Original researches

An ecomorphic approach to assessing the biodiversity of soil macrofauna communities in urban parks

Received: 25 June 2021
Revised: 05 July 2021
Accepted: 06 July 2021

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

Bogdan Khmelnytsky Melitopol State
Pedagogical University, Hetmanska st., 20,
72318, Melitopol, Ukraine

Tel.: +38-098-858-23-79.
+38-068-154-15-78.
E-mail: kunah_olga@ukr.net
nadyayork777@gmail.com

Cite this article: O.M. Kunakh, N. V. Yorkina, V. S. Budakova, Y. O. Zhukova. (2021). An ecomorphic approach to assessing the biodiversity of soil macrofauna communities in urban parks. *Agrology*, 4(3), 114–130.
doi: 10.32819/021015

O.M. Kunakh¹, N. V. Yorkina², V. S. Budakova², Y. O. Zhukova¹

¹Oles Gonchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine

²Bogdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Melitopol, Ukraine

Abstract. An ecomorph reveals the relationship between organisms and the environment and reflects the level of their adaptation to the most important elements of the biogeocenosis. The ecomorphic approach to the analysis of ecological systems is a component of the concept of ecomorphic matrices. The ecomorphic matrices consist of blocks comprising the synecological properties of the soil animal community, each reflecting a particular aspect of its ecological features. The systemic combination of these characteristics is able to provide a comprehensive reflection of the diversity and functional state of the community. As a result of research on the territory of green areas in the city of Dnieper and Melitopol revealed 53 species or taxon species level representatives of soil macrofauna of the 48 genera and 32 families, 13 orders, 7 classes and 3 types. The article presents the biological and ecological characteristics of macrofauna species. Analysis of the ecomorphic structure of communities of soil macrofauna showed that in the cenomorphic structure prevail syl-vants, which represent 44.2% of the species richness of the community. Differences between communities Melitopol and Dnieper on cenomorphic structure statistically not reliable. Saprophages and predators prevail in trophic structure of soil macrofauna communities. Topomorphic structure of communities is dominated by epigeic forms (65.4%) and considerably exceeded by endogean forms (32.7%) Only one species represents burrowing soil animals – *D. nassonovi*. The community is dominated by mesophiles, which is typical for forest cenoses. Megatrophocenomorphs predominate in the trophocenomorphic structure of the community. Aerophiles (48.1%) and subaerophiles (34.6%) predominate in the communities. The dominance of aeromorphs sensitive to the provision of air for breathing, indicates a satisfactory air regime in the soil green areas of public use. Carbon-atophiles are most represented in the community. Communities of soil macrofauna of public green spaces has features of amphicenosis, in which steppe and meadow components are significantly represented against the background of predominance of forest component. Tree plantations in a city park form a common forest environment, although they do not form a stable forest monocenosis. Recreation and other forms of anthropogenic influence do not allow the formation of a forest monocenosis or pseudomonocenosis. The trophic aspect of the structure deciphers the importance in the community of the cenotic components. The trophic structure of syl-vants repeats the trophic structure of the community as a whole and this allows us to consider syl-vants as the functional basis of the soil fauna community. Phytophages prevail among sylvanians, which fully corresponds to typical trophic structure of steppe zonal communities. This peculiarity taking into account proportional representation of zoophages and saprophages allows to estimate as functionally stable structure of the steppe community.

Keywords: urban ecology; resilience of ecosystems; ecosystem services; hemerobia; ecological structure; anthropogenic transformation.

Екоморфічний підхід оцінки біорізноманіття угруповань ґрунтової макрофауни міських парків

О.М. Кунах¹, Н.В. Йоркіна², В.С. Будакова², Ю.О. Жукова¹

¹Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, м. Дніпро, Україна

²Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, м. Мелітополь, Україна

Анотація. Екоморфа розкриває взаємозв'язок організмів і середовища, відображає ступінь їх пристосування до найбільш важливих елементів біогеоценозу. Екоморфічний підхід аналізу екологічних систем є складовою концепції екоморфічних матриць. Екоморфічні матриці складаються з блоків, до складу яких належать синекологічні властивості угруповання ґрунтових тварин,

кожен з яких відображає певний аспект його екологічних особливостей. Системна сукупність цих характеристик здатна надати об'ємне відображення різноманіття та функціонального стану угруповання. У результаті проведених досліджень на території зелених насаджень загального користування міст Дніпро та Мелітополь виявлено 53 види або таксони видового рівня представників ґрунтової макрофауни з 48 родів та 32 родин, 13 порядків, 7 класів та 3 типів. У статті наведено біологічну та екологічну характеристику видів макрофауни. Аналіз екоморфічної структури угруповань ґрунтової макрофауни показав, що в ценоморфічній структурі переважають силванти, які становлять 44.2% від видового багатства угруповання. Відмінності між угрупованнями м. Мелітополь та м. Дніпро за ценоморфічною структурою статистично не вірогідні. У трофічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни переважають сапрофаги та хижаки. У топоморфічній структурі угруповання переважають епігейні форми (65.4%); їм значно поступаються ендемічні (32.7%). Тільки один вид представляє норних ґрунтових тварин – *D. nassonovi*. В угрупованні переважають мезофіли, що є типовим для лісового ценозу. В трофоценоморфічній структурі угруповання переважають мегатрофоценоморфи. В угрупованнях переважають аерофіли (48.1%) та субаерофіли (34.6%). Домінування аероморф, які чутливі до забезпечення повітрям для дихання, свідчить про задовільний повітряний режим у ґрунті зелених насаджень загального користування. В угрупованні найбільш представлені карбонатофіли. Угруповання ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування має риси амфіценозу, в якому на фоні переважання лісової компоненти значно представлена степова та лучна складові. Деревинні насадження в міських парках формують загальне лісове оточення, хоч не формують стійкого лісового моноценозу. Рекреація та інші форми антропогенного впливу не дозволяють сформуватися лісовому моноценозу або псевдомоноценозу. Трофічний аспект структури розшифровує значення в угрупованні ценотичних складових. Трофічна структура силвантів повторює трофічну структуру угруповання в цілому і це дозволяє розглядати силвантів як функціональну основу угруповання ґрунтової фауни. Серед степантів переважають фітофаги, що повністю відповідає типовій трофічній структурі степових зональних угруповань. Ця особливість з урахуванням пропорційної представленості зоофагів та сапрофагів дозволяє оцінити як функціонально стійку структуру угруповання степантів.

Ключові слова: урбоекологія; стійкість екосистем; екосистемні сервіси; гемеробія; екологічна структура; антропогенна трансформація.

Вступ

В екології існує дві альтернативні точки зору на природу екологічних угруповань: континуалізм та структуралізм (Zhirkov, 2017). У рамках континуалізму відповідь організму на дію екологічних факторів розглядається як видоспецифічна особливість, яка в цілому описується дзвіноподібною кривою (Ellenberg, 1979). Звідси закономірний висновок, що живі організми є індикаторами властивостей середовища. Це стало основою для створення великої кількості індикаторних шкал. Одну з перших таких шкал створив основоположник континуалізму Л. Раменський (Ramenskiy et al., 1956). Інші фітоіндикаційні шкали відрізняються роздільною здатністю, переліком властивостей середовища, який індукується та аспектом кривої відгуку виду на дію екологічного чинника: чи то є зона оптимуму, на основі оцінок якої проводиться індикація шкалами Елленберга (Ellenberg, 1979; Zhukov, 2018), або це є діапазон фактора, в межах якого може вид існувати, як це передбачено в діапазональних шкалах Циганова (Tsyganov, 1982) або Дідуха (Didukh, 2011). Концепція біотопу (Dahl, 1908; Townsend & Hildrew, 1994; Newson & Newson, 2000) є теоретичною основою біоіндикації (Zhukov, 2018). Концепція передбачає, що біоценоз (Möbius, 2000) зазнає впливу фізичних властивостей середовища (Jowett, 1993; Padmore, 1998; Clifford et al., 2006). У свою чергу сукупність біотопу і біоценозу являє собою екосистему (Sørensen, 1936; Tansley, 1939; Voronov et al., 2002; Olenin & Ducrot, 2006).

У рамках структуралізму для пояснення організації угруповання фактори середовища відходять на другий план, а на перший висуваються внутрісистемні взаємодії, що призводить до того, що спостережувана границя між біотичними угрупованнями пояснюється як така, що має ендемічну природу. Найбільш ортодоксальною гілкою структуралізму є біогеоценологія Сукачова (Sukachev, 1942, 1965; Sukachev & Dylis, 1964). Останнім часом конфлікт між континуалізмом і структуралізмом набув форми конкуренції між теорією екологічної ніші (Hutchinson, 1965) і теорією нейтральної різноманітності (Hubbell, 2001; Etienne, 2005; Zhou & Zhang, 2008;

Doncaster, 2009). Конструктивним наслідком цього протистояння є пом'якшення проблеми, а саме відхід від постановки питання, що одне з альтернативних уявлень є єдино правильним, а інше – помилковим. Рішення переходить в площину з'ясування питання про те, за яких обставин одна з точок зору пояснює більше коло спостережуваних фактів, ніж інша, а за яких обставин пріоритет переходить до конкуруючої точки зору (Zhukov, 2018; Zhukov et al., 2018).

Біогеоценоз є сукупність біоценозу і екотопу (Sukachev & Dylis, 1964). Термін екотоп був запропонований Г. Н. Висоцьким (Vysotsky, 1925), проте в англійській літературі його авторами вважають Соренсена (Sørensen, 1936) або Тенслі (Tansley, 1939). Екотоп є найменша цілісна одиниця земної поверхні, яка характеризується однорідністю, щонайменше, однієї з властивостей геосфери: атмосфери, рослинності, ґрунтового покриву, гірських порід, вод тощо за умов неекстремального варіювання інших властивостей (Naveh & Lieberman, 1994). Л. Г. Раменський (Ramenskiy, 1938) поряд з екотопом (місцеперебування – оселище), який визначається прямодіючими факторами – режимами (тепловий, світловий, аерації, поживний, реакції ґрунтів, сольовий), виділяє і ентопії (місцеположення), який визначається непрямими топологічними умовами. В традиції біогеоценології екотоп включає в себе кліматоп і едафотоп. У свою чергу кліматоп складається з геліотопу і термотопу, а едафотоп – з гігратопу і трофотопу (Sukachev & Dylis, 1964).

В. Н. Сукачов (Sukachev, 1942) розглядає біотоп як зоологічний еквівалент ботанічного терміна екотоп. Проте історія і практика використання цих термінів дозволяє їх інтерпретувати як еквівалент абіотичних властивостей середовища в рамках континуалізму (біотоп – складова частина безрозмірного поняття екосистема) і абіотичних властивостей середовища, перетворених біотою (екотоп – складова частина біогеоценозу як екосистеми в межах фітоценозу) в рамках структуралізму (Zhukov, 2018).

Біогеоценози – елементарні одиниці організації біосфери, що виділяються під час вивчення живої природи на основі комплексного підходу (Zhukov, 2018). Це складна єдність живих організмів та їх середовища, внутрішньо обумовлена ціліс-

ність якої ґрунтується на тісних взаємних зв'язках і взаємодіях живих і косних матеріальних тіл, що його складають. Вивчення природи і глибини взаємодій між живими і косними компонентами біогеоценозу – центральна проблема біогеоценології. Взаємозв'язки можуть бути прямими і складно опосередкованими, облігатними і факультативними, матеріально-енергетичними та інформаційними. Всі взаємодії дуже динамічні (Tilman, 1999; Gouhier & Guichard, 2014; Kunah et al., 2018). Суттєві в одні моменти і за якихось поєднань, вони можуть відсунутися на задній план, чи стати менш важливими в разі інших поєднань. Зміни зв'язків компонентів біогеоценозу в часі можуть бути коливальними і короткочасними, викликати легко оборотні і легко затухаючі зміни як окремих компонентів, так і систем у цілому, а можуть бути стійко векторизовані і тоді вести до необоротних змін у стані і роботі біогеоценотичних систем (Bondarev et al., 2019; Zhukov et al., 2019). Звідси важливість дослідження і оцінки всіх зв'язків, у всій різноманітності їх станів і режимів (Harrison et al., 2014; Koshelev et al., 2020; Koshelev et al., 2020).

Наприкінці 40-х років минулого століття О. Л. Бельгард (Belgard, 1950) створив типологію лісів степової зони України, яка є яскравим прикладом результативності застосування принципів біогеоценології. У цьому сенсі дану концепцію, безумовно, слід визнати структуралістською. Типологія була доповнена системою екоморф рослин. Відповідно до уявлень О. Л. Бельгарда, екоморфа розкриває взаємозв'язок організмів і середовища, відображає ступінь їх пристосування до найбільш важливих елементів біогеоценозу. Терміну екоморфа віддано перевагу з тієї причини, що під життєвою формою зазвичай розуміються адаптації, які знаходять своє вираження в зовнішньому вигляді рослини, тоді як адаптації не до всіх структурних елементів біогеоценозу мають фізіономічний прояв.

Серед регулюючих механізмів біогеоценозу основне значення мають внутрішньовидові та міжвидові взаємовідносини рослин, обумовлені трофічними залежностями і трансформацією умов навколишнього середовища (Sylvain & Wall, 2011; Austin & Ballaré, 2014; Waller et al., 2020). На думку В.Р. Вільямса (Williams, 1947), фактори життя зелених рослин потрібно розбити на дві групи: світло і тепло – космічні фактори, вода та їжа – земні фактори. О. Л. Бельгард (Belgard, 1950), розробляючи принципи екологічного аналізу рослинного покриву, розглядав екотоп як сукупність кліматопу і едатоупу (синонімом едатоупу є едафотоп). Кліматоп розподіляється на термотоп і геліотоп (космічні фактори), едатоуп – на трофотоп і гігротоп (земні чинники).

Для аналізу прояву і значущості екологічних факторів у фітоценології, слідом за Л.Г. Раменським (Ramenskiy et al., 1956), затвердилася традиція визначення екологічних режимів на основі реакції самих видів рослин (у силу зміни їх присущості і кількості). Рослини в даному випадку відіграють роль своєрідних фітомерів, інтегруючи свою реакцію вплив прямодіючих факторів середовища, тобто безпосередніх властивостей геотопів (Didukh, 2011; Mucina et al., 2016; Didukh et al., 2018; Zhukov et al., 2019; Zhukov et al., 2019). Подібні оцінки виступають як характеристика прямих факторів середовища. Такий підхід ґрунтується на тому, що характеристика екотопу представлена набором екологічних режимів за основними факторами середовища (водозабезпеченості, кислотності, трофності, освітленості, температурного режиму тощо). Взаємозв'язок рослинних організмів і середовища розкриває робоча схема основних екоморф. На її основі О.Л. Бельгардом (Belgard, 1950; Chernyshenko & Lysenko, 2008) запропонований метод екоморфічного аналізу видового складу фітоценозу, який, на думку багатьох дослідників, є найбільш інтегрованим і точним методом діагностування форм динаміки рослинності та середовища існування (Tarasov,

2012; Zhukov, 2018; Yorkina et al., 2019). Цей аналіз розкриває просторову сторону явища і відповідає на запитання: на якій підставі та чи інша життєва форма мешкає в даних умовах (Zhukov et al., 2016a; Kunah, 2016; Maslikova, 2018a). При розробці методу О. Л. Бельгард використовував життєві форми Раункієра (Raunkiaer, 1937) як кліматорфи: фанерофіти, хамефіти, гемікриптофіти, криптофіти (геофіти, гідрофіти), терофіти, епіфіти і додатково ввів такі екоморфи, як ценоморфи (сильванти, степанти, пратанти, палюданти, галофіти, рудеранти), терморфи і геліоморфи (космічні фактори В. Р. Вільямса), трофоморфи і гігроморфи (наземні чинники В. Р. Вільямса). Таким чином, робоча схема екоморф з'ясовує ступінь пристосування, адаптації окремих видів рослин до найбільш важливих елементів біогеоценозу: до фітоценозу в цілому (ценоморфи) і до кожного зі структурних елементів екотопу (термотопу, геліотопу, трофотопу, гігротопу) окремо. Екоморфами називають пристосування видів до біоценозу в цілому і до кожного з його структурних елементів, які також можуть проявляти себе в морфо-анатомічних особливостях живих організмів (Kunah et al., 2014; Zhukov & Zadorozhnaya, 2015; Zhukov et al., 2016).

Ценоморфа рослин виділена поряд з пристосуваннями до найбільш істотних факторів середовища – клімату (кліматорфи), режиму освітлення (геліоморфи), термічного режиму (терморфи), до ґрунтової родючості (трофоморфи) і до режиму вологості (гігроморфи). Межі градацій відповідних факторів визначаються внутрішньою цілісністю таких категорій, як тип лісу, який по суті є еквівалентним поняттю тип біогеоценозу. Н. М. Матвєєвим ці градації запропоновано представляти в бальном вигляді і використовувати в цілях фітоіндикації відповідних факторів середовища (Matveev, 2011). Однак О. Л. Бельгард розробив систему екоморф насамперед для оцінки стану біогеоценозу в цілому. Спектри гігроморф, трофоморф, кліматорф, терморф, геліоморф у межах конкретної ценоморфи ілюструють ідею про те, що в умовах варіювання властивостей середовища біогеоценоз може зберігати свою цілісність та ідентичність. Тому спроби інтерпретувати ценоморфи як інструмент фітоіндикації біотопів (Nazarenko, 2016) дещо не відповідає призначенню цієї концепції і природі екологічних груп, які позначаються цим терміном (Zhukov, 2018).

Для різних компонентів біогеоценозу проблема системи екоморф вирішена по-різному. Тварини окремо від рослин не існують, тому в системі О.Л. Бельгарда підкреслюється відсутність рівноцінності фіто- і зоокомпонентів ценозу, а біоценозом вважають фітоценоз із тваринним населенням (Belgard, 1950). Однак слід зауважити, що тварини – це складний, різноманітний та динамічний компонент біоценотичних систем за своїми внутрішніми та зовнішніми зв'язками (Hättenschwiler et al., 2005; Sayer, 2006; Sylvain & Wall, 2011; Briones, 2018). М. П. Акімов розширив коло використання поняття “екоморфа” та запропонував систему життєвих форм-біоморф тварин та рослин (Akimov, 1948, 1954; Kunah et al., 2014). Топоморфи М. П. Акімова відбивають позиціонування виду тварини в екологічному просторі, представленому ценотичною проекцією, переважанням певного горизонтального ярусу біогеоценозу й спосіб пересування. Система життєвих форм тварин М. П. Акімова була продуктивно застосована В.О. Барсовим для аналізу структури населення комах регіону (Barsov, 2001). О.В. Жуков застосував матричну ідеологію для описання біогеоценотичних процесів та екологічного розмаїття, що дозволило значно розширити можливості екоморфічного підходу у створенні механізмів збереження різноманіття та визначенні ролі різноманіття у функціональній цілісності та стійкості екосистем (Zhukov, 2011; Andrushevich et al., 2014). Питання пристосувань та

перетворень інших компонентів розроблені менше: перетворення кліматопу під дією живої компоненти біогеоценозу описано в термінах пертиненцій (Gritsan et al., 2019; Gritsan et al., 2019). Біогеоценологічні аспекти екологічних трансформацій угруповань ґрунтових мікроорганізмів відображені у відомих роботах (Maltseva et al., 2017; Shcherbyna et al., 2017; Maltsev et al., 2017; Maltsev & Maltseva, 2018; Maltseva & Maltsev, 2020). Екоморфічний підхід було засновано для характеристики екологічної структури угруповань напівжорсткокрилих (Heteroptera) урбанізованого середовища (Fedyay, 2020; Kunakh & Fedyay, 2020).

Метою статті є показати можливості та переваги оцінки біологічного різноманіття угруповань ґрунтової макрофауни за умов антропогенної трансформації середовища, а саме – у міських парках.

Матеріал і методи досліджень

Зв'язки між компонентами біогеоценозу визначають його структурно-функціональну організацію. Основними структурними компонентами біогеоценозу за В.М. Сукачевим (1965) є фітоценоз, зооценоз, мікробоценоз, що у своїй єдності утворю-

ють біоценоз, а також кліматоп та едафотоп, які формують екотоп (рис. 1) (Sukachev, 1965).

Екоморфічний підхід запропоновано розглядати в контексті більш широкої концепції – концепції екоморфічних матриць (Zhukov, 2011). Структурно-екоморфічні матриці складаються з блоків, до складу яких належать елементи – синекологічні властивості угруповання ґрунтових тварин. Кожен блок відображає певний аспект екологічних особливостей угруповання. Сукупність цих характеристик здатне надати об'ємне відображення різноманіття та функціонального стану угруповання. Екоморфічні матриці складаються за таких блоків: система екоморф, індекси видового різноманіття, функціональні показники угруповання, мультифрактальні властивості розподілу видів, індекси таксономічного та екологічного різноманіття (Zhukov, 2011).

Узагальнюючи існуючі літературні джерела, можна певним чином представити систему екоморф ґрунтових тварин (Akimov, 1954; Zhukov et al., 2007, 2016; Zhukov, 2009, 2011; Kunakh et al., 2014).

Ценоморфи: степанти (St); сільванти (Sil); пратанти (Pr); палюданти (Pal).

Трофоморфи: сапрофаги (Sp); фітофаги (FF); зоофаги (ZF).

Рис. 1. Структура біогеоценозу та концепції, які розкривають організацію його складових частин: кліматоп – концепція пертиненції (Vysotsky, 1925); едафотоп – концепція ґрунтових екоморф (Zhukov & Zadornozhnaya, 2015; Zhukov et al., 2017); біоценоз – концепція біоморф рослин та тварин (Akimov, 1948); фітоценоз – концепція екоморф рослинності (Belgard, 1950, 1971; Tarasov, 2012); зооценоз – концепція екоморф наземних та ґрунтових тварин (Apostolov, 1981; Barsov, 2001; Zhukov, 2009; Kunakh et al., 2014; Zhukov & Shatalin, 2016)

Топоморфи: епігейні (Ep); ендегейні (End); норники (Anec).
Гігроморфи: ксерофіли (Ks); мезофіли (Ms); гігрофіли (Hg); ультрагігрофіли (UHg).

Трофоценоморфи: оліготрофоценоморфи (OITr); мезотрофоценоморфи (MsTr); мегатрофоценоморфи (MgTr); ультрамегаценоморфи (UMgTr).

Фороморфи: пересування без активного прокладання ходів (А) – розміри тіла менші, ніж розміри шпар у ґрунті або в підстилці; розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилці; розміри тіла більші за порожнини у підстилці; пересування завдяки активному прокладанню свердловин та ходів у ґрунті (В) – пересування зі зміною товщини тіла; пересування без зміни товщини тіла; риття нір за допомогою кінцівки; С-подібно зігнуті личинки.

Аероморфи: аерофіли (APhil); субаерофіли (SAPhil); геміаерофоби (HAPhob); субаерофоби (SAPhob); аерофоби (APhob).

Карбонатоморфи: карбонатфоби (CarPhob); акарбонатфіли (ACarPhil); гемікарбонатфіли (HemiCarPhil); карбонатфіли (CarPhil); гіперкарбонатфіли (HiperCarPhil).

Ключовою особливістю системи екоморф О. Л. Бельгарда є ценоморфа – пристосування видів рослин до фітоценозу в цілому. Система екоморф була поширена і на інші компоненти біогеоценозу (Apostolov, 1981; Barsov, 2001; Zhukov et al., 2016b; Maslikova, 2018b; Yorkina et al., 2019; Yorkina et al., 2019), що дозволяє інтерпретувати ценоморфу як адаптацію біотичної і біокосної компонент біогеоценозу до біогеоценозу в цілому. У свою чергу адаптивність визначають як реакції різних об'єктів на фактори зовнішнього середовища, що проявляє себе в зміні будови і функцій реагуючих об'єктів та їх груп у відповідь на різні мінливі умови, в результаті чого зберігається їх існування (Razumovsky, 2003). Ценоморфа ґрунтових тварин – це результат функціональної інтеграції живих організмів у результаті їх адаптації до функціонування різних типів біогеоценотичного кругообігу речовин (Zhukov, 2011). У межах степової зони України можна виділити такі типи кругообігу речовин: степовий, лісовий, лучний та болотний (Tsvetkova, 1992). Відповідно до цього, встановлені певні ценоморфи ґрунтових тварин: степанти, сільванти, пратанти, палюданти.

Особливості участі ґрунтових тварин у біогеоценотичному кругообігу речовин і потоці енергії залежать від трофічних відносин та наявності в складі ґрунтового населення тих або інших трофічних груп, що у свою чергу залежить від структури рослинного покриву й типу ґрунту (McBrayer & Reichle, 1971; Scharenbroch et al., 2005; Vsevolodova-Perel et al., 2011). Найважливіша біогеоценотична роль ґрунтових безхребетних полягає в переробці рослинних решток, що визначає інтенсивність, напрям процесу ґрунтоутворення і рівень родючості ґрунтів (Zhukov, 2011; Szyszko-Podgórska et al., 2018; Sofo et al., 2020). Для аналізу екологічної структури тваринного населення ґрунту в трофічному аспекті ефективною є система трофоморф М. П. Акімова (Akimov, 1954), що включає фітофагів, зоофагів і сапрофагів. Під трофічною структурою розуміють кількісну характеристику участі в угрупованні трофоморф – сапрофагів, фітофагів і зоофагів, яка виражена як частка від загальної чисельності макрофауни (Zhukov, 2011).

Топоморфа – це екологічна група педобіонтів, яка встановлена на основі переважанні твариною певного ґрунтового горизонту. Це проявляється в сукупності морфологічних і фізіологічних адаптацій, а також в особливостях вертикального розподілу в ґрунтового профілі. Топоморфа – функціонально значима категорія, оскільки вказує на те, в якому саме ґрунтового горизонту найбільшою мірою буде проявляти себе функціональна активність того або іншого виду тварин, або фази його

онтогенезу, що належать до певної топоморфи (Zhukov, 2011). Серед ґрунтових тварин виділяють епігейні (підстилкові), ендегейні (власне ґрунтові) та норників, діяльність яких охоплює як підстилковий, так і ґрунтові горизонти (Ayuke, 2010; Huang et al., 2020; Chen et al., 2021).

Водний режим ґрунтів є найважливішим екологічним фактором, що визначає особливості життєдіяльності ґрунтових організмів і властивості угруповань ґрунтових тварин. ґрунтові тварини мають ряд специфічних пристосувань до особливостей водного режиму ґрунту (Zhukov & Shatalin, 2016). З погляду стаціонального розподілу тварин у градієнті умов вологості їх можна віднести до певних екологічних груп – гігроморф (Zhukov, 2006). Гігроморфи ґрунтових тварин виділяються за ознакою тісного зв'язку в просторовому розподілі з певними гігروتопами. Гігротоп є категорією, що бере участь у виділенні типів наземних біогеоценозів і найчастіше застосовується в типології лісової рослинності (Belgard, 1971). Виділяють такі гігроморфи ґрунтових тварин: ксерофіли, мезофіли, гігрофіли та ультрагігрофіли.

Центрофоморфи ґрунтових тварин є аналогом трофоморф рослин. Вони вказують на переважанні живими організмами умов забезпечення екотопу поживними речовинами. Для рослин трофність, або багатство, ґрунту, є фактором прямої дії. Для тварин забезпечення поживними речовинами рослин проявляє себе через особливості умов життя: як через специфіку трофічних ресурсів, так і навколишнього середовища, тому екологічні групи тварин, які виділяються на основі переважанні відповідного рівня трофності едафотопу (родючості ґрунту), називають не трофоморфами, що є доречним для рослин, а трофоценоморфами. Серед них присутні оліготрофоценоморфи – адаптовані до існування в бідних ґрунтах, мезотрофоценоморфи – адаптовані до родючих ґрунтів, мегатрофоценоморфи – адаптовані до багатих ґрунтів, ультрамегаценоморфи – адаптовані до високомінералізованих ґрунтів, толерантні до засолення ґрунтів.

Пересування тварин у ґрунті здійснюється або при використанні ними природної шпаруватості середовища, або шляхом розсовування й дроблення часток ґрунту (Kuroda et al., 2014; Kristan, 2019). У педобіонтів формуються морфологічні адаптації до пересування в ґрунті. Представники макрофауни для прокладання ходів можуть використовувати кінцівки, останній черевний сегмент, частини головної капсули, іноді в них розвиваються спеціальні опорні структури на черевних і грудних сегментах. У ряді випадків основну роль у русі тварини відіграє скорочення мускулатури тіла (Gilarov, 1949, 1965). На основі аналізу адаптацій ґрунтових тварин до пересування в аспекті їх форичної ролі була розроблена концепція фороморф ґрунтових тварин (Zhukov, 2009, 2011). ґрунтові безхребетні представлені двома типами фороморф: тварини, які пересуваються в ґрунті за допомогою використання існуючої шпаруватості ґрунту або підстилки, без активного прокладання ходів (тип фороморф А) та тварини, які пересуваються в ґрунті за допомогою активного прокладання свердловин та ходів (тип фороморф В). Кожен з цих типів реалізується за допомогою певних адаптацій, відповідно до яких типи розподіляються на різновиди. Тип фороморф А включає тварин, розміри тіла яких менші, ніж розміри шпар у ґрунті; розміри тіла яких такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті; розміри тіла яких більші за порожнини у підстилці. У свою чергу тип фороморф В включає тварин, які пересуваються за допомогою зміни товщини тіла, які активно прокладають ходи без зміни товщини тіла, які активно риють ґрунт, та тварини з С-подібно зігнутим тілом (Zhukov, 2009, 2011). ґрунт, як специфічне середовище існування, вимагає від педобіонтів адаптацій для пересування.

Мешканці ґрунту можуть або самостійно в ньому переміщатися з прокладанням ходів, або використовувати природну шпаруватість ґрунтового середовища чи нори та ходи, які прокладені іншими тваринами або рослинами. Адаптації до пересування в ґрунті мають взаємопов'язаний характер. В аспекті функціонування ґрунтової екосистеми ці адаптації мають форичне значення. Екологічні групи ґрунтових тварин, які характеризують їх роль у форичних екологічних зв'язках, є фороморфами. Було показано, що фороморфічна структура угруповань макрофауни є важливою функціональною ознакою, оскільки надає інформацію про переважні напрями форичної діяльності за певних екологічних режимів (Yakovenko & Zhukov, 2018; Zhukov et al., 2018).

Карбонатоморфа – це аспект виділення екологічних груп ґрунтових тварин за критерієм преференції подібних умов карбонатності ґрунту. Подібно до класифікації рослин (Mohanty & Patra, 2012), розрізняють карбонатофобів (надають перевагу ґрунтам без карбонатів, карбонати негативно впливають на життєдіяльність тварин), акарбонатofilів, гемінкарбонатofilів, карбонатofilів і гіперкарбонатofilів (найбільш чутливі до вмісту карбонатів у ґрунті) (Zhukov et al., 2016).

Результати

Таксономічна структура ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування

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

Тип Annelidae представлений двома порядками – Nartotaxida та Tubificida. Порядок Tubificida представлений родиною Enchytraeidae. Видове визначення енхитреїд становить великі труднощі. У світі є обмежене число фахівців, які здатні проводити таксономічну ідентифікацію цієї важливої групи ґрунтових тварин (Schmelz & Collado, 2010). Тому наше визначення зроблено тільки на рівні родини. Інші олігохети представлені родиною Lumbricidae – дощові черв'яки. Ця група складається з 5 видів.

Aporrectodea rosea (Savigny, 1826) – космополітичний дощовий черв'як, значно поширений по всій Голарктиці. У межах Російської рівнини найпоширеніший у підзоні змішаних і широколистяних лісів і лісостепу. Північніше проникає переважно по заплавах рік. Відноситься до деяких видів дощових черв'яків, здатних жити в ґрунтах плакорного степу. Найбільш поширені партеногенетичні поліплоїдні популяції виду. Амфіміктична форма виявлена тільки на чорноморському узбережжі Північно-Західного Кавказу (Kunakh et al., 2010). Наявні дані про генетичне різноманіття *A. rosea* свідчать про те, що цей вид може бути розділений на середземноморську і євросибірську лінії. Після поділу *A. rosea* на середземноморську і євросибірську лінії остання диверсифікувалась у Східній Європі з подальшою реколонізацією Середземноморського регіону. *A. rosea* значно розширив свій ареал за останні два десятиліття і тепер зустрічається в Західному Сибіру. Порівняно з близькородичним видом *A. caliginosa*, *A. rosea* має більш низьке генетичне різноманіття, що, ймовірно, викликано меншою кількістю випадків розселення (Shekhovtsov et al., 2020). Дощовий черв'як *A. rosea* часто зустрічається в розріджених популяціях, де виживання можливе здебільшого за рахунок партеногенезу (Vlasenko et al., 2011; Mezhergerin et al., 2018). Для виду характер-

не високе різноманіття клонів. Навіть у межах однієї популяції обов'язково існує декілька клонів, а клони з різних популяцій не бувають ідентичними. Такий високий рівень генетичного різноманіття виду обумовлений високою мутабельністю геному (Vlasenko et al., 2011; Mezhergerin et al., 2018).

Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826) – дуже поширений космополітичний вид. Типова (диплоїдна) форма властива для підзони змішаних і широколистяних лісів, де чисельність цього виду сягає найвищого рівня і він належить до масових видів дощових черв'яків. Розмножується за допомогою амфіміксису. *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1826) – як і типова форма виду, космополіт. Поширений на Російській рівнині в основному до півдня від лісової зони. Партеногенетичний одностатевий вид, що характеризується клоновою структурою популяцій і поліплоїдією (Mezhzherin et al., 2021). Триплоїд, розмножується партеногенетично та утворює поліплоїдні раси. Підвид *A. c. trapezoides* включає в себе дві філогенетичні лінії. Приблизно 42-га паралель розділяє лінії з євросибірським і середземноморським ареалами (Fernández, Almodóvar, et al., 2011; Fernández, Bergmann, et al., 2011). У межах Дніпропетровської та Запорізької областей переважно зустрічається поліплоїдна форма.

Dendrobaena nassonovi nassonovi (Kulagin, 1889) – кримсько-кавказький ендемік. Відомий з рівнинних районів Передкавказзя і Приазов'я (Kunakh et al., 2010). Не з'ясовано структуру поселень, невідома статевая належність і не встановлений каріотип (Mezhzherin et al., 2021).

Lumbricus rubellus (Hoffmeister, 1843) є уродженцем Європи, поширений в Північній Палеарктиці, включаючи далекий схід Росії. Нині він завезений в інші регіони світу, зокрема в Північну Америку, Австралію і Нову Зеландію (Shepeleva et al., 2008). Амфіміктичний гермафродитний вид з диплоїдним набором хромосом, утворює панміктичні популяції (Mezhzherin et al., 2021).

Octolasion lacteum (Oerley, 1885) – космополіт, відомий далеко за межами Палеарктики. Успішне розселення пов'язане з партеногенетичним розмноженням і супутньою йому поліплоїдією (Mezhzherin et al., 2021).

Тип Arthropoda представлений п'ятьма класами: Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Insecta та Malacostraca. Павукоподібні (Arachnida) включають павуків (Araneae) та косариків (Opiliones). Серед косариків був зустрічний вид *Zacheus lupatus* (Eichwald, 1830). Указаний для заходу України, а також Києва, Харкова та Херсона (Chevrizov, 1979). Зафіксований у лісах, у заплаві річок Оріль та Самара, в урочищах Круглик, Чорний ліс, байраках Яцев яр та Військовий, в балці поблизу с. Нововоронцовка та в балці Бандурка (Zhukov & Prokopenko, 2019). Павуки представлені *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802). *Pardosa lugubris* має палеарктичне поширення (Prokopenko et al., 2010).

Багатоніжки (підтип Myriapoda) представлені двома класами: Chilopoda та Diplopoda. Клас Chilopoda представлений рядом Geophilomorpha з єдиним видом *Geophilus proximus* (C.L.Koch, 1847) та рядом Lithobiomorpha з єдиним видом *Lithobius* (Monotarsobius) *curtipes* (C.L. Koch, 1847). Клас Diplopoda представлений рядом Julida з єдиним видом *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897) та рядом Polydesmida з єдиним видом *Polydesmus inconstans* (Latzel, 1884). *G. proximus* має Палеарктичне поширення. Значне поширення обумовлене наявністю партеногенезу. Іноді в окремих популяціях зустрічаються тільки самки (Bonato et al., 2005).

Клас комах (Insecta) представлений рядом Жорсткокрилі (Coleoptera), Двокрилі (Diptera) та Лускокрилі (Lepidoptera). Жорсткокрилі (Coleoptera) представлені родинами Cantharidae, Carabidae, Cerambycidae, Cetoniidae, Curculionidae, Dermestidae,

Elateridae, Silphidae, Staphylinidae, Melolonthidae. Родина Cantharidae представлена одним видом *Malthodes* (*Malthodes*) *marginatus* (Latreille, 1806). Родина Carabidae представлена 8 родами: *Amara*, *Bembidion*, *Brachinus*, *Calathus*, *Harpalus*, *Ophonus*, *Poecilus* та *Zabrus* та 11 видами. Жужелиці і жуки-скакуни – це найбільш помітні представники хижих безхребетних, які часто використовуються в біоіндикаційних дослідженнях. Усього в п'ятих мегаполісах України (Київ, Дніпро, Донецьк, Харків і Львів) зареєстровано 237 видів Caraboidea, що належать до 63 родів і двох родин – Carabidae (231 вид, 61 рід) і Cicindelidae (6 видів, 2 роди). За чисельністю Carabidae в мегаполісах 33 види були оцінені як численні (Putchkov et al., 2020).

Родини Cerambycidae, Cetoniidae, Curculionidae, Dermestidae, Elateridae, Silphidae представлені кожна одним видом. Родина Staphylinidae представлена трьома видами з двох родів. У міських ценозах Києва, Дніпра і Харкова було зареєстровано 140 видів з 66 родів. Усього в Києві відзначено 69 (43 роди), у Дніпрі – 67 (39 родів), у Харкові – 66 видів (37 родів). До звичайних видів у Дніпрі можна віднести 29 видів, у Києві та Харкові – 21 та 19 видів, відповідно. Того ж часу (в усіх мегаполісах) були виявлені тільки два еудомінантних види: *Staphylinus caesareus* і *Drusilla canaliculata* (Puchkov et al., 2020).

Родина Melolonthidae представлена двома видами: *Melolontha melolontha* (Linnaeus, 1758) та *Rhizotrogus aestivus* (Olivier, 1789). Ряд Diptera представлений двома рядами – Stratiomyidae та Tabanidae з одним видом у кожному. Родина Stratiomyidae представлена одним видом *Chloromyia formosa* (Scopoli, 1763). Цей вид є палеарктом (Nartshuk, 2009). Родина Tabanidae представлена палеарктичним видом *Tabanus bromius* (Linnaeus, 1758; Andreeva, 1985). Ряд Lepidoptera представлений одним видом *Agrotis segetum* (Denis & Schiffermüller, 1775). Молюски (Mollusca) представлені родинami Cochlicopidae, Enidae, Gastrodontidae, Helicidae, Hygromiidae, Limacidae, Vitrinidae, Patulidae. Всього зафіксовано 10 видів молюсків.

Екологічна характеристика видів макрофауни

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

Aporrectodea rosea (Savigny, 1826) – разом з *Aporrectodea c. trapezoides* є найпоширенішим у межах Дніпропетровської та Запорізької областей видом дощових черв'яків. Віддає перевагу суглинистим зволеним ґрунтам, але здатний мешкати в досить екстремальних умовах, таких як степові зональні угруповання. Вірогідно, поряд з власне ґрунтовою формою *A. rosea* в степових умовах комплекс дощових черв'яків складається з норних видів (*O. transpadanum* та *D. mariupolienis*). Але за винятком заповідних місцеперебувань, степової рослинності, яка не зазнала б антропогенного впливу, ніде не залишилося. Оскільки черв'яки-норники досить чутливі до цілісності ґрунтового покриву, то в рештках степової рослинності (так звані степові цилінки) мешкають тільки черв'яки *A. rosea* (Kunakh et al., 2010). Найсприятливішою глибиною в стані активної життєдіяльності є шар ґрунту 0–20 см із вологістю 14–26% і температурою 3,6–21,8 °C. Щонайменше один раз на рік може робити міграції всередину ґрунту на 80 см, що передуює діапаузі (Decaëns et al., 1998; Lavelle, 1998).

Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826) – у Лісостепу зустрічається на луках, у лісах, що виростають по схилах балок, і на річкових терасах. Найчастіше зустрічається в заплавах рік (у ґрунті лугів і під лісовою рослинністю). За здатність заселяти орні землі названий “орним черв'яком” (Kunakh et al., 2010). Один із найпоширеніших у регіоні видів дощових черв'яків. Зустрічається на плакорі під пологом лісової рослинності, в байраках та заплавах річок. Найбільшої чисельності сягає у вологих супіщаних ґрунтах. Копроліти відкладає на поверхню ґрунту, часто у досить великій кількості. Вміст води в копролітах *Aporrectodea caliginosa* становить 42,7%, азоту амонію – 45,3 мкг/г, нітрат-іона – 87,3 мкг/г, розчинного органічного азоту – 40,9 мкг/г, мікробіального азоту – 1200,9 мкг/г (Aira et al., 2005). *Dendrobaena nassonovi nassonovi* (Kulagin, 1889) – відповідно до екологічної класифікації Bouche (Bouché, 1977) належить до норних дощових черв'яків.

Lumbricus rubellus (Hoffmeister, 1843) – один із найпоширеніших у підзоні змішаних і широколистяних лісів видів дощових черв'яків. Цей вид поширений в більшості ґрунтів помірного поясу і є одним із домінуючих видів дощових черв'яків на луках (Klok et al., 2007). У Лісостепу і Степу зустрічається у вологих заплавах лісах і тальвегах байраків (Kunakh et al., 2010). Нижній рівень толерантності кислотності ґрунту становить pH = 5.0. Оптимальна потужність підстилки – 5–7 см (Zenkova, 2010). Вага дозрівання *Lumbricus rubellus* негативно корелює з умістом глини в ґрунті. Глинистий ґрунт чинить більший опір, ніж з ґрунт з низьким умістом глини. Більш високий опір може змусити дощових черв'яків витрачати більше енергії на риття і переміщення в пошуках їжі в глинистому ґрунті порівняно з ґрунтом, який має низький вміст глини (Klok et al., 2007).

Octolasion lacteum (Oerley, 1885) – віддає перевагу ґрунту, багатому на органіку та який має кислотність, близьку до нейтральної. Калькофіл. Найвища чисельність відзначена в дібровах на сірих лісових ґрунтах (Kunakh et al., 2010).

Герпетобіонтні павукоподібні представлені тільки двома видами у зв'язку з тим, що ручне розбирання ґрунтових проб не є найкращим методичним прийомом для обліку цієї групи тварин. Пастки Барбера дають значно кращий результат для встановлення видового різноманіття мешканців підстилки (Brygadyrenko, 2016; Faly et al., 2017; Faly & Brygadyrenko, 2018; Babchenko, 2021; Zhukov et al., 2021). *Zacheus lupatus* (Eichwald, 1830) – мешканець лісової підстилки байрачних та заплавах екосистем. *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802) – біотопічний діапазон цього виду включає лісові екосистеми, а також болотно-лісові та лучно-лісові (Prokopenko et al., 2010; Kunakh et al., 2014; Zhukov & Prokopenko, 2019). Є досить типовим для урбанізованих екосистем (Prokopenko & Zhukov, 2011).

Geophilus proximus (C.L.Koch, 1847) – хижак, мешканець ґрунтового шару. Мешкає в різноманітних біотопах, надає перевагу лісовим та лучним екосистемам (Bonato et al., 2005). *Lithobius* (*Monotarsobius*) *curtipes* (C.L. Koch, 1847) – хижак, мешканець підстилкового шару. Мешкає в різноманітних біотопах, надає перевагу лісовим екосистемам, а також лучно-лісовим та болотно-лісовим екосистемам. *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897) – сапрофаг, мешканець підстилкового шару. Мешкає в різноманітних біотопах, надає перевагу лісовим екосистемам. *Polydesmus inconstans* (Latzel, 1884) – сапрофаг, мешканець підстилкового шару. Мешкає в різноманітних біотопах, надає перевагу лісовим екосистемам. Синантропний вид (Wytwer et al., 2009).

Malthodes (*Malthodes*) *marginatus* (Latreille, 1806) – у ґрунті мешкають личинки. Личинки Cantharidae – хижаки; мешкають у верхніх шарах ґрунту, у моху, в лісовій підстилці і під корою

дерев. Надають перевагу зволоженим оселищам. Живляться яйцями і личинками дрібних комах. Для личинок *Cantharidae* характерним є позакишкове травлення. Личинкова стадія триває 2–3 роки. Перетворення на фазу лялечки відбувається у ґрунті (Striganova, 1964).

Amara (Curtonotus) aulica (Panzer, 1796) – надає перевагу лучним оселищам; мезофіл, хижак; найчастіше зустрічається на суглинкових ґрунтах. Серед мегаполісів згадуються міста Дніпро та Донецьк (Putchkov et al., 2020). *Bembidion (Metallina) properans* (Stephens, 1828) – є евритопним видом; мезофіл, хижак; зустрічається на ґрунтах різноманітного механічного складу. Відмічений в різних мегаполісах України (Putchkov et al., 2020). *Brachinus (Brachinus) crepitans* (Linnaeus, 1758) – надає перевагу лісовим та лучно-лісовим екосистемам; мезофіл, хижак; зустрічається на ґрунтах різноманітного механічного складу. Відмічений у мегаполісах центральної та східної України (Putchkov et al., 2020). *Calathus (Calathus) fuscipes* (Goeze, 1777) – надає перевагу степовим екосистемам; мезофіл (Sumarokov, 2009), хижак; зустрічається на ґрунтах різноманітного механічного складу. Відмічений у мегаполісах центральної та східної України (Putchkov et al., 2020). *Calathus melanocephalus* (Linne, 1758) – політропний, надає перевагу степовим екосистемам; ксерофіл (Sumarokov, 2009), хижак; зустрічається на ґрунтах різноманітного механічного складу. Відмічений у мегаполісах центральної та східної України (Putchkov et al., 2020). *Harpalus (Harpalus) affinis* (Schränk, 1781) – надає перевагу лучним екосистемам; мезофіл, хижак; зустрічається на ґрунтах різноманітного механічного складу. Відмічений у мегаполісах центральної та східної України (Putchkov et al., 2020). *Harpalus (Pseudoophonus) rufipes* (De Geer, 1774) – політопний, надає перевагу лучним екосистемам; мезофіл, хижак; зустрічається на ґрунтах різноманітного механічного складу. Відмічений в усіх мегаполісах України (Putchkov et al., 2020). *Harpalus (Harpalus) distinguendus* (Duftschmid, 1812) – надає перевагу степовим екосистемам; мезофіл, хижак; зустрічається в суглинкових ґрунтах. Відмічений в усіх мегаполісах України (Putchkov et al., 2020). *Ophonus (Hesperophonus) azureus* (Fabricius, 1775) – надає перевагу лучним екосистемам; мезофіл, хижак; зустрічається в ґрунтах різного механічного складу. Відмічений в мегаполісах центру та сходу України (Putchkov et al., 2020). *Poecilus (Poecilus) versicolor* (Sturm, 1824) – надає перевагу лучним екосистемам; мезофіл, хижак; зустрічається в ґрунтах різного механічного складу. *Zabrus (Pelor) spinipes* (Fabricius, 1798) – надає перевагу степовим екосистемам, ксерофіл, фітофаг (фітозоофаг); зустрічається в ґрунтах важкого механічного складу. Відмічений в мегаполісах сходу України (Putchkov et al., 2020).

Carinatodorcadion carinatum (Pallas, 1771) – у ґрунті мешкає личинка. Надає перевагу степовим екосистемам, ксерофіл, фітофаг; зустрічається в ґрунтах важкого механічного складу. *Cetonia aurata* (Linnaeus, 1761) – у ґрунті мешкає личинка. Надає перевагу лісовим екосистемам. Личинки бронзівки золотистої – *Cetonia aurata* – живуть у деревній потертті, у дуплах, пнях, коренях дерев, іноді зустрічаються в ґрунті, де живляться рештками деревних коренів (S. I. Medvedev, 1952). За даними А. Г. Топчієва, личинки золотистої бронзівки поширені в штучних лісах у різних типах деревостану та екологічної структури; вони воліють селитися в дубових, ясеневих і змішаних насадженнях на ґрунтах, багатих на перегній (Torchiev, 1960). Великі скупчення личинок бронзівки розташовуються в різних поглибленнях, канавах, багатих на перегній. Мезофіл, сапрофаг; зустрічається в ґрунтах різного механічного складу. *Otiorhynchus (Choilisanus) raucus* (Fabricius, 1777) – у ґрунті

мешкає личинка. Надає перевагу лісовим екосистемам, мезофіл, фітофаг; спостерігається в ґрунтах важкого механічного складу. *Dermestes (Dermestinus) lanarius* (Illiger, 1801) – у ґрунті мешкає личинка. Надає перевагу степовим екосистемам; ксерофіл, зоосапрофаг; зустрічається в ґрунтах важкого механічного складу. *Silpha carinata* (Herbst, 1783) – у ґрунті мешкає личинка або імаго. Надає перевагу сирим, лучним або болотним екосистемам, ультрагірофіл, зоосапрофаг; зустрічається в ґрунтах різного механічного складу.

Philonthus (Philonthus) decorus (Gravenhorst, 1802) – європейський вид, відмічений у більшості регіонах України. Домінує в природних і штучних лісових екосистемах (Putchkov et al., 2020). Імаго активні з квітня по жовтень. Протягом року відбуваються два піки активності (кінець весни та початок осені). Весняний пік пов'язаний з масовим виходом жуків після зимової паузи. Для цього виду властива денна активність. Жуки та личинки мешкають у підстильці. Властивий хижий спосіб життя (Faly, 2005). *Staphylinus caesareus* (Cederhjelm, 1798) – лісовий, мезотермофільний, хижак, мезогірофільний; зустрічається в усіх мегаполісах України (Putchkov et al., 2020). *Staphylinus erythropterus* (Linnaeus, 1758) – лісовий, мезотермофільний, хижак, мезогірофільний; зустрічається в усіх мегаполісах України (Putchkov et al., 2020). *Melolontha melolontha* (Linnaeus, 1758) – личинки західного травневого хруща, мешкають у ґрунті, живляться коренями різних деревних і трав'янистих рослин. Віддають перевагу ділянкам, що добре прогріваються, і уникають сильно затінених або зі щільною дерниною. На півдні ареалу зустрічаються як у піщаному, так і в чорноземному ґрунті, найчастіше на полях недалеко від лісів або чагарників. У лісах хрущ переважно мешкає по узліссях (Medvedev, 1952).

Rhizotrogus aestivus (Olivier, 1789) – личинки мешкають у ґрунті, живляться коренями трав'янистих рослин. Надають перевагу чорноземним ґрунтам, може зустрічатися на лучній або надлучній терасах у чорноземоподібному супіщаному ґрунті, на лесових схилах і на солончаках (Medvedev, 1952).

Личинки *Stratiomyidae* можна розподілити на декілька екологічних груп, залежно від середовища існування. Личинки багатьох видів розвиваються у водному (напівводному) середовищі. Вони населяють застійні (*Oplodontha*, *Odontomyia*, *Stratiomys*, *Nemotelus*) і проточні (*Oxycera*) води. Личинки інших родів мешкають в ґрунті, часто з високим умістом рослинних решток, що розкладаються (*Beris*, *Sargus*, *Chloromyia*, *Microchrysa*), до гнійових скупчень і вигрібних ям. Третя група включає личинок, що мешкають у подкоровій зоні відмираючих стовбурів дерев (в основному *Pachygasterinae*). Личинки *Clitellaria ephippium* Fabricius займають мурашині гнізда (Nartshuk, 2009).

Chloromyia formosa (Scopoli, 1763) – личинки розвиваються в багатому на гумус ґрунті, у відмерлому листі та інших рослинних рештках, що розкладаються. Після досягнення кінцевої стадії личинки зимують. Мухи *Ch. formosa* в основному мешкають в лісових масивах, вологих лісах, сирих луках, парках і садах. Ці сапрофаги належать до мікрофагів. Споживають маленькі частки ґрунту. Трофічними об'єктами є гриби, водорості, мох, найпростіші, нематоди, органічний детрит та гриби (Hövmeyer, 1984).

Tabanus bromius (Linnaeus, 1758) – личинки розвиваються в ґрунті. Надають перевагу лучним ґрунтам, зустрічаються у свіжих кротових пориях, у вологому ґрунті поблизу струмків та у вологому моху на пнях дерев (Edwards et al., 1939). Хижаки. Споживають олігохет, інших ґрунтових безхребетних, особливо личинок (Hövmeyer, 1984).

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

Armadillidium vulgare (Latreille, 1804) – зустрічається в лісових екосистемах та на відкритих ділянках. Стійкий до дефіциту вологи. Сапрофаг. *Trachelipus rathkii* (Brandt, 1833) – зустрічається в лісових, лучних та болотних екосистемах. Чутливий до дефіциту вологи. Сапрофаг.

Cochlicopa lubrica (O.F. Muller 1774) – голарктичний вид. Населяє широкий спектр біотопів – від вологих лісових до сухих і відкритих (Gural-Sverlova & Gural, 2012). *Cochlicopa lubrica* надає перевагу помірно вологим біотопам, таким як долинні луки і заплави, де ховається в траві і опаді, а також під гнилою деревиною та в листяній підстилці лісів. Стійкий до ґрунту, який бідний на вапняк. *Cochlicopa lubrica* живиться в основному мертвою рослинною масою, мікробними грибами і детритом, але іноді поїдає і свіжі частини рослин (Wäreborn & Wäreborn, 1970). *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) – кримський ендемік. Степовий вид, часто мешкає великими колоніями та утворює грона на стеблах трав'яних рослин (Gural-Sverlova & Gural, 2012). *Chondrula tridens* (O.F. Muller, 1774). Основна частина видового ареалу знаходиться в межах Центральної, Східної та Південно-Східної Європи. Значно поширений на території України. Степовий, кальцефільний вид. Населяє переважно сухі відкриті біотопи, хоча в умовах степової зони може зустрічатися навіть в лісах (Gural-Sverlova & Gural, 2012). *Zonitoides (Zonitoides) nitidus* (O.F. Muller, 1774) – голарктичний вид, значно поширений на території України. Гігрофільний вид, населяє вологі луки, береги водойм, багністи ділянки лісу. Часто зустрічається в антропогенних біотопах (Gural-Sverlova & Gural, 2012). Сапрофаг (Némec et al., 2021). *Helix (Helix) albescens* (Rossmassler, 1839) – поширений у причорноморських країнах. Зустрічається в Криму, а також у степовій зоні поза межами Кримського півострову. Населяє відносно сухі та теплі біотопи – відкриті степові ділянки, зарості чагарників, узлісся. Часто зустрічається в населених пунктах (Gural-Sverlova & Gural, 2012). *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801) – досить поширений у межах Європи. Основна частина ареалу – в Центральній Європі. Вид часто зустрічається на території України. Заселяє широкий спектр біотопів – від лісів і парків до сухих схилів з розрідженою дерево-чагарниковою рослинністю (Gural-Sverlova & Gural, 2012).

Monacha (Monacha) cartusiana (O.F. Muller, 1774) – вид легко синантропізується, тому його ареал постійно розширюється. Нині значно поширений в Європі від Піренейського півострова, Франції та Англії на заході до Нідерландів на півночі, та від Балканського півострова на південному сході та західного Кавказу – на сході. У межах природного ареалу *M. cartusiana* зустрічається на півдні України. Степовий вид, населяє переважно відкриті та відносно сухі біотопи, де може утворювати великі колонії. Часто зустрічається в урбанізованих та інших антропогенно змінених біотопах (Gural-Sverlova & Gural, 2012).

Limacus maculatus (Kaleniczenko, 1851) – природний ареал цього виду обмежений причорноморськими країнами. Вид досить легко синантропізується та розширює свій ареал за рахунок антропохорії. Зустрічається в Криму, спорадично – у степовій зоні поза межами Кримського півострова. Інтродуковані колонії *L. maculatus* відомі також у центральній частині України (Gural-Sverlova & Gural, 2012). Найчастіше цей вид трапляється в парках, лісосмугах (Sverlova et al., 2006).

Virina pellucida (O.F. Muller, 1774) – заселяє лісові та відкриті біотопи з різним ступенем зволоження. Тварини є активними переважно у холодний період року. Живих (дорослих) особин можна знайти на поверхні ґрунту під різноманітним укриттям пізно восени, рано навесні або навіть під час зимо-

вих відлиг (Gural-Sverlova & Gural, 2012). Часто зустрічається в урбанізованих біотопах (Sverlova et al., 2006).

Discus (Discus) ruderalis (W. Hartmann, 1821) – палеарктичний вид, значно поширений на території України (Gural-Sverlova & Gural, 2012). Населяє переважно лісові біотопи. Зустрічається також на вологих луках і болотах (Sverlova et al., 2006). *D. ruderalis* є лісовим мешканцем, який тісно пов'язаний з гниючою деревиною. Переховується під корою дерев, у гниючій деревині і в листовій підстилці. Живе як у листяних, так і у хвойних лісах. Вважається індикатором досить прохолодних і вологих лісів (Kuźnik-Kowalska, 2009).

Екоморфична структура ґрунтової макрофауни

Оцінка приналежності видів ґрунтових безхребетних до екоморф дозволяє охарактеризувати екоморфичну структуру угруповання в цілому. Аналіз свідчить про те, що в ценоморфичній структурі угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування переважають сільванти, які становлять 44,2% від видового багатства угруповання (рис. 2). Відмінності між угрупованнями міст Мелітополь та Дніпро за ценоморфичною структурою статистично не вірогідні ($F = 1,18$, $p = 0,37$). Важливою частиною угруповання є степанти, які становлять 26,9% від видового багатства угруповання. Дещо менша роль в угрупованні пратантів (23,1%). Значно менша роль палюдантів (5,8%).

У трофічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни переважають сапрофаги та хижаки (36,5% від загальної кількості видів). Відмінності між угрупованнями міст Мелітополь та Дніпро за трофоморфичною структурою статистично не вірогідні ($F = 0,91$, $p = 0,49$). Дещо менша частка фітофагів (26,9%). Для сільвантів кількість сапрофагів та зоофагів є рівними (39,1%), відповідно кількість фітофагів значно менша (21,7%). Серед степантів переважають фітофаги (50,0%). Зоофаги становлять 28,6%, а сапрофаги – 21,4%. Серед пратантів переважають зоофаги (50,0%). Дещо менша роль сапрофагів (33,3%) та найменше значення мають фітофаги (16,7%). Серед палюдантів представлені тільки сапрофаги.

У топоморфичній структурі угруповання переважають епігейні форми (65,4%). Їм значно поступаються ендегейні (32,7%). Тільки один вид представляє норних ґрунтових тварин – *D. nassonovi*. Відмінності між угрупованнями міст Мелітополь та Дніпро за топоморфичною структурою статистично не вірогідні ($F = 0,91$, $p = 0,49$).

В угрупованні переважають мезофіли (50,0%), що є типовим для лісового ценозу. Відмінності між угрупованнями міст за гігоморфичною структурою статистично не вірогідні ($F = 1,29$, $p = 0,34$). Гігрофіли становлять 26,9%, а ксерофіли – 23,1%. Мезофіли переважають серед пратантів (75,0%), дещо менше їх серед сільвантів (52,2%). Тільки третину степантів становлять мезофіли (35,7%). Найбільша частка ксерофілів серед степантів (64,3%). Ксерофіли становлять 13,0% від загальної кількості видів сільвантів.

У трофоценоморфичній структурі угруповання переважають мегатрофоценоморфи (42,3%). Відмінності між угрупованнями міст Мелітополь та Дніпро за трофоценоморфичною структурою статистично не вірогідні ($F = 1,07$, $p = 0,42$). Важливе значення в угрупованні мають мезотрофоценоморфи (28,8%). Роль ультрамегатрофоценоморф дещо менша (21,1%). Епізодично в угрупованні зустрічаються оліготрофоценоморфи (7,7%).

Сільванти представлені переважно мега- та мезотрофоценоморфами (по 39,1% вказані трофоморфи). Роль ультрамегата оліготрофоценоморф значно менша. Степанти представлені переважно ультрамегатрофоценоморфами (57,1%). Роль

Рис. 2. Екоморфічна структура ґрунтової макрофауни (частка від загальної кількості видів). *a* – ценоморфи: St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти; *b* – трофоморфи: SF – сапрофаги, FF – фітофаги, ZF – зоофаги; *c* – топоморфи: End – ендогейні, Ep – епігейні, Anec – норники; *d* – гігроморфи: Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли; *e* – трофоценоморфи: OlgTr – оліготрофоценоморфи, MsTr – мезотрофоценоморфи, MgTr – мегатрофоценоморфи, UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; *f* – форморфи: А – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші за розміри тріщинуватості ґрунту, 2 – розміри тіла, порівнянні з тріщинуватістю, 3 – розміри тіла, більші порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами чи тріщинами в ґрунті, 4 – переміщення зі зміною товщини тіла, 5 – переміщення без зміни товщини тіла, 6 – риття нір з допомогою кінцівок, 7 – С-подібна форма тіла

мега- та мезотрофоценоморф значно менша (28,6 та 14,3%, відповідно). Оліготрофоценоморфи серед степантів відсутні. Пратанти представлені мегатрофоценоморфами (50,0%). Дещо менша роль серед пратантів мезотрофоценоморф. Роль олігота ультрамегатрофоценоморф значно менша. Палюданти представлені винятково мегатрофоценоморфами. Відмінності між угрупованнями міст Мелітополь та Дніпро за фоморфичною структурою статистично не вірогідні ($F = 0,85$, $p = 0,58$). Тварини, які переміщуються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, переважають в угрупованні ґрунтової макрофауни. Найбільш поширена фоморфа, яка представлена тваринами, розміри тіла яких порівнянні з тріщинуватістю (28,8%).

Практично в однакових пропорціях представлені тварини, розміри тіла яких менші розмірів тріщинуватості ґрунту (19,2%) та більші порожнин у підстилці або порівнянні з великими щілинами або тріщинами в ґрунті (21,2%). Серед фоморф, що охоплюють активних утворювачів ходів у ґрунті, переважають тварини, які рухаються зі зміною товщини тіла (17,3%). Тварини, які переміщуються без зміни товщини тіла, або з С-подібною формою тіла, представлені практично в однаковій пропорції.

Відмінності між угрупованнями міст Мелітополь та Дніпро за аероморфичною структурою статистично не вірогідні ($F = 1,11$, $p = 0,40$). В угрупованнях переважають аерофіли та субаерофіли. Домінування аероморф, які чутливі до забезпечення повітрям для дихання, свідчить про задовільний повітряний режим у ґрунті зелених насаджень загального користування. Наявність геміаерофобів та субаерофобів вказує на можливості функціонування угруповання в періоди короточасного дефіциту кисню в ґрунтовому повітрі, наприклад, під час зливових опадів.

Відмінності між угрупованнями міст Мелітополь та Дніпро за структурою карбонатоморф статистично не вірогідні ($F = 0,97$, $p = 0,46$). В угрупованні найбільш представлені карбонатофіли. Дещо менше в угрупованні гемікарбонатофілів. Епізодично зустрічаються гіперкарбонатофіли. Таким чином, ґрунтові тварини, які тією або іншою мірою чутливі до наявності в ґрунті карбонатів (кальцію або магнію), становлять 78,8% від загальної кількості видів. Частка акарбонатофілів становить 21,2%. Карбонатофоби в структурі відсутні.

Обговорення

Екоморфи відбивають відношення живих організмів переважно не до екологічних факторів як таких, а до синтетичних (типологічних) особливостей біогеоценозу як цілого. Ґрунт має особливий статус біоценозної тіла і багатьма дослідниками вважається перехідною ланкою між живою та неживою речовиною, і в цьому зв'язку нетривіальним питанням науки є пізнання форм та міри подібності-розбіжності властивостей ґрунту та живої речовини (Meuser et al., 2020). Динаміка, структура та функції ґрунту розглядаються з позицій генетичного ґрунтознавства (Yakovenko et al., 2019; Yakovenko & Zhukov, 2021). Більш-менш помітні зміни у складі чи функціонуванні ґрунту характеризуються часовими рамками в десятки, або сотні років. Однак ґрунт – це повноцінний компонент біогеоценозу, що знаходиться у взаємодії з іншими його складовими в кожний момент свого існування. Рослини і тварини, виконуючи функцію продуцентів детриту, сприяють утворенню гумусу, необхідного для запуску будь-якого елементарного ґрунтового процесу і виявляються його активними учасниками (Moore et al., 2004; Kotroczó et al., 2020). У свою чергу, відбувається метаморфізація ґрунтового матеріалу. Ґрунт, як біоценозна система, пристосовується до умов свого існування в системі ґрунтоутво-

рювальних факторів шляхом розвитку часової і просторової гетерогенізації, формуванням анізотропної будови зі специфічним горизонтальним і вертикальним профілями (Medvedev, 2013). Екологічний характер перетворень формує передумови для формування екоморфичного підходу у вивченні організації ґрунтового тіла.

Одержані дані свідчать про те, що угруповання ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування має риси амфіценозу, в якому на фоні переважання лісової компоненти значно представлена степова та лучна складові. Деревні насадження в міських парках формують загальне лісове оточення, хоч не формують стійкого лісового моноценозу. Рекреація та інші форми антропогенного впливу не дозволяють сформуватися лісовому моноценозу або псевдомоноценозу. Трофічний аспект може дозволити розшифрувати значення в угрупованні ценотичних складових. Трофічна структура сільвантів повторює трофічну структуру угруповання в цілому. Перевага сільвантів в угрупованні в цілому дозволяє розглядати їх як функціональну основу комплексу ґрунтової фауни зелених насаджень загального користування. Серед степантів переважають фітофаги, що повністю відповідає типовій трофічній структурі степових зональних угруповань. Ця особливість з урахуванням пропорційної представленості зоофагів та сапрофагів дозволяє оцінити як функціонально стійку структуру угруповання степантів.

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

Сильванти та степанти несуттєво відрізняються за структурою топоморф (епігейних форм 69,6 та 64,3%, а ендегейних – 30,4 та 28,6% відповідно). До степантів віднесено єдиного норного виду. Серед пратантів ендегейні та епігейні форми представлені однаково, а серед палюдантів усі види є епігейними. Підкреслимо, що кількість видів є першим кроком для характеристики топічних угруповань. Розгорнуту картину ролі топічних форм можна одержати при аналізі чисельності та біомаси. Усі палюданти є гігрофілами. Гігрофіли складають 34,8% сільвантів та 25,0% пратантів. Отже, практично всі ценоморфи, за винятком палюдантів, представлені спектром гігроморф, який є специфічним для кожної з ценоморф. Так, переважно ксерофілами є степанти, хоч деяка частина видів є мезофілами. Здебільшого мезофілами є сільванти, незважаючи на те, що вони також представлені і ксерофілами, і гігрофілами. Переважно мезофілами є пратанти. Як мінорна гігроморфа в пратантів представлені тільки гігрофіли. Уже згадувалось, що палюданти є винятково гігрофілами. Таким чином, гігроморфичне різноманіття ценоморф забезпечує стійкість перебігу різних типів кругообігу речовин та потоку енергії за різних умов вологості середовища.

Трофоценоморфична структура угруповання ґрунтової макрофауни індикуює високий рівень родючості ґрунтів, у межах яких розміщені зелені насадження загального користування. Відзначимо повну відсутність тварин, які активно

прокладають ходи в ґрунті за допомогою кінцівок. Ця фороморфа охоплює личинок та імаго комах, які пристосовані до риття твердого ґрунту в посушливих умовах (*Lethrus apterus*, личинки Tenebrionidae або Alleculidae). Очевидно, що в паркових екосистемах формуються більш сприятливі умови, в яких існування такої фороморфи не є конкурентною перевагою. Таким чином, фороморфи, які здатні активно прокладати ходи в ґрунті, є фактором формування його агрегатної структури, яка створює умови для пересування інших ґрунтових мешканців. Також агрегатна структура створює оптимальні умови для дихання ґрунтових тварин, що підтверджується структурою аероморф.

Порівняння аналізу структури фороморф та аероморф вказує на те, що значна територія зелених насаджень загального користування формується в умовах ґрунтового покриву, який характеризується сприятливими водно-фізичними властивостями, які обумовлені високим рівнем агрегатного структурування ґрунту. Як бачимо, з одного боку, ґрунтові безхребетні створюють та підтримують агрегатну структуру ґрунту, а з іншого – сприятливі водно-фізичні режими надають можливості для формування різноманітного угруповання ґрунтових тварин. Рекреаційне навантаження може бути чинником погіршення агрегатної структури та водно-фізичних умов у ґрунті. Очевидно, що угруповання ґрунтової макрофауни володіє резервом для адаптації до існування в більш екстремальних умовах, а також може виступати як чутливий індикатор таких змін. Важливим фактором наявності стійкої агрегатної структури ґрунту є наявність в ґрунті сполук кальцію, що може бути індикувано за допомогою карбонатоморф. Таким чином, структура карбонатоморф угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування вказує на високий рівень забезпечення ґрунту сполуками кальцію, що є важливою умовою структуроутворення та формування водостійкої агрегатної структури. У поєднанні з відомостями про трофічну структуру це свідчить про сприятливі умови для утворення гумусу та підтримання родючості ґрунту.

Екоморфічний аналіз дозволяє надати розгорнуту екологічну характеристику структури та функціональних особливостей угруповань ґрунтової макрофауни. Основу екоморфічного аналізу становить характеристика структури ценоморф як показника співвідношення найбільш головних типів кругообігу речовин та потоку енергії. Важливим моментом аналізу є встановлення кореляції між ценоморфічною структурою тваринного та рослинного покриву. Тваринне населення є більш динамічною складовою екосистеми, що зумовлює його індикаційне значення для встановлення напрямів трансформації як природних, так і штучних екосистем. Деревні рослини штучного насадження створюють габітуально лісовий вигляд екологічній системі. Пертинентний вплив лісової рослинності допомагає створити найбільш сприятливі умови для рекреації, у виконанні інших екосистемних сервісів парковими насадженнями. Одержані результати підтверджують, що на рівні тваринного населення ґрунту переважаючою є також лісова ценоморфа. Але тваринне населення загалом має амфіценотичний характер. До складу угруповання входять силванти і пратанти, та в дуже невеликій кількості – палюданти. Таку ценоморфічну структуру можна розглядати як гнучку.

У подальших дослідженнях вважаємо за необхідне:

- 1) встановити зв'язок екоморфічного аспекту варіювання структури угруповань рослин та ґрунтових тварин;
- 2) розкрити інформаційне значення ґрунтової макрофауни для індикації гемеробії;
- 3) з'ясувати характер екоморфічної перебудови структури угруповання ґрунтової макрофауни в градієнті гемеробії.

Висновки

У досліджених екосистемах в межах зелених насаджень загального користування м. Дніпро та Мелітополь виявлено 53 види ґрунтової макрофауни з 48 родів та 32 родин, 13 порядків, 7 класів та 3 типи. Екологічна характеристика видів макрофауни може бути здійснена у термінах системи екоморф, яка включає ценоморфи, трофоморфи, топоморфи, гігоморфи, трофоценоморфи, фороморфи, аероморфи та карбонатоморфи. У ценоморфічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування переважають силванти (44,2% від видового багатства угруповання). Угруповання ґрунтової макрофауни має риси амфіценозу, в якому на фоні переважання лісової компоненти значно представлена степова та лучна складова. У трофічній структурі угруповань ґрунтової макрофауни переважають сапрофаги та хижаки (36,5% від загальності кількості видів). Трофічний аспект може дозволити розшифрувати значення в угрупованні ценотичних складових. Трофічна структура силвантів повторює трофічну структуру угруповання в цілому. Це дозволяє розглядати силванти як функціональну основу угруповання ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування.

У топоморфічній структурі угруповання переважають епігейні форми (65,4%) та їм значно поступаються ендегейні (32,7%). Тільки один вид представляє норних ґрунтових тварин – *D. passonovi*. В угрупованні переважають мезофіли. Ценоморфи представлені специфічним спектром гігоморф. Переважно ксерофілами є степанти. Здебільшого мезофілами є силванти, мезофілами – пратанти. Палюданти є винятково гігоморфілами. Гігоморфічне різноманіття ценоморф забезпечує стійкість перебігу різних типів кругообігу речовин та потоку енергії за різних умов вологості середовища. В трофоценоморфічній структурі угруповання переважають мегатрофоценоморфи. Трофоценоморфічна структура угруповання ґрунтової макрофауни індикує високий рівень родючості ґрунтів, у межах яких розміщені зелені насадження загального користування. Тварини, які переміщуються за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту, переважають в угрупованні ґрунтової макрофауни (69,2%). Фороморфи, які здатні активно прокладати ходи в ґрунті, є фактором формування його агрегатної структури, яка створює умови для пересування інших ґрунтових мешканців. Агрегатна структура створює також оптимальні умови для дихання ґрунтових тварин, що підтверджується структурою тероморф. В угрупованні переважають аерофіли (48,1%) та субаерофіли (34,6%). Домінування аероморф, які чутливі до забезпечення повітрям для дихання, свідчить про задовільний повітряний режим у ґрунті зелених насаджень загального користування.

Важливим фактором наявності стійкої агрегатної структури ґрунту є наявність в ґрунті сполук кальцію, що може бути індикувано за допомогою структури карбонатоморф. В угрупованні найбільш представлені карбонатофіли (48,1%). Структура карбонатоморф угруповань ґрунтової макрофауни зелених насаджень загального користування вказує на високий рівень забезпечення ґрунту сполуками кальцію, що є важливою умовою структуроутворення та формування водостійкої агрегатної структури. У поєднанні з відомостями про трофічну структуру це свідчить про сприятливі умови для утворення гумусу та підтримання родючості ґрунту.

References

- Aira, M., Monroy, F., & Domínguez, J. (2005). Ageing effects on nitrogen dynamics and enzyme activities in casts of *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae). *Pedobiologia*, 49(5), 467–473. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.07.003>
- Akimov, M. P. (1948). Biocoenosis working scheme of life forms biomorphes. Sci. Reports Dnipropetrovsk. State University, 1(61–64).
- Akimov, M. P. (1954). Biomorphological method of studying of biocoenosis. Bulletin of Naturalists Society, LIX(3), 27–36.
- Andreeva, R. V. (1985). Morphology and taxonomy of larvae of the gadfly group *Tabanus bromius* (Tabanidae). *Parasitology*, XIX(2), 128–132.
- Andrusevich, K. V., Zhukov, A. V., & Kunah, O. N. (2014). Ecomorphic organisation of the mesopedobionts community as the basis of the anthropogenic soils zoological diagnostic. The Journal of V.N.Karazin Kharkiv National University. *Biology*, 1126(22), 89–97.
- Apostolov, L. G. (1981). Pest entomofauna of the forest biocenosis of Central Dnieper. Vyscha Shkola, Kyiv (in Russian).
- Austin, A. T., & Ballaré, C. L. (2014). Plant interactions with other organisms: molecules, ecology and evolution. *New Phytologist*, 204(2), 257–260. <https://doi.org/10.1111/nph.13062>
- Ayuke, F. O. (2010). Soil macrofauna functional groups and their effects on soil structure, as related to agricultural management practices across agroecological zones of Sub-Saharan Africa. Wageningen University, Wageningen, NL.
- Babchenko, A. V. (2021). Dynamics of invertebrates of the ecosystems formed on the Nikopol manganese ore basin technosols. Thesis for a Candidate Degree in Biological Sciences in specialty 03.00.16 – Ecology, Dnipro. Ukrainian state university of Chemical Technology.
- Barsov, V. A. (2001). Assessment of the current state of the Papilionoidea butterflies of the Dnieper-Orilsky Reserve. *Conservation Work*, 7(1), 39–43.
- Belgard, A. L. (1950). Forest vegetation of South-East part of the Ukraine [Lesnaya rastitel'nost' Yugo-Vostoka USSR]. Shevchenko Kiev State University Publishing House, Kiev (in Russian).
- Belgard, A. L. (1971). Steppe Forestry. Forest Industry, Moscow (in Russian).
- Bonato, L., Minelli, A., & Spuis, V. (2005). Geophilomorph Centipedes of Latvia (Chilopoda, Geophilomorpha). *Latvijas Entomologs*, 42, 5–17.
- Bondarev, D. L., Kunah, O. M., Fedushko, M. P., & Gubanova, N. L. (2019). The impact of temporal patterns of temperature and precipitation on silver Prussian carp (*Carassius gibelio*) spawning events. *Biosystems Diversity*, 27(2), 106–117. <https://doi.org/10.15421/011915>
- Bouche, M. B. (1977). Strategies lombriciennes. In U. Lohm & T. Persson (Eds.), *SoilOrganisms asComponents of Ecosystems*, 122–132. *Ecology Bulletin*, NFR:Stockholm, Sweden.
- Briones, M. J. I. (2018). The Serendipitous Value of Soil Fauna in Ecosystem Functioning: The Unexplained Explained. *Frontiers in Environmental Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00149>
- Brygadyrenko, V. V. (2016). Effect of canopy density on litter invertebrate community structure in pine forests. *Ekolôgia* (Bratislava), 35(1), 90–102. <https://doi.org/10.1515/eko-2016-0007>
- Chen, C., Ejack, L., Chénier, M. R., & Whalen, J. K. (2021). Earthworm functional groups are related to denitrifier activity in riparian soils. *Pedosphere*, 31(3), 413–422. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(20\)60084-4](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60084-4)
- Chernyshenko, V. S., & Lysenko, Y. Y. (2008). A. L. Belgard's ecomorphic analysis as a theoretical basis for mathematical prediction of population dynamics. *Ecology and Noospherology*, 19(1–2), 19–30.
- Chevrizov, B. P. (1979). The fauna of hayflies (Opiliones) of the western regions of the European part of the USSR. *Entomological Review*, LXIII(2), 426–430.
- Clifford, N. J., Harmar, O. P., Harvey, G., & Petts, G. E. (2006). Physical habitat, eco-hydraulics and river design: a review and re-evaluation of some popular concepts and methods. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16(4), 389–408. <https://doi.org/10.1002/aqc.736>
- Dahl, F. (1908). Grundsätze und grundbegriffe der biozönotischen forschung. *Zoologischer Anzeiger*, 33, 349–353.
- Decaëns, T., Dutoit, T., Alard, D., & Lavelle, P. (1998). Factors influencing soil macrofaunal communities in post-pastoral successions of western France. *Applied Soil Ecology*, 9(1–3), 361–367. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00090-0](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00090-0)
- Didukh, Y., Kontar, I., & Boratynski, A. (2018). Phytoindicating Comparison of Vegetation of the Polish Tatras, the Ukrainian Carpathians, and the Mountain Crimea. In *Geobotany Studies*, 185–210. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68738-4_9
- Didukh, Y. P. (2011). The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Phytosociocenter, Kyiv.
- Doncaster, C. P. (2009). Ecological equivalence: A realistic assumption for niche theory as a testable alternative to neutral theory. *PLoS ONE*, 4(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007460>
- Edwards, F. W., Oldroyd, H., & Smart, J. (1939). British blood-sucking flies. British Museum (Nat. Hist.), London.
- Ellenberg, H. (1979). Zeigerwerte der Gefisspflanzen Mitteleuropas (2nd ed.). Scripta Geobotanica, Göttingen.
- Etienne, R. S. (2005). A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters*, 8(3), 253–260. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00717.x>
- Faly, L. I. (2005). Investigation of feeding peculiarities of *Philonthus decorus* (Coleoptera: Staphylinidae) in laboratory conditions. *Biosystems Diversity*, 14(1), 199–204. <https://doi.org/10.15421/010639>
- Faly, L. I., & Brygadyrenko, V. V. (2018). Influence of the herbaceous layer and litter depth on the spatial distribution of litter macrofauna in a forest plantation. *Biosystems Diversity*, 26(1), 46–51. <https://doi.org/10.15421/011807>
- Faly, L. I., Kolombar, T. M., Prokopenko, E. V., Pakhomov, O. Y., & Brygadyrenko, V. V. (2017). Structure of litter macrofauna communities in poplar plantations in an urban ecosystem in Ukraine. *Biosystems Diversity*, 25(1), 29–38. <https://doi.org/10.15421/011705>
- Fedyay, I. O. (2020). Taxonomy, ecology and bionomy of terrestrial hemipterans (Hemiptera, Heteroptera) of metropolis urban coenoses – Qualification scientific paper as a manuscript. Thesis for a Doctor of Philosophy Degree, Speciality 091 – «Biology». H.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Kharkiv.
- Fernández, R., Almodóvar, A., Novo, M., Gutiérrez, M., & Díaz Cosín, D. J. (2011). A vagrant clone in a peregrine species: Phylogeography, high clonal diversity and geographical distribution in the earthworm *Aporrectodea trapezoides* (Dugès, 1828). *Soil Biology and Biochemistry*, 43(10), 2085–2093. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.06.007>
- Fernández, R., Bergmann, P., Almodóvar, A., Cosín, D. J. D., & Heethoff, M. (2011). Ultrastructural and molecular insights into three populations of *Aporrectodea trapezoides* (Dugès, 1828) (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) with different reproductive modes.

- Pedobiologia*, 54(5–6), 281–290. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2011.04.003>
- Gilarov, M. S. (1949). Features of soil as a environment and its significance in the evolution of insects. USSR Academy of Sciences Press, Moscow–Leningrad.
- Gilarov, M. S. (1965). Zoological methods of the soils diagnostic [Zoologicheskij metod diagnostiki pochv]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Gouhier, T. C., & Guichard, F. (2014). Synchrony: Quantifying variability in space and time. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(6), 524–533. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12188>
- Gritsan, Y. I., Kunah, O. M., Fedushko, M. P., Babchenko, A. V., Sirovatko, V. O., Zhukov, O. V., & Kotsun, V. I. (2019). Albedo of the soil cover as a factor of the temporal dynamics of readily available soil moisture in the technosols of the Nikopol manganese ore basin. *Agrology*, 2(3), 161–169. <https://doi.org/10.32819/019024>
- Gritsan, Yuriy I., Kunakh, O. M., Dubinina, J. J., Kotsun, V. I., & Tkalic, Y. I. (2019). The catena aspect of the landscape diversity of the «Dnipro-Orilsky» natural reserve. *Journal of Geology, Geography and Geoecology*, 28(3), 417–431. <https://doi.org/10.15421/111939>
- Gural-Sverlova, N. V., & Gural, R. I. (2012). Vy'znachny'k nazemny'x molyuskiv Ukrayiny' [Identification book of the terrestrial molluscs of Ukraine]. State Museum of Natural History, Lviv (in Ukrainian).
- Harrison, P. A., Berry, P. M., Simpson, G., Haslett, J. R., Blicharska, M., Bucur, M., Dunford, R., Egoh, B., Garcia-Llorente, M., Geamăna, N., Geertsema, W., Lommelen, E., Meiresonne, L., & Turkelboom, F. (2014). Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. *Ecosystem Services*, 9, 191–203. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.05.006>
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 191–218. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932>
- Hövmeyer, K. (1984). Die Dipterengemeinschaft eines Buchenwaldes auf Kalkstein: Production an Imagines, Abundanz und räumliche Verteilung insbesondere der Larven. *Pedobiologia*, 26, 1–15.
- Huang, W., González, G., & Zou, X. (2020). Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis. *Applied Soil Ecology*, 150, 103473. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103473>
- Hubbell, S. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.
- Hutchinson, G. E. (1965). The niche: an abstractly inhabited hypervolume. The ecological theatre and the evolutionary play. Yale Univ. Press, New Haven.
- Jowett, I. G. (1993). A method for objectively identifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. New Zealand *Journal of Marine and Freshwater Research*, 27(2), 241–248. <https://doi.org/10.1080/00288330.1993.9516563>
- Klok, C., Faber, J., Heijmans, G., Bodt, J., & van der Hout, A. (2007). Influence of clay content and acidity of soil on development of the earthworm *Lumbricus rubellus* and its population level consequences. *Biology and Fertility of Soils*, 43(5), 549–556. <https://doi.org/10.1007/s00374-006-0135-0>
- Koshelev, A. I., Pakhomov, O. Y., Kunakh, O. M., Koshelev, V. A., & Fedushko, M. P. (2020). Temporal dynamic of the phylogenetic diversity of the bird community of agricultural lands in Ukrainian steppe drylands. *Biosystems Diversity*, 28(1), 34–40. <https://doi.org/10.15421/012006>
- Koshelev, O. I., Koshelev, V. O., Fedushko, M. P., & Zhukov, O. V. (2020). Time turnover of species in bird communities: the role of landscape diversity and climate change. *Biosystems Diversity*, 28(4), 433–444. <https://doi.org/10.15421/012056>
- Kotroczó, Z., Juhos, K., Biró, B., Kocsis, T., Pabar, S. A., Varga, C., & Fekete, I. (2020). Effect of Detritus Manipulation on Different Organic Matter Decompositions in Temperate Deciduous Forest Soils. *Forests*, 11(6), 675. <https://doi.org/10.3390/f11060675>
- Kristan, W. (2019). Control of Locomotion in Annelids. In J. H. Byrne (Ed.), *The Oxford Handbook of Invertebrate Neurobiology*, 450–470. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780190456757.013.22>
- Kunah, O. M., Pakhomov, O. Y., Zymarioieva, A. A., Demchuk, N. I., Skupskyi, R. M., Bezuhla, L. S., & Vladyka, Y. P. (2018). Agroeconomic and agroecological aspects of spatial variation of rye (*Secale cereale*) yields within Polesia and the Forest-Steppe zone of Ukraine: The usage of geographically weighted principal components analysis. *Biosystems Diversity*, 26(4), 276–285. <https://doi.org/10.15421/011842>
- Kunah, O. N. (2016). Functional and spatial structure of the urbotechnozem mesopedobiont community. Visnyk of Dnipropetrovsk University. *Biology, Ecology*, 24(2), 473–483. <https://doi.org/10.15421/011664>
- Kunah, O. N., Prokopenko, E. V., & Zhukov, A. V. (2014). Ecomorphic organisation of the Ukraine steppe zone spider community. *Fundamental and Applied Soil Science*, 15(1–2), 101–119. <https://doi.org/10.15421/041410>
- Kunah, O. M., & Fedyay, I. O. (2020). Are Heteroptera communities able to be bioindicators of urban environments? *Biosystems Diversity*, 28(2), 195–202. <https://doi.org/10.15421/012025>
- Kunah, O. M., Zhukov, O. V., & Pakhomov, O. E. (2010). Morphology of earthworms. Dryga, Dnipropetrovsk.
- Kuroda, S., Kunita, I., Tanaka, Y., Ishiguro, A., Kobayashi, R., & Nakagaki, T. (2014). Common mechanics of mode switching in locomotion of limbless and legged animals. *Journal of The Royal Society Interface*, 11(95), 20140205. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0205>
- Kuźnik-Kowalska, E. (2009). Life cycle of *Discus ruders* (Férussac, 1821) (Gastropoda: Pulmonata: Endodontidae). *Folia Malacologica*, 14(1), 35–46. <https://doi.org/10.12657/folmal.014.005>
- Lavelle, C. (1998). Burrowing activity of *Aporrectodea rosea*. *Pedobiologia*, 42, 97–101.
- Maltsev, Y. I., Maltseva, I. A., Solonenko, A. N., & Bren, A. G. (2017). Use of soil biota in the assessment of the ecological potential of urban soils. *Biosystems Diversity*, 25(4), 257–262. <https://doi.org/10.15421/011739>
- Maltsev, Y., & Maltseva, I. (2018). The influence of forest-forming tree species on diversity and spatial distribution of algae in forest litter. *Folia Oecologica*, 45(2), 72–81. <https://doi.org/10.2478/foecol-2018-0008>
- Maltseva, I. A., & Maltsev, Y. I. (2020). Diversity of cyanobacteria and algae in dependence to forest-forming tree species and properties rocks of dump. *International Journal of Environmental Science and Technology*. <https://doi.org/10.1007/s13762-020-02868-w>
- Maltseva, I. A., Maltsev, Y. I., & Solonenko, A. N. (2017). Soil algae of the oak groves of the steppe zone of Ukraine. *International Journal on Algae*, 19(3), 215–226. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v19.i3.20>

- Maslikova, K. P. (2018a). Ecomorphic structure of the soil macrofauna communities of technosols of the Nikopol Manganese Ore Basin. *Biosystems Diversity*, 26(2), 85–91. <https://doi.org/10.15421/011813>
- Maslikova, K. P. (2018b). Ecomorphic structure of the soil macrofauna communities of technosols of the Nikopol Manganese Ore Basin. *Biosystems Diversity*, 26(2), 85–91. <https://doi.org/10.15421/011813>
- Matveev, N. M. (2011). The Basics of Steppe Forestry by Professor A.L. Belgard and their Modern Interpretation. Samara University, Samara.
- McBrayer, J. F., & Reichle, D. E. (1971). Trophic Structure and Feeding Rates of Forest Soil Invertebrate Populations. *Oikos*, 22(3), 381. <https://doi.org/10.2307/3543862>
- Medvedev, S. I. (1952). Larvae of white grubs (Scarabaeidae). Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow.
- Medvedev, V. V. (2013). Time and spatial heterogenization of soil ploughed up. *Gruntoznavstvo*, 14(1–2), 5–22.
- Meurer, K., Barron, J., Chenu, C., Coucheney, E., Fielding, M., Hallett, P., Herrmann, A. M., Keller, T., Koestel, J., Larsbo, M., Lewan, E., Or, D., Parsons, D., Parvin, N., Taylor, A., Verbeeck, H., & Jarvis, N. (2020). A framework for modelling soil structure dynamics induced by biological activity. *Global Change Biology*, 26(10), 5382–5403. <https://doi.org/10.1111/gcb.15289>
- Mezhgerin, S. V., Garbar, A. V., Vlasenko, R. P., Onischuk, I. P., Kotsyuba, I. Y., & Zhalai, E. I. (2018). Evolutionary paradox of parthenogenetic earthworms. Naukova Dumka, Kyiv.
- Mezhzherin, S. V., Chayka, Y. Y., Popov, V. V., Vlasenko, R. P., Zhalay, O. I., & Harbar, O. V. (2021). Geographical parthenogenesis of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) species communities in the situation of open landscapes in Ukraine. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 2, 108–114. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2021.02.108>
- Möbius, K. (2000). The Oyster bank is a biocönose, or a social community. In D. R. Keller & F. B. Golley (Eds.), *The Philosophy of ecology (From science to synthesis)* (pp. 111–114). University of Georgia Press, Athens, Georgia, USA.
- Mohanty, M., & Patra, H. K. (2012). Effect of Chelate-Assisted Hexavalent Chromium on Physiological Changes, Biochemical Alterations, and Chromium Bioavailability in Crop Plants – An In Vitro Phytoremediation Approach. *Bioremediation Journal*, 16(3), 147–155. <https://doi.org/10.1080/10889868.2012.687414>
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., De Suiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N. C., McCann, K. S., Melville, K., Morin, P. J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J., & Wall, D. H. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7(7), 584–600. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x>
- Mucina, L., Bültmann, H., Dierßen, K., Theurillat, J. P., Raus, T., Čarni, A., Šumberová, K., Willner, W., Dengler, J., García, R. G., Chytrý, M., Hájek, M., Di Pietro, R., Iakushenko, D., Pallas, J., Bergmeier, E., Santos Guerra, A., Ermakov, N., Valachovič, M., ... Tichý, L. (2016). Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19, 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Nartshuk, E. P. (2009). The character of soldier fly distribution (Diptera, Stratiomyidae) in Eastern Europe. *Entomological Review*, 89(1), 46–55. <https://doi.org/10.1134/S0013873809010072>
- Naveh, Z., & Lieberman, A. S. (1994). *Landscape Ecology: Theory and application* (2nd ed.). Springer-Verlag, New York.
- Nazarenko, N. N. (2016). Coenomorphs as phytometers of biotopes. *Biosystems Diversity*, 24(1), 8–14. <https://doi.org/10.15421/011602>
- Němec, T., Liznarová, E., Birkhofer, K., & Horsák, M. (2021). Stable isotope analysis suggests low trophic niche partitioning among cooccurring land snail species in a floodplain forest. *Journal of Zoology*, 313(4), 297–306. <https://doi.org/10.1111/jzo.12859>
- Newson, M. D., & Newson, C. L. (2000). Geomorphology, ecology and river channel habitat: mesoscale approaches to basin-scale challenges. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 24(2), 195–217. <https://doi.org/10.1177/030913330002400203>
- Olenin, S., & Ducrot, J.-P. (2006). The concept of biotope in marine ecology and coastal management. *Marine Pollution Bulletin*, 53(1–4), 20–29. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.01.003>
- Padmore, C. (1998). The role of physical biotopes in determining the conservation status and flow requirements of British rivers. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 1(1), 25–35. [https://doi.org/10.1016/S1463-4988\(98\)00004-9](https://doi.org/10.1016/S1463-4988(98)00004-9)
- Prokopenko, E. V., & Zhukov, O. V. (2011). Evaluation of the population structure of spiders *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802) of an urbanized area by means of geometric morphometry. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 116(11), 31–40.
- Prokopenko, O. V., Kunach, O. N., Zhukov, O. V., & Pakhomov, O. Y. (2010). Biological Diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Spiders (Aranei). Dnipropetr. Nac. Univ. Press, Dnipropetrovsk.
- Puchkov, A. V., Brygadyrenko, V. V., Faly, L. I., & Komaromi, N. A. (2020). Staphylinids (Coleoptera, Staphylinidae) of Ukrainian metropolises. *Biosystems Diversity*, 28(1), 41–47. <https://doi.org/10.15421/012007>
- Puchkov, A. V., Brygadyrenko, V. V., & Nikolenko, N. Y. (2020). Ecological-faunistic analysis of ground beetles and tiger beetles (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae) of metropolises of Ukraine. *Biosystems Diversity*, 28(2), 163–174. <https://doi.org/10.15421/012022>
- Ramenskiy, L. G., Tsatsenkin, I. A., Chizhikov, O. N., & Antipin, N. A. (1956). Ecological evaluation of the fodder lands by vegetation cover. Sel'khozgiz, Moscow.
- Ramenskiy, L. G. (1938). Introduction to Comprehensive Soil and Geobotanical Investigations of Land. Sel'khozgiz, Moscow.
- Raunkiaer, C. (1937). *Plant life forms*. Clarendon Press, Oxford.
- Razumovsky, O. S. (2003). Adaptacionizm and behavioural science in the context of the problems of evolution and meaning of life activity. *Polignozis*, 2(22). <http://www.polygnosis.ru/default.asp?num=6&num2=132>
- Sayer, E. J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. In *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(1), 1–31. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006846>
- Scharenbroch, B. C., Lloyd, J. E., & Johnson-Maynard, J. L. (2005). Distinguishing urban soils with physical, chemical, and biological properties. *Pedobiologia*, 49(4), 283–296. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.12.002>
- Schmelz, R., & Collado, R. (2010). A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Soil Organisms*, 82, 1–176.
- Shcherbyna, V. V., Maltseva, I. A., Maltsev, Y. I., & Solonenko, A. N. (2017). Post-pyrogenic changes in vegetation cover and biological soil crust in steppe ecosystems. *Regulatory Mechanisms*

- in *Biosystems*, 8(4), 633–638. <https://doi.org/10.15421/021797>
- Shekhovtsov, S. V., Derzhinsky, Y. A., Poluboyarova, T. V., Golovanova, E. V., & Peltek, S. E. (2020). Phylogeography and genetic lineages of *Aporrectodea rosea* (Lumbricidae, Annelida). *European Journal of Soil Biology*, 99, 103191. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103191>
- Shepeleva, O. A., Kodolova, O. P., Zhukovskaia, E. A., & Striganova, B. R. (2008). Genetic diversity of populations of the earthworm *Lumbricus rubellus* (Hoffm.) (Oligochaeta, Lumbricidae). *Izvestiia Akademii Nauk. Seriya Biologicheskaya*, 35(2), 196–204. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18946993>
- Sofo, A., Mininni, A. N., & Ricciuti, P. (2020). Soil Macrofauna: A key Factor for Increasing Soil Fertility and Promoting Sustainable Soil Use in Fruit Orchard Agrosystems. *Agronomy*, 10(4), 456. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040456>
- Sørensen, T. (1936). Some ecosystemical characteristics determined by Raunkiaer's circling method. In "To designate the fundamental unit of ecological plant sociology I propose the term ecotope, viz. the field delimited as an object of investigation within a given ecosystem (Tansley)", 474–475. *Nordiska (19. skandinaviska) naturforskarmöteti, Helsingfors*.
- Striganova, B. R. (1964). The family Cantharidae, Soldier beetle. In M. S. Gilyarov (Ed.), *Keys to insect larvae inhabiting the soil*, 347–355. Nauka, Moscow.
- Sukachev, V. N. (1942). The idea of the development in phytocenology. *Soviet Botany*, 1–3, 5–17.
- Sukachev, V. N. (1965). Major contemporary issues of the biocenology. *Biology Bulletin*, 26(3), 249–260.
- Sukachev, V. N., & Dylis, N. V. (1964). The main concepts of the forest biogeocenology. Nauka, Moscow.
- Sumarov, A. M. (2009). Restoration of biotic potential of biogeocenoses under reduction of pesticide loads. Weber Publishing House, Donetsk.
- Sverlova, N., Martynov, V., & Martynov, A. (2006). Towards the investigation of the land mollusc fauna (Gastropoda, Pulmonata) of the south-east part of Ukraine. *Proc. of the State Nat. Hist. Museum*, 22, 35–46.
- Sylvain, Z. A., & Wall, D. H. (2011). Linking soil biodiversity and vegetation: Implications for a changing planet. *American Journal of Botany*, 98(3), 517–527. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000305>
- Szysko-Podgórska, K., Kondras, M., Dymitryszyn, I., Matracka, A., Cimoch, M., & Żyfką-Zagrodzińska, E. (2018). Influence of soil macrofauna on soil organic carbon content. *Environmental Protection and Natural Resources*, 29(4), 20–25. <https://doi.org/10.2478/oszn-2018-0018>
- Tansley, A. G. (1939). *The British Isles and their vegetation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tarasov, V. V. (2012). Flora of Dnipropetrovsk and Zaporizhia regions (A. P. Travlev (ed.). Lira: (in Ukrainian, Dnipropetrovsk).
- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, 80(5), 1455–1474. <https://doi.org/10.2307/176540>
- Topchiev, A. G. (1960). Some data on the distribution of soil invertebrates in the Ratsinsky forest area of the Nikolaev region. In *Proceedings of the Biological Faculty of the Dnepropetrovsk State University*, 3–13. Dnipropetrovsk.
- Townsend, C. R., & Hildrew, A. G. (1994). Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology*, 31(3), 265–275. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01740.x>
- Tsvetkova, N. N. (1992). Peculiarities of the organic–mineral substances and microelements in forest biogeocenosis of the steppe Ukraine. Dnipro National University Press, Dnipro.
- Tsyganov, D. N. (1982). Phytoindication of ecological factors in the subzone of mixed coniferous–broad-leaved forests. Nauka, Moscow.
- Vlasenko, R. P., Mezhzherin, S., Garbar, A., & Kotsuba, I. Y. (2011). Polyploid races, genetic structure and morphological features of earthworm *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826) (Oligochaeta, Lumbricidae) in Ukraine. *Comparative Cytogenetics*, 5(2), 91–103. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v5i2.968>
- Voronov, A. G., Drozdov, N. N., Krivoluckij, D. A., & Myalo, E. G. (2002). *Biogeography with Fundamentals of Ecology*. Moscow State University Press, Moscow.
- Vsevolodova-Perel, T. S., Sizemskaya, M. L., & Kolesnikov, A. V. (2011). Changes in the species composition and trophic structure of soil macrofauna upon establishment of forest plantations in the Caspian semidesert. *Biology Bulletin*, 38(10), 1050–1055. <https://doi.org/10.1134/S106235901100189>
- Vysotsky, G. N. (1925). *Cover science*. Main Botanical Garden, Minsk, Leningrad.
- Waller, L. P., Allen, W. J., Barratt, B. I. P., Condron, L. M., França, F. M., Hunt, J. E., Koele, N., Orwin, K. H., Steel, G. S., Tylianakis, J. M., Wakelin, S. A., & Dickie, I. A. (2020). Biotic interactions drive ecosystem responses to exotic plant invaders. *Science*, 368(6494), 967–972. <https://doi.org/10.1126/science.aba2225>
- Wareborn, I., & Wareborn, I. (1970). Environmental Factors Influencing the Distribution of Land Molluscs of an Oligotrophic Area in Southern Sweden. *Oikos*, 21(2), 285. <https://doi.org/10.2307/3543685>
- Williams, V. R. (1947). *Pedology*. Selhozgiz, Moscow.
- Wytwer, J., Golovatch, S. I., & Penev, L. (2009). Variation in millipede (Diplopoda) assemblages in oak woodlands of the Eastern European Plain. *Soil Organisms*, 81(3), 791–813.
- Yakovenko, V. M., Dubinina, J. J., & Zhukova, Y. O. (2019). Spatial heterogeneity of the physical properties of the soil in the floodplain of the small river. *Agrology*, 2(4), 219–228. <https://doi.org/10.32819/019031>
- Yakovenko, V., & Zhukov, O. (2021). Zoogenic Structure Aggregation in Steppe and Forest Soils. In Y. Dmytruk & D. Dent (Eds.), *Soils Under Stress*, 111–127. Springer International Publishing, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-68394-8_12
- Yakovenko, Volodymyr M., & Zhukov, O. V. (2018). Zoogenic aspect of the aggregate structure forming of the steppe and forest soils.
- Yorkina, Nadia, Zhukov, O., & Chromysheva, O. (2019). Potential possibilities of soil mesofauna usage for biondiagnostics of soil contamination by heavy metals. *Ekologia Bratislava*, 38(1), 1–10. <https://doi.org/10.2478/eko-2019-0001>
- Yorkina, N. V., Kunakh, O. M., & Budakova, V. S. (2019). Упаковка екологічних ніш та просторова організація угруповання макрофауни міського парку. *Agrology*, 2(4), 209–218. <https://doi.org/10.32819/019030>
- Zenkova, I. V. (2010). Diversity of earthworms and ecology of the dominating species *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 in the northern taiga podzols of the Murmansk region. *Zoology in the Middle East*, 51(sup2), 141–149. <https://doi.org/10.1080/09397140.2010.10638467>
- Zhirkov, I. A. (2017). *Bio-Geography, general and specialty*. KMK Scientific Pres, Moscow.
- Zhou, S., & Zhang, D. (2008). Neutral theory in community ecology. *Frontiers of Biology in China*, 3(1), 1–8. <https://doi.org/10.1007/s11515-008-0008-z>

- Zhukov, O. V. (2018). Interpretation of the plants ceonomorphes from the South-East of Ukraine in terms of phyto-indicative scales. *Acta Biologica Sibirica*, 2, 57–69. <https://doi.org/https://doi.org/10.14258/abs.444877>
- Zhukov, O. V., Zadorozhna, G. O., Maslikova, K. P., Andrushevych, K. V., & Lyadskaya, I. V. (2017). *Tehnosols Ecology*. Zhurfond, Dnipro.
- Zhukov, Olexander, Kunah, O., Dubinina, Y., Zhukova, Y., & Ganzha, D. (2019). The effect of soil on spatial variation of the herbaceous layer modulated by overstorey in an Eastern European poplar-willow forest. *Ekologia* (Bratislava), 38(3), 253–272. <https://doi.org/10.2478/eko-2019-0020>
- Zhukov, Olexander, Kunah, O., Fedushko, M., Babchenko, A., & Umerova, A. (2021). Temporal aspect of the terrestrial invertebrate response to moisture dynamic in technosols formed after reclamation at a post-mining site in Ukrainian steppe drylands. *Ekológia* (Bratislava), 40(2), 178–188. <https://doi.org/10.2478/eko-2021-0020>
- Zhukov, A. V. (2006). Hygromorphs of soil animals and their diagnostic value for the identification of hygrotopes. *Problems of the Ecology and Natura Conservation of the Technogenic Region*, 6, 113–130.
- Zhukov, A. V., Kunah, O. N., Novikova, V. A., & Ganzha, D. S. (2016). Phytoidindicacion estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University*, 6(3), 91–117. <https://doi.org/10.15421/201676>
- Zhukov, A. V., Kunakh, O. N., & Pahomov, A. Y. (2007). Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Earthworms (Lumbricidae). Dnipro National University Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Zhukov, A. V., & Shatalin, D. B. (2016). Hygrotop and trophotope of steppe Dnieper biogeocenoses as determinants of β -diversity of earthworm (Lumbricidae) communities. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University*, 6(2), 188–222. <https://doi.org/10.15421/201651>
- Zhukov, A. V., & Zadorozhnaya, G. A. (2015). Ecomorphic organisation of the soil body: geostatistical approach. *Studia Biologica*, 9(3–4), 119–128. <https://doi.org/10.30970/sbi.0903.423>
- Zhukov, O. V. (2009). The ecomorphic analysis of the soil animals consortions. Svidler press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Zhukov, O. V. (2011). The ecomorphic matrices of the forest soil mesofauna of the steppe Pridneprovie: thesis for the degree of Doctor of Biology in the specialty 03.00.16 – ecology. Dnepropetrovsk. Oles Honchar Dnipro National University.
- Zhukov, O. V., Kovalenko, D. V., Kramarenko, S. S., & Kramarenko, A. S. (2019). Analysis of the spatial distribution of the ecological niche of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Stylommatophora, Enidae) in technosols. *Biosystems Diversity*, 27(1), 62–68. <https://doi.org/10.15421/011910>
- Zhukov, O. V., Kunah, O. N., & Novikova, V. A. (2016a). The functional organisation of the mesopedobionts community of sod pinewood soils on arena of the river Dnepr. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 24(1), 26–39. <https://doi.org/10.15421/011604>
- Zhukov, O. V., Kunah, O. N., & Novikova, V. A. (2016b). The functional organisation of the mesopedobionts community of sod pinewood soils on arena of the river Dnepr. *Biosystems Diversity*, 24(1), 26–39. <https://doi.org/10.15421/011604>
- Zhukov, O. V., & Prokopenko, O. V. (2019). Spiders of East Ukraine Dataset ID #3974. UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network [Public Project & Web Application]. UkrBIN, Database on Biodiversity Information. <http://www.ukrbin.com>
- Zhukov, Oleksandr V., Kunah, O. M., Dubinina, Y. Y., & Novikova, V. O. (2018). The role of edaphic, vegetational and spatial factors in structuring soil animal communities in a floodplain forest of the Dnipro river. *Folia Oecologica*, 45(1), 8–23. <https://doi.org/10.2478/foecol-2018-0002>
- Zhukov, Olexandr V., Bondarev, D. L., Yermak, Y. I., & Fedushko, M. P. (2019). Effects of temperature patterns on the spawning phenology and niche overlap of fish assemblages in the water bodies of the Dnipro River basin. *Ecologica Montenegrina*, 22, 177–203.