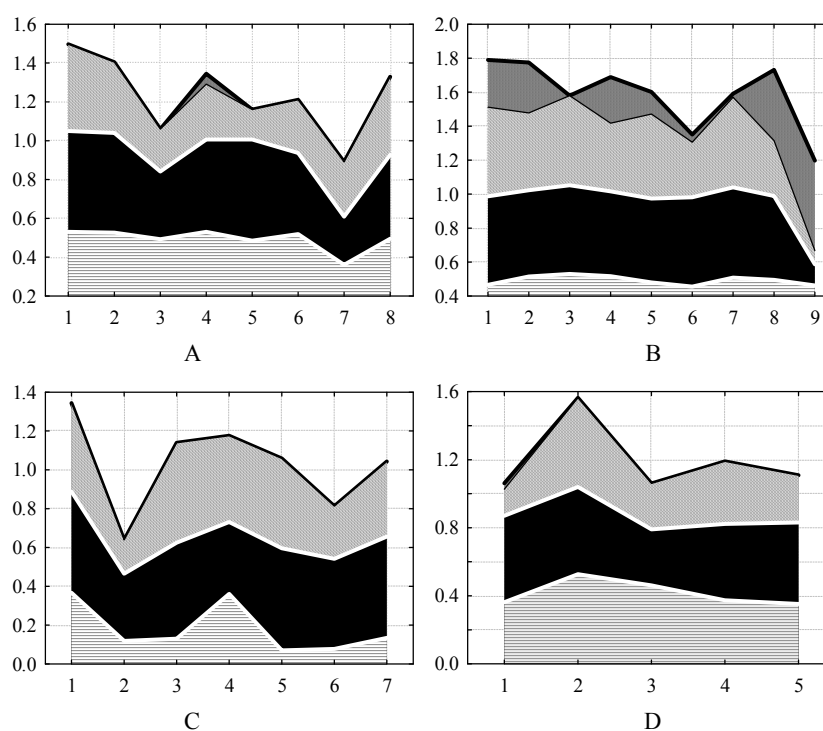


Рис. 9. Ценотрофоморфическая структура сообщества пауков байрачных биогеоценозов степного Приднепровья и Черного леса (структура представлена неопределенность экоморф)

Условные обозначения: - UMgTr, - OlgTr, - MsTr, - MgTr

A – байрак Войсковой; B – байрак Яцев яр; C – байрак урочище Грабовое; D – Черный лес; обозначения типов биогеоценозов – см. раздел «Материалы и методы».

Ценоморфы и гигроморфы пауков являются экологическими группами, которые широко применяются для описания экологических предпочтений животных. В нашей работе сделана попытка выстроить алгоритм для количественно точного их определения. Ценотрофоморфы не являются такими очевидными характеристиками пауков, так как сами пауки непосредственно не реагируют на условия минерального питания эдафотопы, которые воспринимаются растениями. Однако нельзя игнорировать этот важный аспект структурирования экологической обстановки, в пределах которой формируются сообщества наземных животных, в том числе и пауков.

Наиболее важным аспектом изменчивости ценотрофоморфической структуры является тип байрачной системы ($F = 8,96, p = 0,00$) (табл. 5).

Таблица 5

Дисперсионный анализ влияния типа байрачной системы и участка профиля на ценотрофоморфическое разнообразие сообщества пауков

Эффекты	Сумма квадратов	Степени свободы	Удельная сумма квадратов	F-отношение	p-уровень
Коэффициент	37,68	1	37,68	1046,53	0,00
Байрачная система (1)	0,97	3	0,32	8,96	0,00
Участок профиля (2)	0,31	3	0,10	2,87	0,08
1*2	0,36	9	0,04	1,11	0,42
Ошибка	0,47	13	0,04	–	–

Байрачные системы существенно отличаются по режиму минерального питания эдафтопов (Бельгард, 1971): для байраков южного географического варианта характерны трофотопы D_n, а в байраках западного географического варианта преобладают более выщелоченные почвы, которые создают режим трофности D_{ac} и D_c.

Трансформация растительного покрова и общей экологической обстановки, которая является результатом адаптации биогеоценоза к режиму трофности, приводит к изменениям трофоценоморфической структуры сообществ пауков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепция экоморф как экологических групп живых организмов была разработана А. Л. Бельгардом (Belgard, 1950) применительно к видам высших растений юго-востока степной зоны Украины. Концептуально близкая система жизненных форм-биоморф животных и растений была создана М. П. Акимовым (Акимов, 1948). Ключевой задачей экоморфического подхода является экологический анализ структуры экосистем. Экоморфический подход был применен для различных групп животных: энтомофауны крон древесных растений (Apostolov, 1981), комплексов наземных членистоногих (Barsov et al., 1996), сообществ птиц (Ропомаренко, 2004), почвенной мезофауны (Zhukov, 2009), сообществ жуков агроценозов (Sumarokov, 2009). Для отнесения того или иного вида животных к соответствующей экоморфе использовался экспертный подход: специалист по таксономической группе, опираясь на свой опыт и знание объекта, идентифицирует его экоморфу. Алгоритм выделения экоморф почвенных животных был предложен А. В. Жуковым (Zhukov, 2009). С некоторыми изменениями этот алгоритм был применен для выделения экоморф герпетобионтных пауков Днепропетровской области (Prokorenko et al., 2011). Недостатком указанного алгоритма является то, что он дает удовлетворительные результаты только для видов, которые обильно и часто встречаются в сборах по региону. Причина указанного недостатка состоит в том, что он опирается на параметрическую статистику, для которой существенно важным является соответствие экспериментальных данных нормальному закону распределения, что в действительности может быть установлено только для ограниченного числа видов. Как результат – для целого ряда относительно редких в региональной фауне видов пауков были сделаны неверные выводы об их экологическом статусе, который известен по сведениям из более изученных с точки зрения фауны пауков регионов.

В нашей работе за основу экоморфической классификации герпетобионтных пауков была принята непараметрическая процедура многомерного шкалирования,

которая нечувствительна к статистическому характеру распределения обилия видов. Это позволило интегрировать для общего анализа данные, собранные различными специалистами в широком временном и пространственном диапазоне. Фаунистические сборы также отличались и по методике: размеры ловушек, фиксирующая жидкость, число ловушек, интервал между выемкой материалов (время экспозиции). Данные обстоятельства следует считать объективными, так как экологическая классификация региональной фауны должна основываться на значительном по охвату во времени и пространстве материале, который практически невозможно собрать по полностью однообразной процедуре.

Многомерное шкалирование представляет собой адаптивную ординационную процедуру, которая предполагает выбор конечного решения исходя, прежде всего, из экологических критериев, а не сугубо математических. Такая адаптивность достигается путем сравнения ординационных решений с маркерами экологической обстановки, которые получены при биогеоценотическом описании мест отбора проб. Данные описания представлены в терминах типологии биогеоценозов А. Л. Бельгарда (Belgard, 1950, 1971): их ценотический статус, а также оценка режима трофности и влажности. Следует отметить, что данные типологические детерминанты весьма широки по своему содержанию, поэтому достаточную для данного исследования идентификацию типов биогеоценозов вполне может сделать не специалист в области геоботаники. Однако ключевой материал получен в пределах Присамарского биосферного стационара Днепропетровского национального университета, где в пределах мониторингового профиля представлены эталонные типы лесных биогеоценозов степной зоны Украины.

Первичные данные эколого-фаунистических исследований представляются в виде матриц (таблиц), где столбцы представлены видами, а строки – точками отбора проб. Точкам отбора проб можно дать экологическую интерпретацию на основании биогеоценотических описаний. Если найти характер соответствия между точками отбора проб и видами, то можно сделать интерпретацию экологического статуса видов, т.е. выявить ключевые экологические группы (экоморфы) и установить принадлежность видов к ним.

Многомерное шкалирование позволяет в рамках одного метрического пространства оценить расположение как видов, так и точек отбора проб. Координаты точек отбора проб в измерениях многомерного шкалирования использованы как предикторы экологических характеристик среды в этих точках. Применяя полученные регрессионные модели можно получить оценки оптимальных условий для видов, если в этих моделях в качестве предикторов уже использовать координаты видов в тех самых измерениях многомерного шкалирования. Виды, которые характеризуются подобными оптимальными значениями экологических факторов формируют экологические группы, или экоморфы. Соответственно для пауков мы выделяем ценоморфы, гигроморфы, трофоценоморфы.

Таким образом, экоморфическая идентификация вида несет информацию о его ландшафтно-биогеоценотических предпочтениях в условиях данного участка географического пространства. Экоморфические спектры конкретных сообществ пауков раскрывают их роль и место в биогеоценозе в терминах, сопоставимых для сравнения с другими компонентами биогеоценоза.

Типологическая идентификация естественного биогеоценоза строится на анализе его растительности. В условиях значительной антропогенной трансформации экосистем растительный покров теряет возможности надежного индикатора экологической обстановки. Пауки, будучи экологически пластичными и мобильными, населяют различные экосистемы – как естественные, так и трансформированные (например, сельскохозяйственные поля, урбанизированные территории, терриконы угольных шахт). При этом сообщества пауков демонстрируют высокую численность и разнообразие. В этом отношении сообщества пауков могут быть использованы в качестве индикатора состояния и режимов экосистем в условиях антропогенной нагрузки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akimov, M. P., 1948.** Biocenoticheskaja rabochaja shema zhiznennyh form – biomorf [The biogeocoenotic operation scheme of the living form – biomorphes]. Scientific bulletin of the Dnepropetrovsk state university. 61–64 (in Russian).
- Akimov, M. P., Berstov, A. I., 1948.** Sravnitel'nyj biocenoticheskij analiz zhivotnogo naselenija porozhnoj chasti Dnepra i Dneprovskogo vodohranilishha v pervye gody ego sushhestvovanija [The comparative biogeocoenotic analysis of the animals community of the rapids part of the Dniper and Dniper storage pond in the first years of its being]. Scientific collection of the articles of the biological faculty of DSU. XXXII, 161–176 (in Russian).
- Aleev Yu. G., 1986.** Jekomorfologija [Ecomorphology]. Naukova dumka, Kiev (in Russian).
- Apostolov L. G., 1981.** Vrednaja jentomofauna lesnyh biogeocenoza Central'nogo Pridneprov'ja [The harmful entomofauna of the forest biogeocoenosis of the Central Pridniprovie], High education press, Kiev (in Russian).
- Barsov V. A., Pilipenko A. F., Zhukov A. V., Kulbachko Yu. L., Kisenko T. I., 1996.** Sezonnje, godovye i vyzvannje antropogennymi faktorami izmenenija struktury populjacij pochvennyh i nazemnyh bespozvonochnyh zhivotnyh v nekotoryh biogeocenoza central'nogo stepnogo Pridneprov'ja [The seasonal, annual and caused by anthropogenous factors changes of structure of soil and land invertebrate community in some biogeocoenoses of central steppe Pridneprovje]. Dnipropetrovsk university vestnik. 2, 24-30 (in Russian).
- Belgard A. L., 1950.** Lesnaja rastitel'nost' jugo-vostoka USSR [The forest vegetation of the south west of the Ukraine]. Kiev university press, Kiev (in Russian).
- Belgard A. L., 1971.** Stepnoe lesovedenie "The steppe forest science". Forest industry press, Moscow (in Russian).
- Belgard A. L., Travleev A. P., 1980.** Rol' pochvennoj fauny v indikacii jedafotopov [The role of the soil fauna for edafotop indication]. The problems and methods of the biological diagnostic and indication of the soils. Moscow university press, Moscow. 1980, 155–163 (in Russian).
- Zhukov A. V., 2009.** Ekomorfichnij analiz konsorcij rruntovih tvarin [Ecomorphic analysis of the soil animal consortia]. Svidler, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Kashkarov D. N., 1933.** Sreda i obshhestvo (osnovy sinjekologii) [Environment and community (the principles of the synecology)]. Medgis, Moscow (in Russian).
- Pavlinov I. Y., 2010.** Zamechanija o biomorfike (jekomorfologicheskoi sistematike) [Comments on biomorphics (ecomorphological systematics)]. Journal of General Biology. 71, 2, 187–192 (in Russian).
- Ponomarenko O. L., 2004.** Konsortivni zv'jazki ptahiv u dibrovah stepovogo Pridniprov'ja jak faktor stijkosti lisovih ekosistem [Consortia connections of the birds community in oak forest of the steppe Pridniprovie as factor of the forest ecosystem stability]. Manuscript of the Candidate of science dissertation, Dnipropetrovsk, 216 (in Ukrainian).
- Prokopenko O. V., Kunah O. N., Zhukov A. V., Pahomov A. Y., 2010.** Biologichne riznomanittja Ukraïni. Dnipropetrovs'ka oblast'. Pavuki (Aranei) [Biological diversity of the Ukraine. Dnipropetrovsky region. Spiders (Aranei)]. DNU press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Sumarokov A. M., 2009.** Vosstanovlenie bioticheskogo potenciala biogeocenoza pri umen'shenii pesticidnoj zagruzki [Restoration of the biogeocoenosis biotic potential due to pesticide loading decrease]. Veber press, Donetsk (in Russian).
- Polchaninova N. Yu., Prokopenko E. V., 2013.** Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of Left-Bank Ukraine. Arthropoda Selecta. Supplement. 2., KMK Scientific Press, Moscow.

Стаття надійшла в редакцію: 14.03.2014
Рекомендує до друку: д-р біол. наук О. М. Сумароков