

Робота, яка представлена на здобуття  
Державної премії України в галузі науки і техніки 2019 року

## РЕФЕРАТ

# ПРОСТОРОВА ЕКОЛОГІЯ ЯК ОСНОВА ВІДНОВЛЕННЯ БІОТИЧНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ЕКОСИСТЕМ

### Вступ

**Обґрунтування вибору теми дослідження.** У Законі України «Про пріоритетні напрями розвитку науки і техніки» серед фундаментальних наукових досліджень як найважливіших проблем розвитку науково-технічного, соціально-економічного, суспільно-політичного, людського потенціалу для забезпечення конкурентоспроможності України у світі, сталого розвитку суспільства та держави відмічені технології сталого використання, збереження та збагачення біоресурсів, покращення їх якості та безпечності, збереження біорізноманіття та технології раціонального використання ґрунтів, збереження їх родючості. Ґрунт як середовище існування живих організмів – складна багаторівнева ієрархічна система. Уведення простору до класичних законів екології змінює їх нетривіальним чином. У цьому полягає причина динамічного розвитку нового напрямку – просторової екології. Прикладним аспектом стала просторова агроекологія та рекультивация земель.

Формалізацією концепції екологічного простору стали уявлення Хатчинсона про екологічну нішу як місце виду у гіперпросторі. Екологічний аналіз О.Л. Бельгарда – методологічний підхід до визначення положення конкретної екосистеми в екологічному просторі. Маркери у цьому просторі – екоморфи О.Л. Бельграда та біоморфи М.П. Акімова.

Розв'язання складних проблем просторової екології обумовлене потребами практики – розроблення наукових основ охорони біологічного різноманіття, підтримання та відтворення родючості ґрунтів в умовах інтенсивного сільськогосподарського виробництва та глобальних змін клімату, рекультивация земель, створення сприятливих умов для життя людини та підтримання функціональності екосистем у межах урбанізованих територій. Ці та багато інших проблем мають чітко визначений просторовий контекст, тому розвиток просторової екології ґрунтових тварин являє важливу наукову та практичну проблему.

Усе зазначене констатує актуальність розроблення наукових принципів і методів просторової екології для вирішення питань охорони біорізноманіття, відновлення родючості ґрунтів і рекультивації земель.

**Мета і завдання дослідження.** Мета роботи – розробити принципи та методи просторової екології як наукової основи охорони біологічного та ландшафтного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів за умов інтенсивного сільськогосподарського виробництва, рекультивації земель.

**Для досягнення поставленої мети вирішені такі завдання:**

- на основі концепції екологічної ніші науково обґрунтовані методичні підходи для визначення особливостей просторового варіювання популяцій живих організмів на рівні біогеоценозу;
- розроблений науково-методичний інструментарій для оцінювання просторового варіювання точкових об'єктів на рівні біогеоценозу та на рівні ландшафту;
- обґрунтовано систему екогеографічних показників на основі даних дистанційного зондування Землі як маркерів екологічної ніші живих організмів на ландшафтному рівні;
- розроблено процедуру оцінювання положення видів живих організмів у екологічному просторі, який відповідає існуючими типологічними системами біогеоценотичного покриття України;
- обґрунтоване уявлення про екоморфи живих організмів як структурних компонентів екологічного гіперпростору;
- розроблені принципи та методи оцінювання просторової варіабельності угруповань живих організмів на різних масштабних рівнях в умовах урбанізованого середовища;
- розкриті значення екоморф живих організмів і ґрунтів у просторовій структурі біогеоценозу;
- на основі закономірностей просторового варіювання угруповань педобіонтів агроценозів обґрунтовані види-індикатори якості фізичного стану та негативних умов агроземів;
- розроблено підходи до оцінювання екологічного простору педобіонтів на основі фітоіндикації екологічних режимів.

**Об'єкт дослідження:** біота природних, сільськогосподарських, урбанізованих і техногенних екосистем України.

**Предмет вивчення** – принципи та методи просторової екології.

**Наукова новизна отриманих результатів.**

*Уперше:*

- встановлені просторові патерни живих організмів на рекультивованих землях, обумовлені закономірною варіабельністю екологічних режимів техноземів;

- розроблено алгоритм опису просторової варіабельності точкових об'єктів і перевірки гіпотез про характер причинно-наслідкових зв'язків, які її генерують;
- створено систему екогеографічних предикторів екологічної ніші живих організмів на ландшафтному рівні;
- показане співвідношення теорії екологічної ніші та теорії нейтральності для пояснення організації угруповань живих організмів;
- розроблено технологію оцінювання просторової варіабельності угруповань ґрунтової макрофауни в умовах урбанізованого середовища;
- обґрунтовано біоіндикатори якості та негативних властивостей агроземів;

*Удосконалено:*

- адаптивний алгоритм розміщення експериментальних полігонів у просторі;
- систему едафічних показників, придатних для описання просторового варіювання екологічної ніші ґрунтової макрофауни.

*Набули подальшого розвитку:*

- уявлення про екоморфічну структуру угруповань живих організмів та ґрунтів як маркеру екологічного простору;
- фітоіндикація екологічного простору тварин;
- концепція екологічної ніші Хатчинсона та способи її кількісного оцінювання та відображення в екологічному та географічному просторі;
- уявлення про масштабну ієрархію просторової структури популяцій та угруповань живих організмів.

**Практичне значення отриманих результатів.** Результати роботи є розвитком просторової екології як цілісного напрямку, вони застосовані для наукового обґрунтування заходів охорони біологічного різноманіття у природних заповідниках України. Принципи та методи, розроблені у роботі, лягли в основу моделювання просторового розміщення бур'янів та шкідників сільського господарства. Просторова екологія надає практичні інструменти для екологічного оцінювання техноземів та динаміки відновлення екосистемних функцій у процесі рекультивації земель, порушених гірськими розробками. У роботі розроблений і апробований адаптивний алгоритм розміщення експериментальних полігонів для вивчення просторового варіювання угруповань живих організмів. Цей методичний прийом має самостійне практичне значення та може бути використаний для оптимізації просторового розміщення ґрунтових розрізів, точок відбирання агрохімічних аналізів, геоботанічних описів тощо, у тому числі у практиці точного землеробства. Практичне значення має методика обліку просторового варіювання ґрунтових тварин у межах полігона по регулярній сітці.

За обсягами та результатами розробки наукових принципів і методів просторової екології для вирішення практичних питань науки та народного господарства представлена робота переважає світові аналоги.

### **Просторова екологія: принципи та методи**

Розвиток просторової екології у роботі базується на багаторічному моніторингу екосистем, що дозволив встановити стабільність і динаміку різних процесів, які визначають структуру, функції та стійкість екосистем, а саме функціональну роль зооценозу у формуванні механізмів стійкості та специфіки екосистем. Установлений взаємозв'язок структурних характеристик тваринного населення та деяких властивостей ґрунту. Вивчено значення показників біомаси ґрунтової мезофауни для індикації стійкості та оптимальності біологічного кругообігу в лісових біогеоценозах. Досліджено вплив хребетних тварин на властивості ґрунту та хід ґрунтоутворного процесу. Активність рийних ссавців виступає важливим фактором, який перетворює середовище в лісовому біогеоценозі. З'ясовано, що формування їх видового складу та чисельності залежить від сукупності факторів, що визначають типологічні особливості степового лісу. Вивчено взаємозв'язок активності хребетних тварин і структури населення ґрунтів. Так, діяльність сліпака значно поліпшує екологічні умови для заселення ділянок корисними групами безхребетних тварин.

Виявлено тенденції формування комплексів ґрунтових безхребетних на експериментальних ділянках лісової рекультивациі та зміни тваринного населення ґрунтів за інтенсивного антропогенного впливу. Вивчено можливість використання педобіонтів для індикації трансформованості екосистем. Багатовимірний факторний аналіз дозволяє виділити основні значимі групи характеристик тваринного населення для діагностики ґрунтів. До таких показників можна віднести сумарну чисельність, біомасу, кількість деяких трофоморф і топоморф, чисельність олігохет, молюсків, пластинчастовусих тощо. Встановлено вміст низки хімічних елементів в організмах ґрунтових тварин і роль педобіонтів у міграції цих речовин у біогеоценозі. Просторова та функціональна структура угруповань ґрунтових тварин – основа організації угруповань, яка має безпосередній зв'язок з їх стійкістю. Розроблено ГІС-підхід для оцінювання просторової варіабельності системи пориїв та впливу рийної активності сліпака (*Spalax microphthalmus* Guldenstadt, 1770) на ґрунти. Здійснено аналіз просторової структури популяцій наземних молюсків за допомогою фрактального підходу та із застосуванням геостатистики. Створено уявлення про фодересферу сліпаків як аналог дрилосфери дощових черв'яків. Розкрито ландшафтний аспект екологічної ніші сліпаків із застосуванням ENFA-аналізу та технологій аналізу даних дистанційного зондування Землі. Визначено закономірності просторового варіювання агрегатної структури та інших фізичних властивостей техноземів. \

Розроблені підходи для застосування фітоіндикаційних шкал як маркерів екологічного простору угруповань ґрунтових тварин. Розроблено адаптивну стратегію оцінювання просторової структури угруповань ґрунтових тварин урбанізованих територій на різних ієрархічних рівнях із застосуванням наземних досліджень і даних дистанційного зондування Землі.

Сформульовано концепцію просторової агроекології під час рекультивації земель. За допомогою технологій просторової екології здійснено фракціювання просторової варіації угруповань панцирних кліщів сільськогосподарського поля.

Розроблено концепцію екоморфічних матриць, які є системою екологічних ознак угруповань тварин та розкривають зв'язок тваринного населення ґрунту з провідними екологічними чинниками, генетичними особливостями ґрунтоутворного процесу, рослинним покривом, а також вказують на функціональну роль мезофауни.

Функціональні групи, виділені в екологічному просторі за допомогою RLQ-аналізу, демонструють регулярні патерни просторової мінливості. Локальні функціональні групи характеризуються екологічними характеристиками, які розкривають у термінах одних екоморф властивості інших, що займають вище ієрархічне положення. Функціональна класифікація тварин, у якій види характеризуються спільністю екологічних особливостей, представляє альтернативу індивідуальним моделям «вид – навколишнє середовище». Об'єднання видів за такими ознаками, як морфологія або поведінка, є одним із способів спростити вивчення різноманітних у видовому відношенні угруповань.

У концепції ОМІ-аналізу (Outlying Mean Index) екологічна ніша виду може бути представлена як композиція маргінальності, толерантності та залишкової толерантності. Характер розміщення особин у просторі – одна з найважливіших характеристик окремих популяцій і виду в цілому. Патерн просторової структури популяції можна розглядати в аспекті просторової гетерогенності та просторової структурованості. Дослідження на великомасштабному рівні дозволили встановити роль едафічних факторів у просторовому розміщенні тварин та зворотній вплив тварин на едафотоп. Просторові патерни угруповань виникають як результат дії факторів навколишнього середовища, або як результат біотичних взаємодій. Тому для адекватного розуміння екологічних угруповань важливо ідентифікувати просторові структури та співставити з процесами, які знаходяться в їх основі.

### **Різномасштабна структура біоти рекультоземів**

Просторова структура біоти рекультоземів добре описується у термінах властивостей едафотопу і фітозенозу у межах штучного ґрунтоподібного тіла – дерново-літогенних ґрунтів на червоно-бурих глинах.

Послідовне застосування технік аналізу GNSFA розкриває особливості організації екологічної ніші тварин у просторовому контексті. За результатами ENFA-підходу на прикладі *Vallonia pulchella* (Muller, 1774)

встановлено, що молюски віддають перевагу ділянкам із високим вмістом у ґрунті гумусу, з більшою максимальною гігроскопічною вологістю та усадкою, але меншою температурою верхнього шару ґрунту. Карта преференції місцеперебувань – результат перетворення дискретних точкових об'єктів у континуальну вірогідну змінну на основі відомостей про особливості екологічної ніші тварини.

Моделі точкових процесів, які описують просторову гетерогенність та міжточкові взаємодії добре описують чинники впливу на просторову організацію біоти. Так, твердість ґрунту впливає на активність сліпаків, а інтенсивність просторового розташування пориїв – результат цього впливу. Маргінальність ніші сліпаків за результатами аналізу ENFA пов'язана з рельєфом – пориї найчастіше можуть бути зустрінуті на крутих увігнутих схилах – і найбільшою мірою визначається індексом VRM (векторна міра пересіченості місцевості), фактором ерозії, ухилом поверхні, індексом ріллі (індекс глинистих мінералів) і вегетаційним індексом. У комплексі, ці показники чітко маркують еродовані елементи рельєфу із залишками природної степової рослинності. Геоморфологічні показники не визначають спеціалізацію ніші даної тварини. Ключові маркери осі спеціалізації – вегетаційні індекси.

Індекс переваги місцеперебувань – континуальна модель екологічного простору виду, одержана на основі точкових обліків, відомостей про просторове варіювання вірогідних екогеографічних змінних і моделі факторної структури екологічної ніші тварини. Показано, що екогеографічні змінні, одержані на основі даних дистанційного зондування поверхні Землі (рельєфні показники та характеристики рослинного покриву) придатні для ефективного опису просторового розподілу сліпаків.

### **Екосистемні сервіси хребетних тварин в умовах антропогенної трансформації природних комплексів**

Установлено загальні закономірності формування різноманіття та чисельності фауни на основі їх взаємодії з різними типами екосистем та їх біогеоценотичних чинників. Розроблено теорію структури фауністичних комплексів степових лісів. Надано оцінку ролі тварин у формуванні біомаси та вторинної продукції у різних типах степових лісів. Установлено роль тварин у трансформації біотичної енергії та їх енергетичному балансі. Показано роль тварин в утворенні консортивних і міжбіогеоценотичних зв'язків. Надано кількісну оцінку цих зв'язків. На прикладі окремих таксонів установлено новий вид консортивних зв'язків – трансбіотичний. Визначено участь хребетних тварин у формуванні первинної продукції автотрофів і утворенні механізмів її захисту від дії різних фітофагів. Розроблено класифікацію середовищевірної активності тварин у степових лісах. Охарактеризовано закономірності середовищевірної активності тварин у стабілізації лісорослинних умов і у ґрунотвірних процесах. Представлено кількісну оцінку впливу ссавців на становлення аерогідротермічного режиму

ґрунтів, фізичних та хімічних властивостей, інтенсифікацію біологічної активності. Показано роль середовищевірної активності тварин в утворенні системи гомеостазу ґрунтового покриву як захисного механізму, екологічного буфера проти техногенного забруднення. Виявлено механізми популяційної та фізіолого-біохімічної адаптації ссавців до забруднення та техногенної трансформації екосистем. Розроблено заходи щодо збереження різноманіття тварин в умовах степу та посиленого антропогенного тиску на хід природних процесів в екосистемах. Організовано низку природно-заповідних територій. Розроблено зооекологічні основи степового лісознавства та лісової рекультивації шахтних відвалів вугільної промисловості. Розроблено та впроваджено зооекологічну основу екологічної реабілітації відпрацьованих земель на марганцеворудних і залізорудних розробках. Створено вторинні екосистеми на трансформованих територіях, що реабілітуються: Криворізьких залізорудних і Орджонікідзевських марганцеворудних розробках, де організовано заказники. Уперше запропоновано методологію цілісного підходу до аналізу екологічної структури угруповань живих організмів та виявлення ієрархічної структури показників їх розмаїття та функціональних властивостей.

### **Просторова екологія та перевірка теорії нейтрального різноманіття**

У результаті багатовимірного шкалювання структури угруповань на прикладі павуків встановлено, що її можна охарактеризувати за допомогою вісьмох вимірів, одержаних на основі метрики Брея-Куртиса та після вісконсіанської попередньої трансформації даних. Ключові структуруючі фактори угруповань павуків – розбіжності середовища в розрізі степ-ліс, а також гіротоп і трофотоп едафотопу. Останнє сполучення визначає тип лісу за О.Л. Бельгардом, а у більш широкому сенсі – тип біогеоценозу.

Виділено трофоценоморфи і гігроморфи павуків. За допомогою регресійного аналізу за методом опорних векторів оцінено ймовірність належності кожного виду павуків до окремого ценотичного типу (степового, лісового, лучного, болотного). Екоморфічна ідентифікація виду несе інформацію про його ландшафтно-біогеоценотичні преференції в умовах даної ділянки географічного простору. Павуки як екологічно пластична та мобільна компонента біогеоценозу можуть бути використані як індикатор стану та режимів екосистем в умовах антропогенного навантаження.

Одержані дані свідчать про переважання ролі екологічних факторів у структуруванні угруповань. Нелінійний характер взаємозв'язку екологічних умов і розбіжності угруповань із погляду видів-сильвантів свідчить про гетерогенність механізмів формування комплексів лісових видів. Угруповання сильвантів складаються зі стенотопних і евритопних видів. Екологічна обстановка – істотний аспект, що визначає структуру угруповань павуків. Однак тільки одна теорія ніш не може пояснити закономірності мінливості їх структури. У низці випадків теорія нейтральності має перевагу для пояснення типів динаміки угруповань павуків.

## **Структура екологічних комплексів урбоземів на різних просторових рівнях**

В умовах міста формуються специфічні ґрунти – урбоземи, які відрізняються від зональних сукупністю морфологічних, фізико-хімічних і біологічних властивостей. В антропогенних ґрунтах у цілому зростає просторова гетерогенність. Характер впливу цього процесу на просторові патерни ґрунтової макрофауни міських ґрунтів не досліджений. Висока функціональна активність і різноманіття ґрунтової фауни стають важливим фактором стійкості цих екосистем. Для пізнання консортивного значення ґрунтової фауни може бути застосований екоморфічний підхід.

Угруповання ґрунтової макрофауни парку (на прикладі парку ім. Ю. Гагаріна (м. Дніпро)) представлено 97 видами. Переважна ценоморфа – пратанти (51,7 % загальної чисельності угруповання). Трохи поступаються сільвантти (25,3 %), значно менше степантів (14,4 %) і палюдантів (8,6 %). На ландшафтному рівні ценоморфічний вигляд тваринного населення ґрунту парку є лісо-лучним. Серед гігроморф в угрупованні переважають мезофіли (61,8 %). Серед трофоценоморф – мезотрофоценоморфи (75,1 %). Переважна топоморфа – власне-ґрунтові (ендогейні) мезопедобіонти, які становлять 59,0 % від сумарної чисельності угруповання. Сапрофаги переважають у трофічній структурі угруповання ґрунтової макрофауни (80,0 %). Серед форморф ґрунтової макрофауни переважають тварини, які активно прокладають ходи зі зміною товщини тіла – 75,0 %.

Процеси сільватизації, пов'язані з оптимізацією режиму зволоження та формуванням тіньової світлової структури лісового культурбіогеоценозу сприяють росту чисельності угруповання ґрунтової макрофауни на рівні досліджуваної точки. Видове багатство тісно позитивно пов'язане з чисельністю угруповання. Режим трофності едафотопу та частка пратантів у рослинному угрупованні пояснюють відхилення видового багатства від рівня, яке визначається чисельністю угруповання ґрунтової макрофауни.

Просторова структура угруповання ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу визначається варіабельністю властивостей ґрунту і може бути пояснена в термінах екоморф ґрунтових тварин. Вирішення питання щодо співвідношення між структуралізмом і континуалізмом в екології ми вбачаємо у тому, що в екологічному просторі екологічні явища мають дискретну природу та чіткі межі, а в географічному просторі екологічні явища мають континуальну природу та відсутність чітких границь.

### **Просторова структура біоти агроземів**

Виявлено високий рівень детермінованості структури угруповань безхребетних (на прикладі орибатид) едафічними факторами, що спричиняє індикаційну цінність цієї групи тварин. Виділено комплекс індикаторів позитивних агрономічних властивостей ґрунту та, що особливо важливо, негативних агрономічних властивостей (плужна підшва та несприятлива



агрегатна структура). Індикатори якості ґрунту (високий рівень агрегатної структури та низький рівень твердості в товщі 0–50 см) включають *Hypochothonius luteus*, *Ceratozetes minutissimus*, *Protoribates capucinus*, *Tectocephus velatus* (неспеціалізовані форми), *Oppiella nova* (мешканець дрібних ґрунтових шпар). Індикатори негативних умов, які виникли внаслідок порушення ґрунтової структури, що виражається у збільшенні її грудкуватості, – *Micropoppia minus* (глибокоґрунтова форма) та *Multioppia glabra* (мешканець дрібних ґрунтових шпар).

Доведено, що двовимірний варіант багатовимірного шкалювання достатній для точного відображення вихідного масиву даних про структуру угруповання орибатид як для метрики Гувера, так і Раупа-Кріка, тому що збільшення кількості вимірів вище зазначеного не спричиняє істотного приросту точності відображення.

Просторові PCNM-змінні здатні пояснити 21,4 % мінливості структури угруповання орибатид. У просторовій компоненті варіювання угруповання орибатид встановлені три масштабних рівні – широко-, середньо- та детальномасштабний. Найбільшою мірою детермінованими факторами середовища є патерни просторової мінливості на середньо- та широкомасштабному рівнях. Загальний невеликий рівень детермінації PCNM-змінних факторами середовища дозволяє припустити істотну роль нейтральних механізмів у формуванні просторової структури угруповання орибатид. Найбільша роль нейтральних факторів характерна для детальномасштабної просторової компоненти мінливості угруповання орибатид.

### **Біоіндикація властивостей довкілля у географічному та екологічному просторі**

Виявлення та картування ґрунтових умов за звичай потребує інтенсивної стратегії відбору ґрунтових зразків у комірках регулярної сітки є трудомісткою і витратною. Метод вибіркового збирання ґрунтових зразків на основі характеристик катен та екоморф тварин дозволяє отримати значущу інформацію набагато легше.


Неметричне багатовимірне шкалювання дозволяє в одному просторі відобразити як розташування видів, так і розташування сайтів. Кожний із сайтів також характеризується за допомогою фітоіндикаційних шкал. Їх значення може бути встановлене за допомогою багатовимірних методів, що відбивають тренди мінливості метаугруповання ґрунтової макрофауни. Індикація може бути виконана на основі множинного регресійного аналізу.

Для окремого виду за регресійними моделями можна одержати оцінки екологічного оптимуму. Континуальні за своєю природою індекси ключових екологічних факторів ґрунтових безхребетних можуть бути згруповані з виділенням екологічних груп – екоморф.


Робота надає теоретичне узагальнення та нове вирішення важливої наукової проблеми ролі географічного та екологічного простору в організації угруповань ґрунтових тварин, що виявляється в розробленні принципів і методів просторової екології ґрунтових тварин як наукової основи охорони біологічного та ландшафтного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів за умов інтенсивного сільськогосподарського виробництва, рекультивації земель.

**Публікації.** За матеріалами дослідження було опубліковано 16 монографій (1 закордонна) та 72 статті, що реферуються у наукометричних базах даних SCOPUS та Web of Science. Загальна кількість посилань на публікації авторів згідно бази даних SCOPUS складає 142, h-індекс = 12; Web of Science, h-індекс = 14, 147 посилань. Google Scholar – 3791 посилання, h-індекс = 84. За тематикою роботи захищено 4 докторські дисертації та 17 кандидатських дисертацій.


#### Автори




**ПАХОМОВ Олександр Євгенійович** – доктор біологічних наук, завідувач кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, професор




**БУЛАХОВ Валентин Леонтійович** – кандидат біологічних наук, професор кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, професор




**ПИСАРЕНКО Павло Вікторович** – доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри землеробства і агрохімії ім. В. І. Сазанова Полтавської державної аграрної академії, професор




**ЖУКОВ Олександр Вікторович** – доктор біологічних наук, професор кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, професор




**КУНАХ Ольга Миколаївна** – доктор біологічних наук, професор кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, доцент



**ГОЛОБОРОДЬКО Кирило Костянтинович** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, доцент



**ГАСО Віктор Якович** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, доцент



**БРИГАДИРЕНКО Віктор Васильович** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, доцент