

RESEARCH ARTICLE

UDC 57.08:581.9+591.9

## Interpretation of the plants ceonomorphes from the South-East of Ukraine in terms of phyto-indicative scales

A. V. Zhukov

*Oles Gonchar Dnipro National University, 17, Kazakova st., Dnipro, 49010, Ukraine*

The article shows the discrete nature of the plants ceonomorphes on an example of flora of the southeast of Ukraine. Using discriminant analysis shows that ceonomorphes are discrete classes of plant species which are isolated between themselves to a greater extent than it can be assumed on the basis of only the continuum nature of the ecological differences between species. The predictors used in the discriminant analysis are diapason Didukh's phytoindicator scales and rescaled Ellenberg scales. The high level of discrimination ability of the model built on the basis of continual predictors shows a considerable species specificity within individual ceonomorphes. The ecomorphic analysis of the ceonomorphes is presented. The aridants as a new ceonomorph is proposed. The reason of the the ceonomorphes compact configuration is a coadaptation of the plant species within each ceonomorphes, as well as in the transforming influence on the environment of the plant community. Using the method of tree classification the rules for the ceonomorphes identification are searched based on the allocation ceonomorphes within phytoindication scales. Phytoindication scales suggested to consider as biotope markers and ceonomorphes suggested to consider as ecotope markers.

**Keywords:** ecotope, biotope, phytoindication, ecomorphs, tseomorfy, contin- structuralism.

## Интерпретация ценоморф растений юго-востока Украины в терминах фитоиндикационных шкал

А. В. Жуков

*Днепровский национальный университет имени Олеса Гончара, ул. Казакова, 24, г. Днепр, 49010, Украина, E-mail: [zhukov.dnipro@ukr.net](mailto:zhukov.dnipro@ukr.net)*

В работе показана дискретная природа ценоморф растений на примере флоры юго-востока Украины. С помощью дискриминантного анализа показано, что ценоморфы являются дискретными классами видов растений, которые обособлены между собой в большей степени, чем можно предположить исходя из только лишь континуальной природы экологических различий между видами. В качестве предикторов в дискриминантном анализе использованы диапозональные фитоиндикационные шкалы Дидука и перемасштабированные шкалы Элленберга. Высокий уровень дискриминирующей способности модели, построенной на основе континуальных предикторов, свидетельствует о значительной специфичности видов растений в пределах отдельных ценоморф. Приведен анализ экоморфической структуры ценоморф. Предложена новая ценоморфа – ариданты. Причина компактности ценоморф находится в коадаптации видов растений в пределах каждой ценоморфы, а также в трансформирующем влиянии растительной обстановки на окружение. С помощью метода классификационных деревьев выполнен поиск классификационных правил выделения ценоморф на основе фитоиндикационных шкал. Предложено рассматривать фитоиндикационные шкалы как маркеры биотопа, а ценоморфы – как маркеры экотопа.

**Ключевые слова:** экотоп, биотоп, фитоиндикация, экоморфы, ценоморфы, континуализм, структурализм.

## Введение

В экологии существует две альтернативные точки зрения на природу экологических сообществ: континуализм и структурализм (Zhirkov, 2017). В рамках континуализма реакция организма на действие экологических факторов рассматривается как видоспецифическое свойство, которое в целом описывается колоколообразной кривой (Ellenberg, 1979). Отсюда закономерен вывод о живых организмах как индикаторах свойств среды, что стало основой для создания множества индикаторных шкал. Одну из первых таких шкал создал основоположник континуализма Л. Раменский (Ramenskiy et al., 1956). Прочие фитоиндикационные шкалы различаются разрешающей способностью, перечнем индицируемых свойств среды и аспектом кривой отклика вида на действие экологического фактора: то ли это зона оптимума, на основе оценок которой производится индикация шкалами Элленберга (Ellenberg, 1974; Ellenberg et al., 1992; Diekmann, 1995), то ли это диапазон фактора, в пределах которого может вид существовать, как это предусмотрено в диапазонных шкалах Цыганова (1981) или Дидука (Didukh, 2011).

Принципы фитоиндикации являются практическим следствием теории биотопа (Dahl, 1908; Townsend, Hildrew, 1994; Newson, Newson, 2000) в соответствии с которой биоценоз (Möbius, 2000) зависит от наблюдаемых физических свойств среды (Jowett, 1993; Padmore, 1998; Clifford et al., 2006). А экосистема в свою очередь представляет собой совокупность биотопа и биоценоза.

В рамках структурализма факторы среды отходят на второй план, а на первый выдвигаются внутрисистемные взаимодействия, что приводит к тому, что наблюдаемые границы растительных сообществ объясняются как такие, что имеют эндогенную природу. Наиболее ортодоксальной ветвью структурализма является биогеоценология Сукачева (1942, 1964, 1965). В последнее время конфликт между континуализмом и структурализмом приобрел форму конкуренции между теорией экологической ниши (Hutchinson, 1965) и теорией нейтрального разнообразия (Hubbell, 2005). Конструктивной позицией этого противостояния является смягчение проблемы, а именно: какое из альтернативных представлений является единственно верным, а какое – ложным. Решение переходит в плоскость выяснение вопроса о том, при каких обстоятельствах одна из точек зрения объясняет больший круг наблюдаемых фактов, чем другая, а при каких обстоятельствах приоритет переходит к конкурирующей точке зрения (Zhukov et al., 2018).

Биогеоценоз представляет собой совокупность биоценоза и экотопа (Sukachev, 1964). Термин экотоп был предложен Г. Н. Высоцким (1925), однако в англоязычной литературе его авторами считают Сьёренсена (Sørensen, 1936) или Тэнсли (Tansley, 1939). Экотопом является наименьшая целостная единица земной поверхности, которая характеризуется однородностью, по меньшей мере, одного из свойств геосферы: атмосферы, растительности, почвенного покрова, горных пород, вод и т.д. при неэкстремальном варьировании прочих свойств (Naveh, Lieberman, 1994). Л.Г. Раменский (1938) наряду с экотопом (местообитание), который определяется прямыми факторами – режимами (тепловой, световой, аэрации, питательный, реакции почв, солевой), выделяет и энтопий (местоположение), который определяется непрямыми топологическими условиями. В традиции биогеоценологии экотоп включает в себя климатоп и эдафотоп. В свою очередь климатоп состоит из гелиотопа и термотопа, а эдафотоп – из гигротопа и трофотопа (Sukachev, 1964). В. Н. Сукачев (1964) рассматривает биотоп как зоологический эквивалент ботанического термина экотоп. Тем не менее, история и практика использования этих терминов позволяет их интерпретировать как эквивалент абиотических свойств среды в рамках континуализма (биотоп – составная часть безразмерного понятия экосистема) и абиотических свойств среды, преобразованных биотой (экотоп – составная часть биогеоценоза как экосистемы в границах фитоценоза) в рамках структурализма.

В конце 40-х годов прошлого века А. Л. Бельград (1950) создал типологию лесов степной зоны Украины, которая является ярким примером результативности применения принципов биогеоценологии и в этом смысле данную концепцию, безусловно, следует признать структуралистской. Типология была дополнена системой экоморф растений. В соответствии с представлениями А. Л. Бельгарда, экоморфа вскрывает взаимосвязь организмов и среды и отражает степень их приспособления к наиболее важным элементам биогеоценоза. Термину экоморфа отдано предпочтение по той причине, что под жизненной формой обычно понимаются адаптации, которые находят свое выражение во внешнем облике растения, тогда как адаптации не ко всем структурным элементам биогеоценоза имеют физиономическое проявление. Ключевой особенностью системы экоморф Бельграда является ценоморфа – приспособление видов растений к фитоценозу в целом. Система экоморф была распространена и на другие компоненты биогеоценоза (Apostolov, 1981; Barsov, 2001; Zhukov, 2009; Zhukov et al., 2016; Zhukov, Zadorozhnaya, 2017; Kupah et al., 2014), что позволяет интерпретировать ценоморфу как адаптацию биотической и биокосной компонент биогеоценоза к биогеоценозу в целом. В свою очередь адаптивность определяют как реакции различных объектов на факторы внешней среды, что проявляет себя в изменении строения и функций реагирующих объектов и их групп в ответ на различные меняющиеся условия, в результате чего сохраняется их существование (Razumovsky, 2003).

Ценоморфа выделена наряду с приспособлениями к наиболее существенным факторам среды – климату (климаморфы), режиму освещения (гелиоморфы), термическому режиму (термоморфы), к почвенному плодородию (трофоморфы) и к режиму влажности (гигроморфы). Границы градаций соответствующих факторов

определяются внутренней целостностью таких категорий, как тип леса, который по-существу эквивалентен понятию тип биогеоценоза. Эти градации предложено Н. М. Матвеевым (2011) представлять в бальном виде и использовать в целях фитоиндикации соответствующих факторов среды. Однако А. Л. Бельгард разработал систему экоморф прежде всего для оценки состояния биогеоценоза в целом. Спектры гигроморф, трофоморф, климаморф, термоморф, гелиоморф в пределах конкретной ценоморфы иллюстрируют идею о том, что в условиях варьирования свойств среды биогеоценоз может сохранять свою целостность и идентичность. Поэтому попытки интерпретировать ценоморфы как инструмент фитоиндикации биотопов (Nazarenko, 2016; Drogunova, Nazarenko, 2017) несколько не соответствует предназначению этой концепции и природе экологических групп, которые обозначаются данным термином.

Если предположить, что ценоморфы представляют собой дискретные отображения экологического континуума растительных организмов, то это понятие не несет никакой дополнительной информации и поэтому является вырожденным для индикации свойств биотопа. В таком случае нет объективного критерия для выделения ценоморф и, в конечном счете, их число и качество может быть произвольным. Часто в качестве эквивалента термина ценоморфа используется такое понятие, как эколого-ценотическая группа или говорят об эколого-ценотической приуроченности вида. Однако такая позиция поддается критике исходя из понятийной сущности термина, подразумевающего условия существования биологических объектов, а не их привязку к чему-то. Поэтому критически отмечается, что при флористических исследованиях нужно либо вообще отказаться от использования названий сообществ для обозначения среды обитания отдельных особей или их популяций, либо обосновать возможность их применения в экологическом смысле (Fedorova et al., 2017). Если ценоморфы являются дискретными классами видов растений, которые обособлены между собой в большей степени, чем можно предположить исходя из только лишь континуальной природы экологических различий между видами, то в таком случае информация о ценоморфической принадлежности вида и, соответственно, ценоморфической структуре сообщества, может нести дополнительную информацию для индикации свойств экотопа.

Целью нашей работы является проверить гипотезу о дискретной природе ценоморф растений на примере флоры юго-востока Украины.

## Материалы и методы

Принципы экоморфического анализа изложены в монографии А. Л. Бельгарда «Лесная растительность юго-востока УССР» (1950). Каталог флоры Днепропетровской и Запорожской областей Украины с указанием экоморфических характеристик видов растений приведен в работе В. В. Тарасова (2012). В списке приведена информация о 2012 видах растений. В работе Б.А. Барановского и соавт. (2017) приведены сведения дополнительно о 17 видах растений. Таким образом, в данной работе обсуждаются экологические особенности 2029 видов флоры Днепропетровской и Запорожской областей Украины. Диапазонные фитоиндикационные шкалы приведены по Я. П. Дидуку (Didukh, 2011). Из общего списка региональной флоры шкалы указаны только для 1695 видов по шкале увлажнения, 1673 видов – по шкале переменности увлажнения, 1686 – по шкале кислотности, 1679 – по шкале трофности, 1685 – по шкале содержания карбонатов, 1682 – по шкале усвояемых форм азота, 1679 – по шкале аэрации, 1672 – по шкале термоклимата, 1669 – по шкале омброклимата, 1674 – по шкале континентальности, 1664 – по шкале криоклимата, 1681 – по шкале освещенности. Пропуски в значениях фитоиндикационных шкалах были заполнены с помощью процедуры регрессионного анализа с экоморфами по А. Л. Бельгарду в качестве предикторов. Гигроморфы, трофоморфы и гелиоморфы были представлены как континуальные переменные по Н. М. Матвееву (2011). Термоморфы и ценоморфы были использованы как категориальные предикторы. Процедура статистического анализа была выполнена по методу опорных векторов в среде Project R (R Core Team, 2016) с помощью библиотеки kernlab (Karatzoglou et al., 2004).

В качестве точечных шкал использовали шкалы Элленберга (Ellenberg, 1974) в варианте, адаптированном для флоры Чехии (Chytrý et al., 2018), как территории, наиболее близкой к обсуждаемому в работе региону (база данных размещена <http://www.sci.muni.cz/botany/juice/?idm=10>). Шкалы Элленберга были перемасштабированы (рескейлинг) к размерности шкал Дидука. Если после рескейлинга значение шкалы Элленберга для данного вида было меньше, чем минимальная граница по шкале Дидука, либо больше, чем максимальное значение, то принималось минимальное либо максимальное значение по шкале Дидука. Таким образом, нами получены соразмерные шкалы, которые указывают минимальное, максимальное значение факторов, в пределах которых возможно существование того либо иного вида (шкалы Дидука) и оптимальное значение для вида (перемасштабированная шкала Элленберга). Следует отметить, что оптимальное значение далеко не всегда занимает центральное положение, которое соответствует среднему арифметическому диапазоновых шкал Дидука, что вполне соответствует асимметричному характеру кривых отклика видов в градиенте экологических факторов (Zhukov et al., 2018). Из списка видов региональной флоры общими с видами в базе данных фитоиндикационных шкал Элленберга являются 1092 вида. Для остальных видов был проведен расчет значений фитоиндикационных шкал с помощью регрессионной модели, созданной по методу опорных векторов с экоморфами Бельграда и фитоиндикационными шкалами Дидука в качестве предикторов.

В каталоге В. В. Тарасова (2012) приведена информация о принадлежности видов растений к соответствующим ценоморфам, однако указанные ценоморфы часто имеют сложный переходный характер (степанты-сильванты – StSil, степанты-пратанты – StPr и т.д.). В первую итерацию нам проведен дискриминантный

анализ с переменной отклика, в которой были выбраны ценоморфические диагнозы, которые в случае двойственных (либо тройственных) диагнозов соответствуют преобладающей ценоморфе (в названии она занимает последнюю позицию). После первой итерации дискриминантного анализа все культуранты (культурные растения) были отнесены к наиболее вероятным иным ценоморфам, так эта ценоморфа имеет выраженный гетерогенный и искусственный характер и точность её дискриминации была крайне низка. Таким образом, в дальнейших этапах анализа ценоморфа культурантов не принимала участие. В практических целях культуранты могут указываться как дополнительная дефиниция к главной ценоморфической идентификации, например (Cul)Pr, (Cul)St и т.д. Очевидно, основанием отнесения к культурантам являются общие сведения о данном растении, а не его экологические предпочтения, которые в рамках данного подхода не удалось связать с фактом культуральности.

После первой итерации было установлено, что ценоморфа петрантов в пространстве дискриминантных функций представлена двумя четко обособленными облаками данных, на основании чего петранты были разделены на две ценоморфы, которых нет в классификации Бельгарда и, соответственно, в каталоге Тарасова – петранты и кальце-петранты. Кальце-петранты соответствуют кретофитам, или видам меловых обнажений, а петранты соответствуют петрофитам, или видам скальных обнажений по М.С. Дрогуновой и Н.Н. Назаренко (2017).

Также после итерации для видов с неверными классификациями и двойственной идентификацией ценоморф была проведена инверсия – минорная идентификация заменила приоритетную. В результате дискриминирующая способность модели значительно увеличилась. Однако в ряде случаев наблюдались не устойчивые дискриминации: например, в одном решении вид лучше диагностировался как степант, а в следующей итерации – как сильвант, а при замене правильным диагнозом указывался предыдущий. Также в ряде случаев устойчиво диагностировалась ценоморфа, которая не входила в перечень экспертных оценок. Например, пратант-сильвант диагностировался как степант. Для решения этой проблемы нами введена новая ценоморфа – ариданты. А. Л. Бельгард (1971) отмечает, что древесный тип растительности может быть расчленен на лесной и аридный, на основании чего и были выделены ариданты.

## Результаты

Наиболее насыщенной видами является ценоморфа степантов, которая представлена 411 видами (табл. 1). Специфические и очень пространственно ограниченные группировки петрантов, представлены всего 33 видами. Насыщенными видами являются ценоморфы сильвантов и пратантов.

Таблица 1. Видовая насыщенность и гелиоморфическая структура ценоморф (в % от числа видов, входящих в соответствующую ценоморфу)

Ценоморфы	Sc	HeSc	ScHe	He	Число видов
St	3.6	9.0	61.1	26.3	411
Ar	56.6	11.0	29.7	2.7	219
Ru	9.4	16.5	58.3	15.7	254
Ptrc	–	1.0	41.0	58.1	105
Sil	86.6	7.0	5.7	0.6	157
Ptr	–	3.0	42.4	54.5	33
Ps	4.4	5.6	65.0	25.0	180
Pr	38.8	28.0	27.2	6.0	250
Hal	0.6	–	23.1	76.3	160
Pal	19.2	16.7	54.0	10.1	198
Aq	56.5	16.1	27.4	–	62

Условные обозначения: гелиоморфы Sc – сциофиты (облигатные теневые растения), HeSc – гелиосциофиты (факультативные теневые растения); ScHe – сциогелиофиты (факультативные световые растения), He – гелиофиты (облигатные световые растения); ценоморфы Ar – ариданты; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сильванты; St – степанты

Специфической для каждой ценоморфы является их гелиоморфическая структура. Гелиофиты составляют основную часть галофантов, петрантов и кальце-петрантов. Сциогелиофиты являются наиболее типичными для степантов, рудерантов и псаммофантов. Гелиосциофиты составляют существенную часть пратантов, палюдантов и аквантов. Преобладающее число видов сильвантов, аридантов и аквантов являются сциофитами.

В гигроморфической структуре флоры степной зоны Украины представлен широкий диапазон видов – от тех, что способны выдерживать крайние степени дефицита влаги и до собственно водных растений (табл. 2). Всего пять видов представляют эуксерофитов, которые входят в состав ценоморф степантов, карбо-петрантов и

псаммофантов. Наиболее ксерофитный облик характерен для карбо-петрантов, которые представлены высокой долей ксерофитов. Также ксерофитов много среди степантов и петрантов.

Таблица 2. Гигроморфическая структура ценоморф (в % от числа видов, входящих в соответствующую ценоморфу)

Ценоморфы	EuKs	Ks	MsKs	KsMs	Ms	HgMs	MsHg	Hg	Pl	Hу
St	0.2	39.2	36.0	19.0	5.4	-	0.2	-	-	-
Ar	-	5.5	25.6	31.5	34.7	2.7	-	-	-	-
Ru	-	5.5	37.4	34.6	21.3	0.8	0.4	-	-	-
Ptrc	2.9	49.5	34.3	11.4	1.9	-	-	-	-	-
Sil	-	0.6	8.9	28.0	52.9	6.4	3.2	-	-	-
Ptr	-	33.3	45.5	18.2	3.0	-	-	-	-	-
Ps	0.6	11.7	50.0%	27.8	8.3	1.7	-	-	-	-
Pr	-	0.8	10.4	23.2	44.0	18.4	2.0	1.2	-	-
Hal	-	9.4	18.8	25.6	33.1	11.3	1.9	-	-	-
Pal	-	-	-	-	8.1	32.8	39.9	18.7	-	0.5
Aq	-	-	-	-	-	-	3.2	9.7	27.4	59.7

Условные обозначения: гигроморфы EuKs – эуксерофиты, Ks – ксерофиты, MsKs – мезоксерофиты, KsMs – ксеромезофиты, Ms – мезофиты, HgMs – гигромезофиты, MsHg – мезогигрофиты, Hg – гигрофиты, Pl – плейстофит, Hу – гидатофит; ценоморфы Ar – ариданты; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сильванты; St – степанты

Облик псаммофантов и петрантов в основном определяют мезоксерофиты. Роль мезоксерофитов и ксеромезофитов практически паритетная среди рудерантов. В целом, ксеромезофиты являются переходной группой в том смысле, что ни одна из ценоморф не демонстрирует преобладания именно этой гигроморфы в своем составе.

Закономерно, что преобладающей гигроморфой среди сильвантов являются мезофиты. Также главнейшую роль играют мезофиты и среди аридантов, пратантов и галофантов. Наиболее часто гигромезофиты встречаются среди палюдантов, однако преобладающими среди этой ценоморфы являются мезогигрофиты. Гигрофиты наиболее часто встречаются среди палюдантов. Плейстофиты и гидатофиты встречаются только среди аквантов.

Для всех ценоморф, за исключением псаммофантов, галофантов и кальце-петрантов, преобладающей трофоморфой являются мезотрофы (табл. 3). Для степантов, аридантов, рудерантов, сильвантов, пратантов и палюдантов второй по значимости группой являются мегатрофы. Для кальце-петрантов преобладающей группой являются кальцефильные мезотрофы, для псаммофантов – олиготрофы, для галофантов – алкалитрофы.

Таблица 3. Трофоморфическая структура ценоморф (в % от числа видов, входящих в соответствующую ценоморфу)

Ценоморфы	OgTr			OgMsTr	MsTr	MsTr			MgTr		AlkTr	Par
	OgTr	Alk	Ca			Alk	Ca	MgTr	Alk			
St	3.9	-	0.2	5.8	48.4	1.9	5.8	29.0	1.0	1.5	2.4	
Ar	4.1	-	0.5	5.9	66.2	0.5	0.9	20.1	0.5	-	1.4	
Ru	4.7	-	-	11.4	64.2	2.0	0.4	15.4	0.4	0.8	0.8	
Ptrc	11.4	1.0	3.8	2.9	31.4	-	33.3	16.2	-	-	-	
Sil	3.2	-	-	7.6	58.6	-	1.3	28.7	-	-	0.6	
Ptr	33.3	-	6.1	3.0	51.5	-	6.1	-	-	-	-	
Ps	60.6	4.4	0.6	13.9	13.9	-	1.1	3.9	-	-	1.7	
Pr	4.8	0.4	-	11.6	55.6	4.8	0.8	15.6	4.4	0.8	1.2	
Hal	3.8	5.6	-	0.6	4.4	21.9	0.6	1.9	10.6	50.6	-	
Pal	10.6	-	-	7.6	64.1	3.0	-	11.6	2.5	0.5	-	
Aq	-	-	-	-	83.9	4.8	-	1.6	-	9.7	-	

Условные обозначения: OgTr – олиготрофы, MsTr – мезотрофы, MgTr – мегатрофы, AlkTr – алкалитрофы, Par – паразиты, Ca – кальцефилы, Ar – ариданты; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сильванты; St – степанты

Ядро степантов составляют гемикриптофиты (табл. 4). Наибольшая доля фанерофитов и нанофанерофитов характерна для аридантов. Рудеранты в наибольшей степени представлены терофитами. Гемикриптофиты и

хамефиты формируют основу кальце-петрантов. Особенностью сивльвантов является то, что среди них представлена наибольшая доля геофитов. Паритет гемикриптофитов и геофитов является характерной черной петрантов. Структура жизненных форм псамофантов и пратантов очень подобная, однако для пратантов характерна большая доля геофитов. Специфику палюдантам придают гелофиты, а аквантам – гидрофиты.

Таблица 4. Жизненные формы ценоморф (в % от числа видов, входящих в соответствующую ценоморфу)

Ценоморфы	Ph	nPh	Ch	HKr	T	Криптофиты		
						G	Hel	Hd
St	-	7.8	3.9	61.3	12.7	14.4	-	-
Ar	13.7	12.8	0.9	37.4	22.4	12.8	-	-
Ru	2.4	1.2	-	24.8	66.9	4.7	-	-
Ptrc	1.0	1.0	18.1	63.8	9.5	6.7	-	-
Sil	9.0	7.1	4.5	51.3	9.0	19.2	-	-
Ptr	-	3.0	9.1	42.4	42.4	3.0	-	-
Ps	1.1	1.7	5.6	51.1	33.9	6.7	-	-
Pr	5.3	2.0	2.0	54.7	24.3	11.7	-	-
Hal	-	3.1	1.9	53.5	30.8	10.7	-	-
Pal	1.0	2.0	0.5	41.9	11.8	8.4	34.5	-
Aq	-	-	-	-	9.7	-	19.4	71.0

Условные обозначения: жизненные формы Раункиера Ph – фанерофиты; nPh – нанофанерофиты; Ch – хамефиты; HKr – гемикриптофиты; G – геофиты; T – терофиты; Hel – гелофиты; Hd – гидрофиты; ценоморфы Ar – ариданы; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сивльванты; St – степанты

Энтомофилы являются наиболее типичной экологической группой во флоре региона для всех ценоморф, за исключением аквантов (табл. 5). Доля энтомофилов среди ценоморф варьирует от 55,17 % (палюданты) до 88,57 % (кальце-петранты). У аквантов наибольшая часть видов представлена анемофилами (40,32 %), хотя гидрофилия также широко представлена среди этой ценоморфы (27,42 %). Доля автогамных растений наибольшая среди петрантов. Среди аридантов, кальце-петрантов, сивльвантов, псамофантов и аквантов автогамные растения не встречаются. Доля анемофильных видов высока как у аквантов, так и у палюдантов и пратантов. Наиболее типичными энтомофилами являются для степантов и кальце-петрантов. Гаметогидрофилия присуща папоротникам, которые наиболее типичны среди сивльвантов и петрантов. Таким образом, экологические особенности ценоморф проявляют себя также в преимущественных стратегиях опыления. Как видим, водные и околводные растения (галофанты, палюданты, акванты) характеризуются относительно более высокой долей анемофилов. В свою очередь степанты и ариданы отличаются более высокой долей в своем составе энтомофильных растений.

Таблица 5. Полленохорическая структура ценоморф (в % от числа видов, входящих в соответствующую ценоморфу)

Ценоморфы	Ah	Anph	Ent	Hdghp	Hdph
St	0.24%	12.65%	87.10%	0.00%	0.00%
Ar	0.00%	13.70%	84.93%	1.37%	0.00%
Ru	1.97%	28.74%	69.29%	0.00%	0.00%
Ptrc	0.00%	10.48%	88.57%	0.95%	0.00%
Sil	0.00%	14.10%	78.21%	7.69%	0.00%
Ptr	3.03%	21.21%	69.70%	6.06%	0.00%
Ps	0.00%	25.00%	74.44%	0.56%	0.00%
Pr	0.40%	17.81%	80.16%	0.40%	1.21%
Hal	0.63%	38.36%	60.38%	0.63%	0.00%
Pal	0.99%	39.90%	55.17%	0.99%	2.96%
Aq	0.00%	40.32%	30.65%	1.61%	27.42%

Условные обозначения: полленохоры Ah – автогамия (самоопыление), Anph – анемофилия (опыление ветром), Ent – энтомофилия (опыление насекомыми); Hdghp – гаметогидрофилия, Hdph – гидрофилия (опыление в воде); ценоморфы Ar – ариданы; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сивльванты; St – степанты

Среди диаспорохорической структуры наиболее типичными для всех ценоморф, за исключением аквантов, являются балисты (табл. 6). Для аквантов гидрохоры составляют основу этой ценоморфы. Среди сильвантов относительно часто встречаются автохоры. По доле анемохоров ценоморфы различаются слабо. Относительно меньше типичного уровня доля анемохоров среди аквантов, галофантов и петрантов. Напротив, относительно больше анемохоров среди сильвантов, аридантов и псамофантов. Балистов больше всего среди галофантов, а барохоров – среди петрантов. Ариданты и сильванты отличаются относительно большей долей в своей структуре зоохор.

Таблица 6. Диаспорохорическая структура ценоморф (в % от числа видов, входящих в соответствующую ценоморфу)

Ценоморфы	Ach	Anch	Bal	Bar	Зоохоры					Hdch	KrGch	Perv
					EndZ	EpZ	SynZ	Myrm	Vсero			
St	4.9	20.0	59.1	3.6	8.0	0.7	-	0.2	8.9	-	0.5	2.9
Ar	6.8	21.9	48.4	1.8	13.7	2.7	2.7	1.4	20.5	0.5	-	-
Ru	5.1	13.8	58.3	11.0	4.3	5.5	0.8	-	10.6	-	-	1.2
Ptrc	1.0	14.3	71.4	6.7	2.9	-	-	-	2.9	1.0	-	2.9
Sil	10.9	22.4	40.4	1.9	15.4	2.6	0.6	5.8	24.4	-	-	-
Ptr	-	12.1	54.5	24.2	3.0	-	-	-	3.0	-	3.0	3.0
Ps	2.8	21.7	61.1	8.3	0.6	2.8	-	-	3.4	0.6	0.6	1.7
Pr	6.9	19.4	63.2	4.5	2.8	1.2	-	1.2	5.2	0.8	-	-
Hal	3.8	10.7	71.7	4.4	0.6	1.3	-	-	1.9	1.3	-	6.3
Pal	3.0	15.8	57.6	3.4	0.5	2.5	-	-	3.0	17.2	-	-
Aq	-	4.8	4.8	-	-	-	-	-	-	90.3	-	-

Условные обозначения: Ach – автохоры (самоопыляющиеся), Anch – анемохоры, Bal – балисты, Bar – барохоры, EndZ – эндозоохоры; EpZ – эпизоохоры, SynZ – синзоохоры; Hdch – гидрохоры; KrGch – криптогеохоры; Myrm – мирмекохоры; Perv – первольвенты; ценоморфы Ar – ариданты; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сильванты; St – степанты

В результате проведенного дискриминантного анализа после нескольких итераций удалось с высокой степенью точности провести дискриминацию ценоморф на основе фитоиндикационных характеристик видов растений (табл. 7). В целом по выборке точность классификации составляет 97.5 %. С точностью 100.0 % могут быть классифицированы сильванты, палюданты и акванты. Хуже всего классификации подлежат рудеранты (91.1 %). Очевидно, что причиной низкого качества дискриминации является экологическая гетерогенность этой ценоморфы.

Таблица 7. Классификационная матрица по результатам дискриминантного анализа

	% правильной классификации	Sil	Pr	Ps	Pal	Ptr	Aq	St	Ru	Hal	Ptrc	Ar
Sil	100.0	158	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pr	96.8	-	242	2	-	-	-	1	1	-	2	2
Ps	94.4	-	-	170	-	-	-	-	1	-	3	6
Pal	100.0	-	-	-	198	-	-	-	-	-	-	-
Ptr	93.9	-	-	-	-	31	-	-	1	-	1	-
Aq	100.0	-	-	-	-	-	62	-	-	-	-	-
St	98.3	-	-	1	-	-	-	403	5	-	-	1
Ru	94.1	-	4	1	-	1	-	4	239	-	3	2
Hal	98.1	-	1	1	-	-	-	-	-	157	1	-
Ptrc	100.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	105	-
Ar	97.3	-	4	1	-	-	-	-	1	-	-	213
Всего	97.5	158	251	176	198	32	62	408	248	157	115	224

Условные обозначения: Ar – ариданты; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сильванты; St – степанты

Важным этапом дискриминантного анализа является оценка роли переменных-предикторов в разделении изучаемых дискретных классов. Такая оценка является основой для содержательной интерпретации природы ценоморф и для выяснения механизмов дифференциации флоры на качественно обособленные экологические группы. Наибольшей дискриминантной способностью обладает каноническая переменная 1. Эта переменная характеризуется наибольшей корреляцией с фитоиндикационными оценками освещенности, влажности и аэрации эдафотопы (табл. 8).

Таблица 8. Коэффициенты корреляции переменных с дискриминантными функциями

Переменные	CF 1	CF 2	CF 3	CF 4	CF 5	CF 6
Hdl	0.36	0.53	0.10	-0.07	-0.03	0.01
HdA	0.29	0.45	-0.04	0.03	0.27	0.13
fHi	-0.11	-0.01	-0.31	-0.03	0.28	-0.04
fHA	-0.15	0.00	-0.26	0.11	0.35	-0.21
Rcl	-0.07	-0.01	0.01	-0.51	0.04	0.18
RcA	-0.09	-0.03	-0.04	-0.44	0.03	-0.09
S1l	-0.12	0.01	-0.17	-0.74	0.25	0.00
S1A	-0.13	0.05	-0.17	-0.45	0.23	0.00
Cal	-0.12	-0.16	0.25	-0.36	-0.36	0.53
CaA	-0.13	-0.18	0.20	-0.23	-0.30	0.34
Ntl	0.11	0.09	0.19	0.07	0.42	0.20
NtA	0.11	0.08	0.22	0.02	0.47	0.23
Ael	0.30	0.58	0.20	-0.20	0.00	-0.08
AeA	0.26	0.53	0.10	-0.14	0.14	0.04
Tml	-0.12	-0.13	-0.05	-0.21	-0.20	-0.11
TmA	0.01	0.05	0.07	0.07	0.27	-0.02
Oml	0.04	-0.05	0.01	0.10	-0.25	0.15
OmA	0.11	0.11	0.05	0.29	0.33	0.20
KnI	-0.12	-0.10	-0.05	-0.23	-0.36	-0.17
KnA	-0.04	0.07	0.01	-0.04	0.09	-0.02
CrI	-0.06	-0.13	0.01	-0.08	-0.14	-0.05
CrA	0.06	0.08	0.07	0.13	0.36	0.01
Lcl	-0.48	0.12	-0.16	-0.23	-0.10	-0.23
LcA	-0.82	0.37	-0.08	0.07	-0.04	0.03
Light Regime	-0.43	0.10	-0.16	-0.21	-0.08	-0.18
Temperatures	-0.14	-0.04	-0.06	-0.19	0.09	-0.36
Continentality of Climate	-0.18	-0.07	0.00	-0.21	-0.11	-0.20
Humidity	0.41	0.70	0.10	0.04	0.13	0.17
Acidity	-0.02	-0.04	0.07	-0.24	-0.21	-0.05
Nutrients Availability	0.06	0.06	0.67	-0.03	0.54	0.03

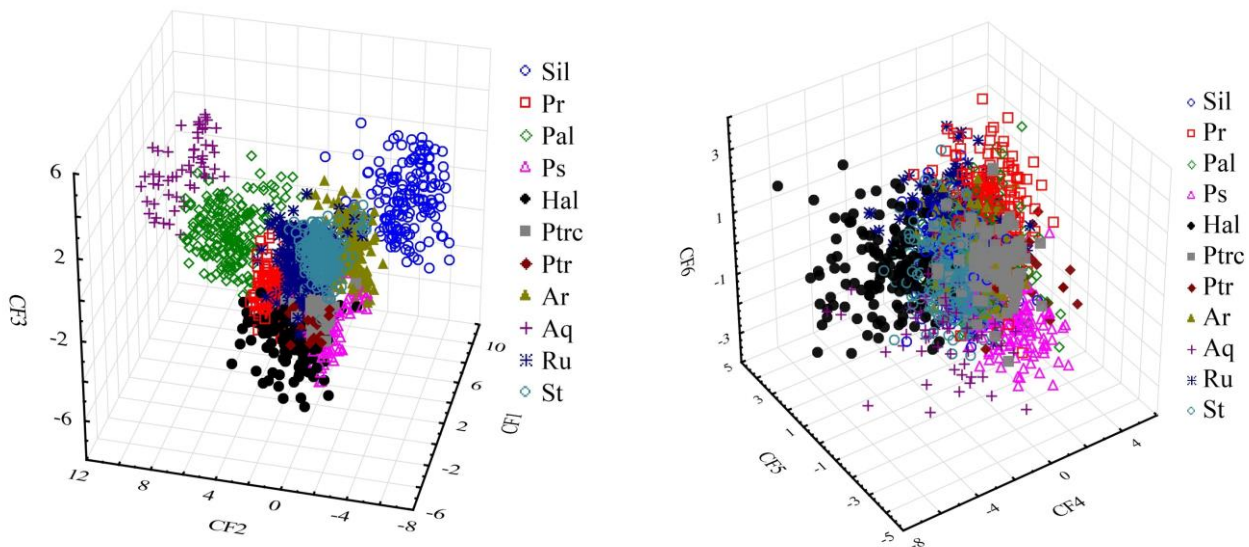
Данная переменная позволяет дифференцировать сивлантов от представителей прочих ценоморф (рис. 1). Переходной от сивлантов к блоку прочих ценоморф являются ариданы. Ариданы от сивлантов отличаются большей потребностью в освещенности и меньшей теневыносливостью, способностью переносить больший дефицит влажности и они более требовательны к воздушному режиму почвы.

Каноническая переменная 2 в наибольшей степени коррелирует с фитоиндикационными оценками влажности и аэрации эдафотопы. Крайнюю позицию по этой переменной занимают акванты, ближе к блоку прочих ценоморф находятся палюданты и пратанты. Данная каноническая переменная устанавливает градиент видов растений, адаптированных к жизни в гидроморфных условиях.

Каноническая переменная 3 дифференцирует виды растений по признаку их потребности в элементах минерального питания и приспособленности их к варьированию водного режима. Эта каноническая переменная совместно с канонической переменной 4, хорошо дифференцируют галофантов. Каноническая переменная 4 тесно коррелирует с фитоиндикационными характеристиками трофности и кислотности эдафотопы, а также содержания карбонатов. Относительно галофантов противоположное положение по канонической переменной 3



занимают степанты и рудеранты, а по переменной 4 – петранты и псаммофанты. Таким образом, специфика галофантов как ценоморфы состоит не только в приспособленности растений к жизни в условиях повышенного содержания растворимых солей, но их в адаптации к переменному водному режиму, большей карбонатности и щелочности почвенного раствора.



A B

Рис. 1. Размещение видов растений в соответствии с их ценоморфическими особенностями в пространстве дискриминантных функций. А – дискриминантные функции 1–3, В – дискриминантные функции 4–6

Условные обозначения: Ar – ариданты; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сильванты; St – степанты

Каноническая переменная 5 коррелирует с маркерами азотного питания и обратно коррелирует с показателями содержания карбонатов в почве. Эта переменная дифференцирует рудерантов в виду предпочтения ими более богатых азотом почв и кальце-петрантов, которые произрастают на бедных, но обогащенных карбонатами почвах.

Каноническая ось 6 позитивно коррелирует с содержанием в почве карбонатов и усвояемых форм азота и обратно коррелирует с фитоиндикационными оценками температурного режима. Эта ось противопоставляет псаммофантов с одной стороны и палюдантов и кальце-петрантов – с другой.

Размещение центроидов ценоморф в дискриминантном пространстве позволяет оценить «архитектуру» ценоморфической организации флоры (рис. 2). Сильванты и акванты – наиболее специфичные ценоморфы региональной флоры. Контакт с пулом ценоморф сильванты осуществляют через аридантов, а акванты – через палюдантов. Ариданты экологически близки кальце-петрантам, рудерантам и пратантам. Акванты, палюданты, пратанты и галофанты составляют целостный блок растений гидроморфных биогеоценозов. Центром ценоморф, которые охватывают автоморфные биогеоценозы являются представители зональной ценоморфы – степанты, к которым близки петранты, псаммофанты, кальце-петранты.

Таким образом, канонические переменные представляют собой линейные комбинации исходных переменных, которые характеризуются наибольшей дискриминантной способностью для разделения ценоморф на основе фитоиндикационных свойств растений. Линейные комбинации отражают то обстоятельство, что различия между ценоморфами являются результатом адаптации растений к экологическим факторам, которые имеют интегральную природу и только в некотором приближении могут быть интерпретированы в терминах первичных факторов, которые идентифицируются на основе фитоиндикационных оценок. Так, каноническая переменная 1 может рассматриваться как адаптации растений в градиенте условий освещенности, так как наибольшими коэффициентами корреляции с этой переменной характеризуются фитоиндикационные оценки светового режима. Однако прочие коэффициенты корреляции указывают на то, что экологическая специфика растений, обусловленная приспособлением растений к световому режиму, сопряжена также с приспособлением к режиму влажности, аэрации почвы, а также в меньшей степени – к солевому режиму и режиму переменности увлажнения. Аналогично сложная природа прочих дифференцирующих факторов может быть выявлена при анализе свойств прочих канонических переменных. Следует отметить, что учет взаимодействия первичных факторов позволяет получить модель с высокой степенью дискриминантных возможностей для различения ценоморф.

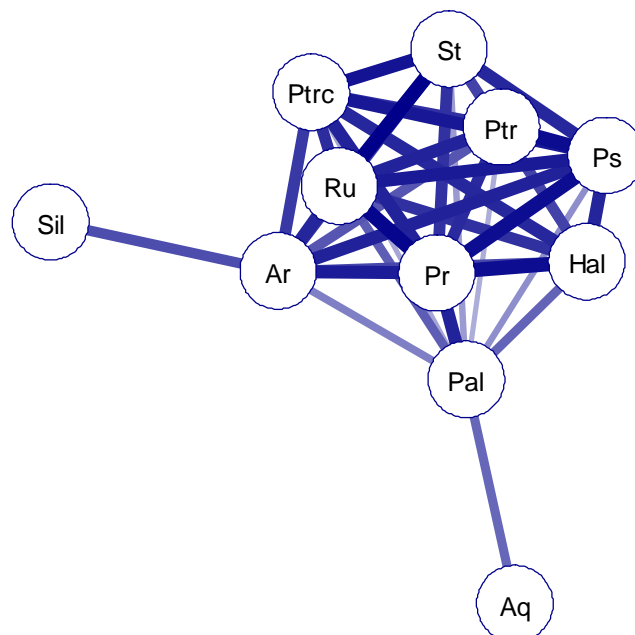


Рис. 2. Граф подобия между центроидами ценоморф в дискриминантном пространстве (подобие обратно дистанции Махаланобиса и нормировано к диапазону 0–1, где 1 – максимальное подобие; показаны подобия больше 0,5)

Однако более простая и наглядна картина может быть получена с помощью процедуры деревьев принятия решений, или классификационных деревьев (рис. 3).

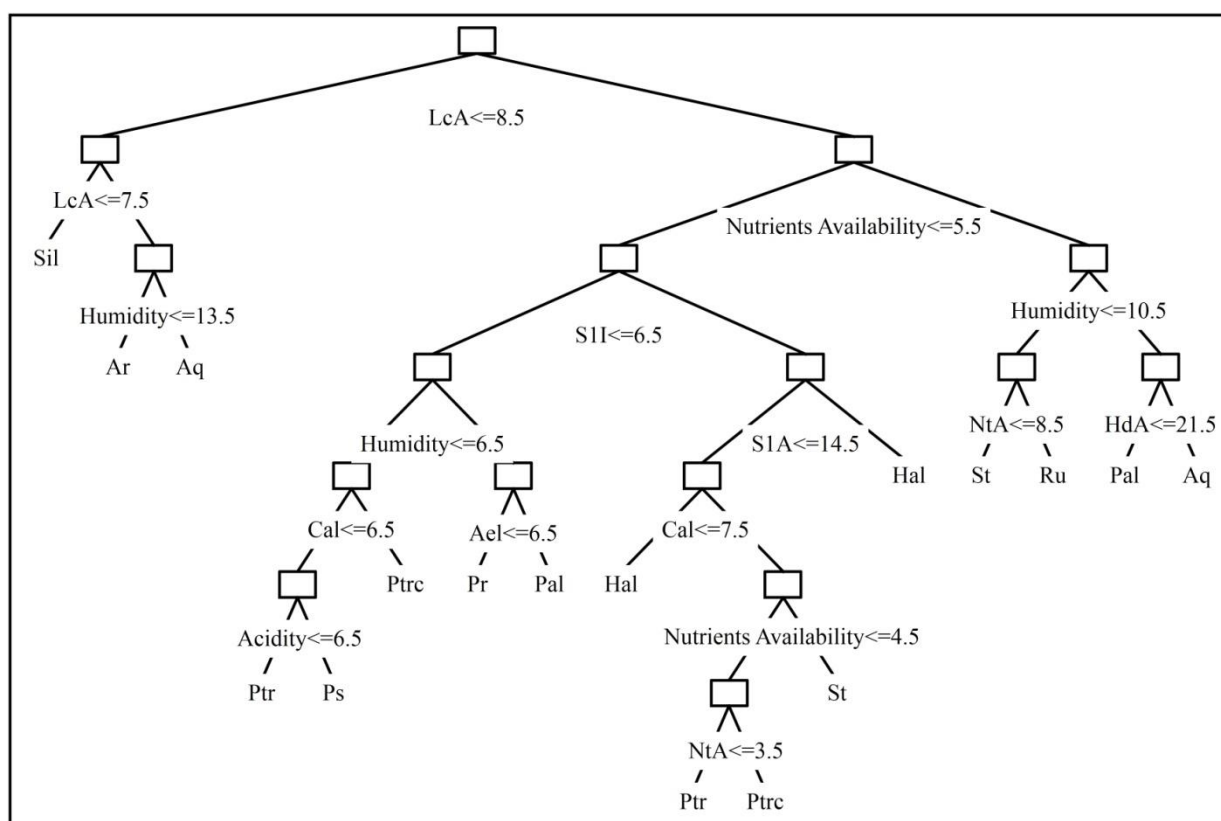


Рис. 3. Классификационное дерево диагностики ценоморф растений на основе фитоиндикационных шкал.

Условные обозначения: Ar – ариданты; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сильванты; St – степанты; Humidity – оптимальное значение режима влажности; Cal – нижняя граница карбонатности почв; LcA – верхняя граница режима освещения; Nutrients Availability – оптимальный режим трофности; S1I – нижняя и S1A – верхняя границы режима минерализации эдафотопы; HdA – верхняя граница режима увлажнения; Ael – нижняя граница режима аэрации; NtA – верхняя граница содержания азота в почве

Увеличивая число ветвей классификационного дерева можно получить сколько угодно высокую точность классификации, однако с таким удлинением уменьшается общность получаемого решения. Предложенный вариант классификационного дерева (рис. 1) позволяет получить несколько худшее качество классификации ценоморф (81.3 %), чем в случае дискриминантного анализа (97.5 %). Однако, интерпретация ценоморф на основе классификационного дерева может быть осуществлена на основе линейных комбинаций исходных факторов, а на основе градаций этих факторов непосредственно.

Таблица 1. Классификационная матрица по результатам применения классификационного дерева

	% правильной классификации	Sil	Pr	Ps	Pal	Ptr	Aq	St	Ru	Hal	Ptrc	Ar
Sil	100.0	158	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pr	73.8	-	163	22	3	1	-	-	23	-	4	5
Ps	83.3	-	3	125	-	3	-	2	12	-	5	-
Pal	77.1	-	34	-	165	-	10	-	5	-	-	-
Ptr	65.9	-	4	4	-	29	-	-	7	-	-	-
Aq	67.5	-	-	-	25	-	52	-	-	-	-	-
St	88.3	-	6	2	-	-	-	353	39	-	-	-
Ru	73.3	-	11	-	-	-	-	41	154	-	-	4
Hal	81.2	-	11	10	3	-	-	2	3	151	6	-
Ptrc	90.8	-	2	3	-	-	-	2	2	-	89	-
Ar	77.5	-	16	14	2	-	-	10	9	9	1	210
Всего	81.3	158	250	180	198	33	62	410	254	160	105	219

Условные обозначения: Ar – ариданты; Aq – акванты; Hal – галофанты; Pal – палюданты; Pr – пратанты; Ps – псаммофанты; Ptr – петранты; Ptrc – кальце-петранты; Ru – рудеранты; Sil – сильванты; St – степанты

Ключевым различием растений в пределах степной зоны Украины, которое можно назвать своего рода триггером, является их отношение к световому режиму. К разной степени теневыносливым видам могут быть отнесены сильванты, ариданты и акванты. От прочих ценоморф их отличает верхняя граница фитоиндикационного диапазона, которая не пересекает области, благоприятной для гелиофитов. Соответственно, наиболее теневыносливыми являются сильванты, а акванты дифференцируются на основе их предпочтения высоких уровней увлажнения. Следующим триггером является обеспеченность почвы усвояемыми формами азота. Наибольшей потребностью в почвенном азоте характеризуются рудеранты. Прочие нитрофильные виды отличаются по предпочтению режима влажности. Наиболее влаголюбивыми являются акванты, в меньшей степени – палюданты и наиболее засухоустойчивыми являются степанты.

Менее нитрофильные виды различаются по степени адаптации к минерализации почвенного раствора. В более минерализованных условиях обитают галофанты – наиболее резистентные к засолению почв виды растений. Также галофанты формируют группу растений, которые способны жить в условиях умеренной минерализации почвенного раствора, но с относительно малым содержанием карбонатов. Карбонатные почвы занимают степанты, кальце-петранты и петранты. Степанты отличаются большой потребностью в усвояемых формах азота, петранты – наименьшей, а промежуточное положение занимают кальце-петранты.

Адаптированными к менее минерализованным почвенным условиям являются псаммофиты, петранты, кальце-петранты, пратанты и палюданты. Более влажные станции предпочитают палюданты и пратанты. Различия между этими ценоморфами в условиях более бедных почв определяются приспособлениями к особенностям воздушного режима почв. Пратанты являются более требовательными к доступу воздуха в почвенную среду, чем палюданты.

Триггером кальце-петрантов является повышенное содержание в почве карбонатов. Петранты отличаются от псаммофантов большей ацидофильностью.

## Обсуждение

В результате дискриминантного анализа ценоморф растений юго-востока Украины (в пределах Днепропетровской и Запорожской областей) с применением фитоиндикационных шкал в качестве предикторов удалось получить решение, которое со средней точностью 97.5 % позволяет идентифицировать ценоморфы. Этот результат значительно выше, чем дифференцирующая способность моделей, полученных для растительности Тамбовской области – 62.1 % (Drogunova, Nazarenko, 2017), для сосудистых растений флоры Украины – 83 % (Nazarenko, 2016), для флоры степной зоны Южного Урала – (Nazarenko, 2016) и для флоры естественных широколиственных лесов северной степи Украины – 60 % (Nazarenko, Didur, 2012). Последующая итерационная процедура позволила получить лучшие результаты в указанных работах, однако содержание итераций подробно не обсуждается. На наш взгляд, более высокая дискриминирующая способность нашей модели обусловлена

следующим. 1) Итеративная процедура выбора превалирующей ценоморфы в случае дуальной экспертной оценки (либо в некоторых случаях – тройственной оценки). 2) Выделение дополнительной ценоморфы аридантов, которая не выделялась в указанных работах. 3) Отказ от ценоморфы культурантов и априорное распределение культурантов по другим ценоморфам. 4) Применение в качестве предикторов наряду с диапазоновыми шкалами шкалы, которая отражает оптимальные условия произрастания растений. Следует отметить, что формально такая шкала применялась и в указанных работах (Nazarenko, 2016), но она являлась арифметическим средним диапазоновыми шкал. Будучи математически зависимой (производной) переменной, такая шкала не несет дополнительной информации и является вырожденной. Кроме того, в силу ассиметричного характера отклика растений на действия экологических факторов средняя арифметическая диапазоновыми шкал является несостоятельной оценкой зоны оптимума вида (Zhukov et al., 2018). За основу оценок зоны оптимума мы взяли шкалу Элленберга и провели её рескейлинг в диапазон, задаваемый шкалами Дидуа. Полученные оценки не являются функцией диапазоновыми шкалы и поэтому выступают в качестве информационной ценных дополнительных переменных для проведения дискриминантного анализа.

Шенников (1941) устанавливает три критерия для выделения экоморф: морфологический, топографический и физиологический. Следует отметить, что градации фитоиндикационных факторов, так и экоморфы, установлены в результате экспертных оценок. Сопоставление различных систем фитоиндикационных шкал и экоморф можно рассматривать как способ их верификации.

Высокий уровень дискриминирующей способности модели, построенной на основе континуальных предикторов, свидетельствует о значительной специфичности видов растений в пределах отдельных ценоморф. Такой результат не противоречит предположению о дискретном характере ценоморф, что находится в соответствии с представлениями о биогеоценотической структуре в рамках структурализма. Таким образом, на основе свойств растений, наличие которых полностью описываются предпосылками теории континуализма, можно дать интерпретацию дискретных структур в рамках структурализма.

В градиенте условий среды выделяются экологические группы (Diduh, 2012) или экоморфы (Belgard, 1950). Эти группы являются однотипными, так как для их выделения используется одинаковое основание сравнения – влажность для гигроморф, трофность – для трофоморф и т.д. В некоторой степени границы между группами являются произвольными и определяются предпочтениями исследователя. Так, в системе Дидуа градаций влажности – 23, а в системе Раменского – 120. Границы традиционного и весьма грубого выделения ксерофилов, мезофилов и гигрофилов (как для растений и особенно – для животных в зоологических исследованиях) обусловлены ценотическими обстоятельствами: степные – ксерофилы, лесные – мезофилы, луговые – гигрофилы, болотные – ультрагигрофилы, так как нет других объективных критериев для определения границ между экологическими факторами в градиенте непрерывных экологических факторов.

На основе местоположения видов в градиенте экологических условий также могут быть выделены ценоморфы, но основание для сравнения будет различным для различных ценоморф. Анализ классификационных деревьев наочно демонстрирует эту особенность. Так, для выделения силвантов ключевым является режим освещенности, а для аквантов и палюдантов – режим влажности, для рудерантов – обеспеченность почвы доступными формами азота и т.д. Таким образом, ценоморфа занимает свою достаточно компактную область в экологическом пространстве, задаваемом экологическими режиме, но природа их существования выходит за рамки только лишь экзогенного детерминизма. Компактный характер ценоморф определяет их число и экологические свойства. В этом смысле ценоморфы уже не являются произвольными образованиями, какими есть гигроморфы, трофоморфы, гелиоморфы и т.д. Причину компактности и, соответственно, обособленности и отчасти – дискретности, можно видеть в коадаптации видов растений в пределах каждой ценоморфы, а также в трансформирующем влиянии растительной обстановки на окружение. Если за понятием биотоп оставить только лишь физическую среду биоценоза, а под экотопом понимать среду физическую и преобразованную сообществом, то можно рассматривать фитоиндикационные шкалы как маркеры биотопа, а ценоморфы – как маркеры экотопа. Степень средообразующего потенциала представителей различных ценоморф – разная, поэтому содержание понятий биотоп и экотоп в некоторых случаях может сближаться. В этой связи можно объяснить меньшую дискриминирующую способность модели для рудерантов как представителей ранних этапов сукцессий, когда трансформирующее среду влияние сообщество выражено ещё крайне слабо.

## References

- Apostolov, L. G. (1981). Pest entomofauna of the forest biocenosis of Central Dnieper. Kyiv: Vyshcha Shkola (in Russian).
- Baranovskiy, B. A. (2017). Differentiation of new coenomorph in context of the Belgard's ecomorph system development. Ecology and Noospherology, 28 (1-2), 28-35.
- Baranovskiy, B. O., Manyuk, V. V., Ivanko, I. A., Karmizova, L. O. (2017). Flora analysis of the national natural park "Orilskij". Dnipro: Lira, (in Ukrainian).
- Barsov, V.A. (2001). Assessment of the current state of the Papilionoidea butterflies of the Dnieper-Orilsky Reserve. Reserve business in Ukraine, 7 (1), 39-43.
- Belgard, A.L., (1950). Forest vegetation of South-East part of the USSR. Kiev: Kiev State University (in Russian).

- Chytrý M., Tichý L., Dřevojan P., Sádlo J. & Zelený D. (2018). Ellenberg-type indicator values for the Czech flora. *Preslia*, 90, 83–103
- 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, 389–408.
- Dahl, F. (1908). Grundsätze und grundbegriffe der biocoenotischen forschung. *Zoologischer Anzeiger*, 33, 349–353.
- Didukh, Ya.P. (2011). The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentre.
- Diekmann, M., (1995). Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests of the Boreonemoral zone in Sweden. *Ecography*, 18 (2), 178–189.
- Drogunova, M.S., Nazarenko, N.N. (2017). Coenomorphs of Tambov province flora and biotopes' phytoindication. Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences, 22 (5), 780-786. DOI: 10.20310/1810-0198-2017-22-5-780-786 (In Russian, Abstr. in Engl.).
- Ellenberg, H. (1974). Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. *Scripta geobotanica*. Göttingen, 9, 197.
- Ellenberg, H., (1979). Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. 2nd ed. *Scripta Geobotanica*, 9, Göttingen, 122.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Dull, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D. (1992). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18.
- Fedorov, L.V., Kupatadze, G.A., Kuranova, N.G., Viktorov, V.P. (2017). Classification of urban edafotops in connection with the study of sinantropy (for example, the town of Orekhovo-Zuevo). *Socio-environmental technology*, 1, 52–64 (in Russian).
- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166–172.
- Hutchinson, G. E. (1965). The niche: an abstractly inhabited hypervolume. The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven, Yale Univ. Press.
- 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, 241–248.
- Karatzoglou, A. (2004). Kernlab – An S4 Package for Kernel Methods in R / A. Karatzoglou, A. Smola, K. Hornik, A. Zeileis. *Journal of Statistical Software*, 11(9), 1–20. URL <http://www.jstatsoft.org/v11/i09/>
- Kunah, O. N., Prokopenko, E. V., Zhukov, A. V. (2014). Ecomorphic organisation of the ukraine steppe zone spider community. *Gruntoznavstvo*, 15(1–2), 101–119 (in Russian).
- Matveev, N.M. (2011). Professor A. L. Belgard's fundamentals of Forest Steppe science and their modern interpretation. Samara: Samara University.
- Matveyev, N. M. (2001). Quantitative estimates of ecomorphic composition of plantations in the steppe zone. The problems of the sustainability of forest ecosystems. Ulyanovsk: Ulyanovsk University Press, 118-122 (in Russian).
- Matveyev, N. M. (2003). The optimization of the Belgard plants ecomorphes system ecotop and biotop phytoindication. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology*, 2 (11), 105–113 (in Russian).
- 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. Athens, Georgia, USA: University of Georgia Press.
- Naveh, Z. & Lieberman A.S. (1994). *Landscape Ecology: Theory and application*, 2nd edn. Springer-Verlag. New York.
- Nazarenko, N.N. (2016). Coenomorphs as phytometers of biotopes. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology*. 24(1), 8–14. doi:10.15421/011602
- Nazarenko, N.N. (2016). Coenomorphs of south Ural steppe flora (basing on the example of Chelyabinsk region). Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences, 21 (5), 1889–1896. DOI: 10.20310/1810-0198-2016-21-5-1889-1896 (In Russian, Abstr. in Engl.).
- Nazarenko, N. N., Didur, O. A. (2012). Cenomorphes of the natural deciduous forests of the Northern steppes of Ukraine. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology*, 20 (1), 66–77 (in Russian).
- Newson, M. D. & Newson C. L. (2000). Geomorphology, ecology and river channel habitat: mesoscale approaches to basin- scale challenges. *Progress in Physical Geography*, 24, 195–217.
- Padmore, C. L. (1998). The role of physical biotopes in determining the conservation status and flow requirements of British rivers. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 1, 25–35.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramenskiy, L.G., Tsatsenkin, I.A., Chizhikov, O.N., Antipin, N.A. (1956). Ecological evaluation of the fodder lands by vegetation cover. Moscow. Sel'khozgiz (in Russian).
- Ramenskiy, L. G. (1938). Introduction to integrated soil-geobotanical study lands. Gosudarstvennoe izdatelstvo kolkhoz and sovkhoznaya literature "Selkhozgiz" (in Russian).
- Razumovsky, O.S. (2003). Adaptacionizm and behavioural science in the context of the problems of evolution and meaning of life activity. *Polignoziis*, 2 (22), (in Russian) <http://www.polygnozis.ru/default.asp?num=6&num2=132>
- Shennikov, A. P. (1941). *Meadow-Science*. Leningrad (in Russian).
- Sørensen, T. (1936). Some ecosystemical characteristics determined by Raunkiær'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)". Nordiska (19. skandinaviska) naturforskarmöteti Helsingfors den 11-15 Augusti 1936, 474-475.

Sukachev, V. N. (1942). The idea of the development in phytocenology. Soviet Botany, 1-3, 5-17 (in Russian).

Sukachev, V. N. (1965). Major contemporary issues of the biocenology. Biology Bulletin, 26 (3), 249-260 (in Russian).

Sukachov, V. N. (1964). The main concepts of the forest biogeocenology. Moscow. Nauka (in Russian).

Tansley, A.G. (1939). The British Isles and their vegetation. Cambridge University Press.

Tarasov, V.V., (2012). Dnipropetrovsk an Zaporozhie regions flora. Second ed. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Townsend, C. R., & Hildrew A. G. (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. Freshwater Biology, 31, 265-275.

Tsyganov, D.N. (1983). Phytoindication of ecological factors in the subzone of mixed coniferous-broad-leaved forests. Moscow: Nauka (in Russian).

Vysotsky, G. N. (1925). Cover science. Minsk, Leningrad: Main Botanical Garden (in Russian).

Zhirkov, I.A. (2017). Bio-Geography, general and specialty. Moscow: KMK Scientific Press (in Russian).

Zhukov O.V, Kunah O. M., Dubinina Y.Y., Novikova V. O. (2018). The role of edaphic, vegetational and spatial factors in the structuring of communities of soil animals in the forest in the flood plain of the Dnipro river. Folia Oecologica, 45, 8-23. doi: 10.2478/foecol-2018-0002

Zhukov, A.V, Zadorozhnaya, G.A. (2016). Ecomorphes of the sod-lithogenic soils on reddish-brown clays. Issues of steppe forestry and forest eclamation of soils, 45, 91-103.

Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Novikova, V.A., Ganzha, D.S. (2016). Phytoindication estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, 6 (3), 91-117 (in Russian). DOI: <http://dx.doi.org/10.15421/201676>

Zhukov, O. V., (2009). The ecomorphic analysis of the soil animals consortia. Dnipropetrovsk: Svidler press (in Ukrainian).

#### Citation:

Zhukov, A. V. (2018). Interpretation of the plants ceonomorphes from the South-East of Ukraine in terms of phyto-indicative scales. *Acta Biologica Sibirica*, 4 (2), 57-70.

**Submitted:** 05.09.2018. **Accepted:** 15.10.2018

**crossref** <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v3i3.2184>



© 2018 by the authors. Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).