

Міністерство освіти та науки України  
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара

КУНАХ ОЛЬГА МИКОЛАЇВНА

УДК 574.4

ПРОСТОРОВА ЕКОЛОГІЯ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН  
СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

03.00.16 – екологія

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня  
доктора біологічних наук

Дніпро 2018

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара Міністерства освіти та науки України

**Науковий консультант:** доктор біологічних наук, професор,  
**Пахомов Олександр Євгенович,**  
кафедра зоології та екології  
Дніпровського національного  
університету імені Олеся Гончара, завідувач

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор,  
**Мальцева Ірина Андріївна,**  
Мелітопольський державний педагогічний  
університет імені Богдана Хмельницького,  
перший проректор

доктор біологічних наук, професор,  
**Грицан Юрій Іванович,**  
Дніпровський державний аграрно-економічний  
університет, проректор з наукової роботи

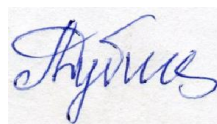
доктор біологічних наук, доцент,  
**Шабанов Дмитро Андрійович,**  
кафедра зоології та екології тварин  
Харківського національного університету  
імені В. Н. Каразіна, професор

Захист відбудеться «27» червня 2018 р. о 10 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 08.051.04 для захисту дисертацій на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук у Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара за адресою: 49010, м. Дніпро, пр. Гагаріна, 72, корпус 17, біолого-екологічний факультет, ауд. 711.

З дисертацією можна ознайомитись у науковій бібліотеці Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара за адресою 49010, м. Дніпро, вул. Казакова, 8.

Автореферат розісланий «25» травня 2018 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
кандидат біологічних наук, доцент



А.О. Дубина

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми дослідження.** Ґрунт як середовище існування живих організмів є складно організованою у просторі ієрархічною системою (Гиляров, 1949; Фридланд, 1972). Ґрунтові тварини представляють суттєву складову біологічного різноманіття наземних біогеоценозів. Велике таксономічне та екологічне різноманіття педобіонтів визначає їх вагому функціональну роль в ґрунтотвірних процесах, механізмах підтримки продуктивності природних екосистем та урожайності агроекосистем. Уведення простору в класичні закони екології змінює їх не тривіальним чином (Жирков, 2010). У цьому полягає причина динамічного розвитку нового напрямку – просторової екології, важливим етапом становлення якої стала монографія А. Д. Покаржевського та співавт. «Просторова екологія ґрунтових тварин» (2007). Уявлення Хатчинсона про екологічну нішу як місце виду у гіперпросторі надали формалізації концепції екологічного простору (Hutchinson, 1957). Екологічний аналіз О. Л. Бельгарда (1950) став методологічною основою для визначення положення конкретної екосистеми в екологічному просторі, маркерами у якому виступають екоморфи О. Л. Бельграда (1950, 1971) або біоморфи М. П. Акімова (1947).

У Законі України «Про пріоритетні напрями розвитку науки і техніки» серед фундаментальних наукових досліджень у якості найбільш важливих проблем розвитку науково-технічного, соціально-економічного, суспільно-політичного, людського потенціалу для забезпечення конкурентоспроможності України у світі та сталого розвитку суспільства і держави відмічені технології сталого використання, збереження і збагачення біоресурсів та покращення їх якості і безпечності, збереження біорізноманіття та технології раціонального використання ґрунтів і збереження їх родючості.

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

Усе вище зазначене дозволяє констатувати актуальність розробки наукових принципів та методів просторової екології ґрунтових тварин для вирішення питань охорони біологічного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів, рекультивації земель в умовах степового Придніпров'я.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами й темами.** Дисертаційна робота виконана в 2007–2017 рр. у рамках наукової програми кафедри зоології та екології у складі Комплексної експедиції з вивчення степових лісів Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара як частина державних науково-дослідних тем: «Зооценоз, як компонент екосистемних процесів саморегуляції в умовах трансформації довкілля», № 0106U000818; «Струк-

турно-функціональна організація зооценотичного блоку екосистем Степового Придніпров'я», № 0109U000138; «Середовищевірна роль тварин у природних і трансформованих екосистемах в умовах напруженого техногенного тиску на довкілля», № 0112U000190; «Стан та функціональна роль зооценозу у природних та антропогенно трансформованих біогеоценозах степової зони України», № 0113U000013; «Визначення статусу та розробка стратегії охорони глобально рідкісних видів тварин водних та навколоводних екосистем в Україні», № 0115U002382; «Екологічні основи зоопертинентного впливу тварин на процеси оптимізації природних і порушених екосистем в умовах сучасного природокористування», № 0117U001207.

**Мета і завдання дослідження.** Метою роботи є розробити принципи та методи просторової екології ґрунтових тварин як наукової основи охорони біологічного та ландшафтного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів за умов інтенсивного сільськогосподарського виробництва, рекультивації земель в умовах степового Придніпров'я.

Для досягнення поставленої мети необхідно вирішити наступні завдання:

- на основі концепції екологічної ніші науково обґрунтувати методичні підходи для визначення особливостей просторового варіювання популяцій окремих видів ґрунтових тварин на рівні біогеоценозу;
- розробити науково-методичний інструментарій для оцінки просторового варіювання точкових об'єктів на рівні біогеоценозу та на рівні ландшафту;
- обґрунтувати систему екогеографічних показників на основі даних дистанційного зондування Землі у якості маркерів екологічної ніші тварин на ландшафтному рівні;
- розробити процедуру оцінки положення видів ґрунтових тварин у екологічному просторі, який відповідає існуючим типологічним системам біогеоценотичного покриву степової зони України;
- обґрунтувати уявлення про екоморфи ґрунтових тварин як структурні компоненти екологічного гіперпростору та фігуранти організації угруповань тварин у географічній проекції;
- розробити принципи та методи оцінки просторової варіабельності угруповань тварин на різних масштабних рівнях в умовах урбанізованого середовища;
- розкрити значення екоморф у просторовій організації ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу;
- на основі закономірностей просторового варіювання угруповань орибатид в межах агроценозу обґрунтувати види-індикатори якості фізичного стану та негативних умов агроземів;
- встановити закономірності варіювання угруповань орибатид на різних просторових рівнях;
- розробити підходи до оцінки екологічного простору педобіонтів на основі фітоіндикації екологічних режимів.

**Об'єкт дослідження.** Ґрунтові тварини природних, сільськогосподарських, урбанізованих та техногенних екосистем степового Придніпров'я.

*Предмет вивчення.* Принципи та методи просторової екології ґрунтових тварин.

**Методи дослідження.** Для визначення місць розміщення експериментальних полігонів на основі алгоритму SRSS розроблена адаптивна стратегія відбору проб; для оцінки просторової варіабельності ґрунтової макрофауни у межах експериментального полігона ґрунтово-зоологічні проби розміром  $0,25 \times 0,25$  м розміщалися по регулярній сітці  $7 \times 15$  з інтервалом 2 м (або 3 м) між сусідніми пробами; для вимірювання твердості ґрунту застосовувався пенетрометр Eijkelkamp, для вимірювання електропровідності ґрунту – прилад HI 76305, температури ґрунту – цифровий термометр WT-1. Потужність підстилки вимірювалася лінійкою, висота травостою – мірною рулеткою. Характеристика екоморф ґрунтових тварин наведена за О. В. Жуковим (2009), герпетобіонтних жорсткокрилих – за О. М. Сумароковим (2009). Статистичні розрахунки проведені за допомогою програми Statistica 7.0 і програмної оболонки Project R "R: A Language and Environment for Statistical Computing" (<http://www.R-project.org/>), геостатистичні розрахунки проведені за допомогою програми Surfer 11.0, ГІС-база даних підготовлена за допомогою ESRI ArcMap 10.0. Характеристика екоморф рослин наведена за О. Л. Бельгардом (1950) і В. В. Тарасовим (2005, 2012), фітоіндикаційна характеристика екоморф рослин – за М. М. Матвєєвим (2001, 2003, 2011). Для виконання модель-основаного підходу для визначення місць розташування точок відбору проб використовувалося спеціалізоване програмне забезпечення ESAP (<http://www.ars.usda.gov/services/software/>). Координати місць відбору проб вимірювали за допомогою GPS-навігатора Magellan 315. Таксономія та номенклатура ґрунтових безхребетних наведена за базою даних *Fauna Europea* (de Jong, Y.S.D.M. (ed.) (2013). Усього було відібрано 6100 ґрунтово-зоологічних проб, у яких було виявлено 71038 екземплярів ґрунтових тварин, які належали 380 видам або формам видового рівня. Було зроблено 954 обліки пастками Барбера, у яких зібрано 148533 екземпляри тварин.

Видове визначення дощових черв'яків проведене за Т. С. Перель (1978), Т. С. Всеволодовою-Перель (1997), О. М. Кунах і співавт. (2010). Енхитреїди та павуки при ґрунтово-зоологічних зборах визначені до рівня родини. Косарики визначені кандидатом біологічних наук О. В. Прокопенко за Б. П. Чевризівим (1979). Літобіоморфні багатоніжки визначені за Н. Т. Залесьською (1978), сколопендроморфні – за Н. Т. Залесьською і А. А. Шилейко (1991), геофіломорфні – за Л. Бонато й співавт. (Bonato et al., 2005), двопарноногі багатоніжки – за М. Г. Чорним та С. І. Головачем (1993). Герпетобіонтні жуки визначені доктором біологічних наук О. М. Сумароковим. Личинки комах визначені за С. І. Медведєвим (1952), Определителем ... (1964), В. Г. Доліним (1978), Р. В. Андрєєвою (1990), О. Н. Кабаковим (2006), М. Г. Кривошеїною (2012). Мокриці визначені за К. Шмольцером (Schmolzer, 1965), наземні молюски – за І. М. Лихаревим, Е. С. Раммельмейером (1952) і Н. В. Гураль-Сверловою і Р. І. Гураль (2012).

### **Наукова новизна отриманих результатів.**

#### *Уперше:*

- встановлені просторові паттерни мікромолюсків у рекультивованих землях, які обумовлені закономірною варіабельністю екологічних режимів техноземів;
- розроблений алгоритм описання просторової варіабельності точкових об'єктів та перевірки гіпотез про характер причинно-наслідкових зв'язків, які її генерують;
- створено систему екогеографічних предикторів екологічної ніші тварин на ландшафтному рівні;
- показане співвідношення теорії екологічної ніші та теорії нейтральності для пояснення організації угруповань герпетобіонтних павуків;
- розроблена технологія оцінки просторової варіабельності угруповань ґрунтової макрофауни в умовах урбанізованого середовища;
- обґрунтовані індикатори якості та негативних властивостей агроземів серед орибатид;

#### *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 ґрунтових тварин як маркеру екологічного простору;
- фітоіндикація екологічного простору тварин;
- концепція екологічної ніші Хатчинсона і способи її кількісної оцінки та відображення в екологічному та географічному просторі;
- уявлення про масштабну ієрархію просторової організації популяцій та угруповань ґрунтових тварин.

**Практичне значення отриманих результатів.** Результати роботи є розвитком просторової екології як цілісного напрямку та застосовані для наукового обґрунтування заходів охорони біологічного різноманіття у природному заповіднику «Дніпровсько-Орільський». Принципи та методи, розроблені у дисертації, лягли в основу моделювання просторового розміщення бур'янів та шкідників сільськогосподарства. Просторова екологія ґрунтових тварин надає практичні інструменти для екологічної оцінки 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 ґрунтових безхребетних. Цей методичний прийом має самостійне практичне значення та може бути використаний для оптимізації просторового розміщення ґрунтових розрізів, точок відбору агрохімічних аналізів, геоботанічних описів. Практичне значення має методика обліку просторового варіювання ґрунтових тварин у межах полігона по регулярній сітці. Основні теоретичні положення й матеріали дисертації застосовуються при викладанні дисциплін «Екологія», «Зоологія безхребетних», «Навчальна практика по зоології», «Системний аналіз в екології», «Методи

модельовання екологічних систем», «Біоіндикація» у Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара.

**Особистий внесок здобувача.** Автор дисертації безпосередньо планував дослідження, провів аналіз сучасної наукової літератури, приймав участь у зборі польових експериментальних матеріалів, лабораторному їх опрацюванні, особисто складав схеми, виконав аналіз та обробку отриманих наукових результатів, приймав участь в апробації результатів та підготовці матеріалів до друку в наукових виданнях. Концептуальні рішення та обґрунтування нового напрямку досліджень, які знайшли своє відображення у висновках, науковій новизні та практичних рекомендаціях, є науковим результатом автора дисертації.

**Апробація результатів дисертації.** Основні положення дисертаційної роботи та результати досліджень доповідались і обговорювалися на щорічних засіданнях кафедри зоології та екології; на науково-практичних конференціях професорсько-викладацького складу Дніпропетровського (Дніпровського) національного університету імені Олеся Гончара (Дніпропетровськ, 2007–2016 рр., Дніпро, 2017 р.); на III міжнародній конференції «Biodiversity. Ecology. Adaptation», м. Одеса, 2007; на IV, V, VI, VII, VIII, IX Міжнародних наукових конференціях «Zoocenosis. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems», Дніпропетровськ, 2007, 2009, 2011, 2013, 2015; Дніпро, 2017; на міжнародній конференції «Сучасні проблеми біології, екології та хімії», Запоріжжя, 2007; на міжнародній конференції «Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття», Львів, 2008; на VII міжнародній конференції «Проблеми екології та екологічної освіти», Кривий Ріг, 2008; на міжнародному симпозіумі «Екологічні проблеми горно-металургійних регіонів. Прогресивні інформаційні та технологічні рішення», Дніпродзержинськ, 2010; на міжнародній науково-практичній конференції «Сучасний стан та проблеми розвитку сільськогосподарських меліорацій», Дніпропетровськ, 2010; на IV міжнародній конференції «Відновлення порушених природних екосистем», Донецьк, 2011; на IV міжнародній конференції «Регіональні екологічні проблеми», Одеса, 2011; на міжнародній науково-практичній конференції «Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект», Дніпропетровськ, 2012; на XVII всеросійській нараді «Проблеми ґрунтової зоології», Сиктивкар, 2014; на міжнародній науково-практичній конференції «Актуальні питання медицини і біології», Полтава, 2017.

**Публікації.** Основні матеріали дисертаційної роботи опубліковані у 85 наукових працях, із них 3 – монографії, 12 – у виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз *Web of Science* або *Scopus*, 42 – що входять до переліку фахових, 23 – тези та доповіді на наукових конференціях, 5 – навчальні посібники.

**Структура та обсяг роботи.** Дисертаційна робота викладена на 584 сторінках комп'ютерного тексту й складається зі вступу, 7 розділів, висновків та рекомендацій виробництву, списку використаних джерел і додатків. Вона містить 50 таблиць і 115 рисунків. Список літературних посилань містить 754 джерела, 271 з яких – англійською мовою.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

**ПРОСТОРОВА ЕКОЛОГІЯ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН (Аналітичний огляд)** – наведено нарис розвитку ґрунтово-зоологічних досліджень в Дніпровському національному університеті імені Олеся Гончара. Розкрита роль екоморф як маркерів екологічного простору. Показані підходи до інтеграції екоморфічного підходу в ординаційні техніки. Критично розглянуто статистики та геостатистики точкових просторових об'єктів та їх застосування в екології. Розглянуто просторовий аспект перевірки теорії нейтрального різноманіття. Визначені проблемні області застосування факторного аналізу екологічної ніші та побудовані карти переваги місцеперебувань для ґрунтових тварин. Показані методичні проблеми дослідження просторового розподілу ґрунтових тварин в антропогенних ґрунтах. Розглянуто катенний підхід дослідження екосистемного різноманіття, його переваги та недоліки. Аналітичний огляд сучасної наукової літератури дозволив нам обґрунтувати актуальність, мету та завдання дисертаційної роботи.

**МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ** – обговорюються методи дослідження просторового розподілу мікромолюска *Vallonia pulchella* (Müller, 1774), які проведені на науково-дослідному стаціонарі Дніпровського аграрно-економічного університету в м. Покров. Відбір проб зроблений на варіанті техноземів, сформованих на червоно-бурих глинах (географічні координати південно-західного кута полігона – 47°38'55.24"С. Ш., 34°08'33.30"В. Д.). Полігон, у межах якого здійснено відбір проб, складається з 7 трансект по 15 проб у кожній. Точки відбору проб формують регулярну сітку з розміром чарунки 3 м. Загальний обсяг вибірки склав 105 проб. Опис рослинного покриву проводили в межах квадратів з бічною стороною 3 м. Матеріал збирали в червні 2012 р. В кожній пробі відібрано по 10 зразків ґрунту вагою по 10 гр., у яких препарувальною голкою здійснено розбір ґрунтових часточок, серед яких відібрані мікромолюски. Загальна вага зразків ґрунту склала 10,5 кг. Твердість ґрунтів вимірювали у польових умовах за допомогою ручного пенетрометра Eijkelkamp на глибину до 50 см з інтервалом 5 см. Визначення агрегатного складу здійснено за допомогою сухого просівання. Для вимірювання електропровідності ґрунту *in situ* застосовували прилад HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Уміст гумусу визначений за методом В. І. Тюрина. Усадку ґрунту при висиханні вимірювали за А. Ф. Вадюніною та З. А. Корчагіною. Фізіономічні характеристики рослинного покриву встановлені за результатами дешифрування цифрових знімків поверхні експериментальної ділянки, зроблених з висоти 1,5 м. Були виділені такі фізіономічні типи: 1 – злакові; 2 – жабриця рівнинна; 3 – латук татарський; 4 – бобові (люцерна посівна); 5 – сухостій; 6 – відкритий ґрунт. Статистичні розрахунки проведені за допомогою програми Statistica 7.0 і оболонки для статистичних обчислень R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)) зі застосуванням бібліотек *adehabitat* і *vegan*, картографування, оцінка геостатистичних показників і створення *asc*-файлів – з використанням програм Surfer 8.0 і ArcGIS 10.0. Коефіцієнт просторової кореляції I-Морана був обчислений за допомогою програми Geoda 1.6.6. Оцінювання середнього значення й довірчих інтервалів за допомогою бутстреп-підходу виконано засобами пакета bootES.



**Методи вивчення точкових об'єктів.** Експериментальний полігон був закладений на ділянці степової цілини на схилі східної експозиції балки поблизу с. Любимівка (Дніпропетровська область, Україна, 48°21'30.26"С. Ш., 35°11'53.78"В. Д.). Полігон являє собою сукупність із 180 дотичних комірок розміром 1,5×1,5 м. Комірки становлять 9 трансект по 20 комірок у кожній. Полігон мав форму прямокутника зі сторонами 30 і 13,5 м. Для описання розподілу точкових об'єктів застосовувалися гетерогенні моделі Пуасона. При такому розподілі інтенсивність є лінійною функцією коваріат. Інтенсивність точкового процесу оцінена як щільність порийів сліпака на одиницю площі. Однорідний пуасонівський процес із одиничною інтенсивністю має щільність імовірності, яка дорівнює 1. Процес площа-взаємодія, або процес Відома-Роулінсона, характеризує взаємодію високого порядку між точками та має щільність імовірності:

$$f(x) = \alpha \beta^{n(x)} \gamma^{-A(x)}$$

де  $\alpha$  – константа, що нормалізує,  $\beta > 0$  – параметр інтенсивності,  $\gamma > 0$  – параметр взаємодії,  $A(x)$  позначає площу диска з радіусом  $r$  із центром, розміщеним в кожній точці  $x_i$ . У якості просторових коваріат розглядалися дані по електричній провідності та твердості ґрунту. Статистичний аналіз був проведений за допомогою програми R 2.12.1 з використанням функцій бібліотеки Spatstat 1.4.3.

**Методи дослідження фодересфери сліпаків.** Експериментальний полігон був закладений на ділянці степової цілини на схилі байраку Яців Яр північної експозиції (48°19'31.60"С. Ш., 35°11'39.15"В. Д.). Полігон являє собою сукупність із 100 дотичних комірок розміром 1×1 м. Комірки становлять 10 трансект по 10 комірок у кожній. Таким чином, полігон має форму квадрата зі стороною 10 м, сторони квадрата орієнтовані по напрямках схід-захід і північ-південь. По кутах комірок були зроблені вимірювання ґрунтових властивостей і відібрані проби для агрохімічного аналізу. Вимірювання та відбір проб були виконані в 121 точці. Оцінка целюлозолітичної активності ґрунту була проведена за допомогою аплікаційного методу. Трофічну активність ґрунтових тварин визначали за допомогою методу приманних пластинок (*bait-lamina test*).

**Екогеографічні предиктори екологічної ніші, отримані на основі даних дистанційного зондування Землі.** Розвиток багатоканальної космічної зйомки та технологій побудови тривимірних моделей рельєфу створюють нові можливості для дослідження зв'язків видів з умовами середовища та оцінки якості місцеперебувань. У нашій роботі використані матеріали з набору інструментів *Operational Land Imager* (OLI), установленого на супутнику Landsat 8 (Geological Survey (U.S.), and EROS Data Center. 1900. EarthExplorer. [Reston, Va.]: U.S. Dept. of the Interior, U.S. Geological Survey. <http://purl.access.gpo.gov/GPO/LPS82497>). Знімки земної поверхні проведені в рік обліку порийів тварин – 27 квітня та 20 липня 2013 р. Поряд із прямими значеннями каналів Landsat для описання властивостей середовища нами використовувались і їх співвідношення (індекси).

**Екогеографічні предиктори екологічної ніші, отримані на основі цифрової моделі рельєфу.** Для побудови цифрової моделі рельєфу використана інформація з Радарної топографічної місії Шаттлів (*Shuttle Radar Topography Mission* – SRTM) з піксельною роздільною здатністю 30 м. Була проведена інтерполяція

цифрової моделі за допомогою кригінгу. Після цієї операції не змінюється рівень деталізації вихідної моделі, але отримується поверхня, де має місце когеренція кутових властивостей (тобто ухилу й аспекту) між сусідніми пікселями, що дуже важливо для кількісного аналізу земної поверхні. На основі цифрової моделі рельєфу поряд з висотою над рівнем моря були оцінені такі показники, як ухил і кривизна поверхні землі, а також топографічний індекс вологості та деякі інші.

**Методи оцінки екоморф герпетобіонтних павуків.** База даних, що лягла в основу процедури виділення екоморф павуків, представлена 510 описами угруповань павуків (включаючи різні дати відбору проб у межах даної точки відбору) і 324 видами переважно герпетобіонтних павуків. Відбір проб здійснено пастками Барбера. Екоморфічний аналіз угруповань павуків у даній роботі виконаний для досліджених байрачних комплексів.

**Методи вивчення просторової організації ґрунтової макрофауни урбанізованих біогеоценозів.** У межах території ботанічного саду ДНУ, яка раніше належала до парку ім. Ю. Гагаріна, було закладено 20 полігонів. Кожен полігон представлений 105 точками, у яких проведений збір ґрунтових тварин і вимірювання екологічних характеристик едафотопу. Точки розташовані по регулярній сітці, що складається з 7 трасект по 15 проб у кожній. Інтервал між найближчими точками становить 2 м.

**Методи вивчення просторової організації угруповання панцирних кліщів.** Для описання впливу екологічних факторів на структуру угруповання орибатид був застосований аналіз індексу середньої віддаленості (*Outlying Mean Index* – ОМІ). Дослідження були проведені 22 жовтня 2012 р. на полі, яке розташоване на відстані 5 км до півночі від м. Синельникове Дніпропетровської області (48°21'43.69" N, 35°31'10.17" E). На цьому полі з 2008 р. у практиці сільськогосподарського виробництва відмовилися від застосування пестицидів і мінеральних добрив. Досліджуваний полігон перебуває на південній стороні поля й примикає до штучної лісосмуги. Ширина лісосмуги становить 25 м. Південна частина полігона була розташована в 10 м від лісосмуги. Полігон складався з 7 трансект, спрямованих з півдня на північ. Кожна трансекта була складена з 15 пробних точок. Відстань між рядами в полігоні становила 3 м. У кожній точці були відібрані ґрунтові проби для екстракції ґрунтових орибатид та для визначення щільності складення, агрегатного складу, вологості, твердості, температури та електропровідності ґрунту. Для обліку орибатид проби відбирали з верхнього ґрунтового шару циліндричним пробовідбірником об'ємом 250 см<sup>3</sup>.

**ПРОСТОРОВОГО РОЗМІЩЕННЯ ТОЧКОВИХ ОБ'ЄКТІВ НА РІЗНИХ МАСШТАБНИХ РІВНЯХ** – виконаний аналіз екологічної ніші мікромолюска *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) у термінах едафічних властивостей і властивостей рослинного покриву та встановлені просторові особливості варіювання індексу преференції місцеперебувань у межах штучного ґрунтоподібного тіла – дерново-літогенних ґрунтів на червоно-бурих глинах. Для просторового розміщення особин характерним є утворення «гарячих точок» (*hotspots*) – локалітетів з високим скупченням молюсків (рис. 1).

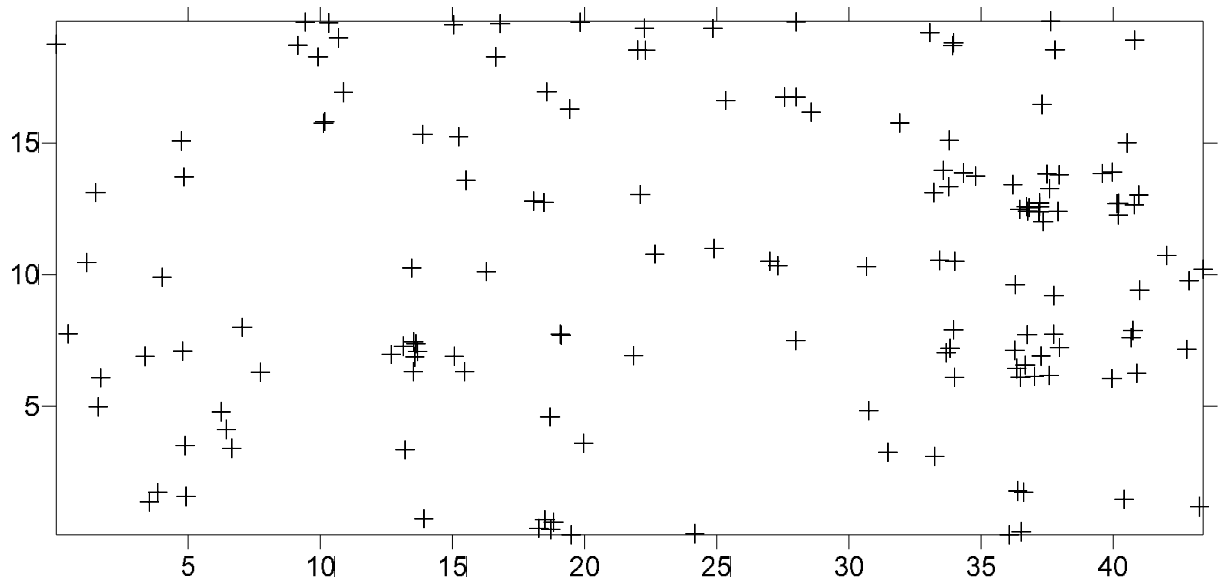


Рис. 1. Просторове розміщення молюсків *Vallonia pulchella*

Інформація про просторове розміщення тварин дозволяє порівняти розподіл ресурсів у межах ділянки, а також їх частковий розподіл у точках, де були виявлені молюски (рис. 2). Розбіжності загального та часткового розподілів свідчить про структуруючу роль відповідної змінної у визначенні форми екологічної ніші. ENFA-підхід дозволяє надати змістовну інтерпретацію вісям маргинальності та спеціалізації (рис. 3). Тест на статистичну значимість показав, що як маргинальність екологічної ніші *Vallonia pulchella* ( $\gamma_{\text{marg}} = 4,30, p = 0,001$ ), так і спеціалізація по двом осям ( $\gamma_{\text{spec1}} = 10,85, p < 0,003$ ;  $\gamma_{\text{spec2}} = 6,71, p < 0,006$ ) значимо відрізняються від випадкового розподілу. За результатами ENFA-підходу можна стверджувати, що молюски віддають перевагу ділянкам з високим вмістом у ґрунті гумусу, з більшою максимальною гігроскопічною вологістю та усадкою, але меншою температурою верхнього шару ґрунту. Маргинальність екологічної ніші *Vallonia pulchella* тісно пов'язана з мінливістю агрегатної структури: молюски віддають перевагу ділянкам з більшою часткою в структурі агрегатів з розмірами в діапазоні від 2–3 до 10 мм і уникають ділянок, де частка більш дрібних агрегатів зростає. Також показники маргинальності вказують на той факт, що молюски уникають ділянок з підвищеною твердістю по всьому профілю. У характеристиці маргинальності важливу роль відіграють показники властивостей рослинного покриву. Локальні тренди, а також мозаїчність організації ґрунтового тіла, визначає структура рослинного покриву. Цим пояснюється роль в організації екологічної ніші молюска *Vallonia pulchella* показників, розмірність яких перевищує розміри екологічного простору окремого індивідуума даного виду мікромолюска. Твердість ґрунту, а також фітоіндикаційні показники рослинності визначають особливості маргинальності й спеціалізації екологічної ніші *Vallonia pulchella*. Саме оцінка цих показників уможливило складання карти переваги місцеперебувань *Vallonia pulchella*.

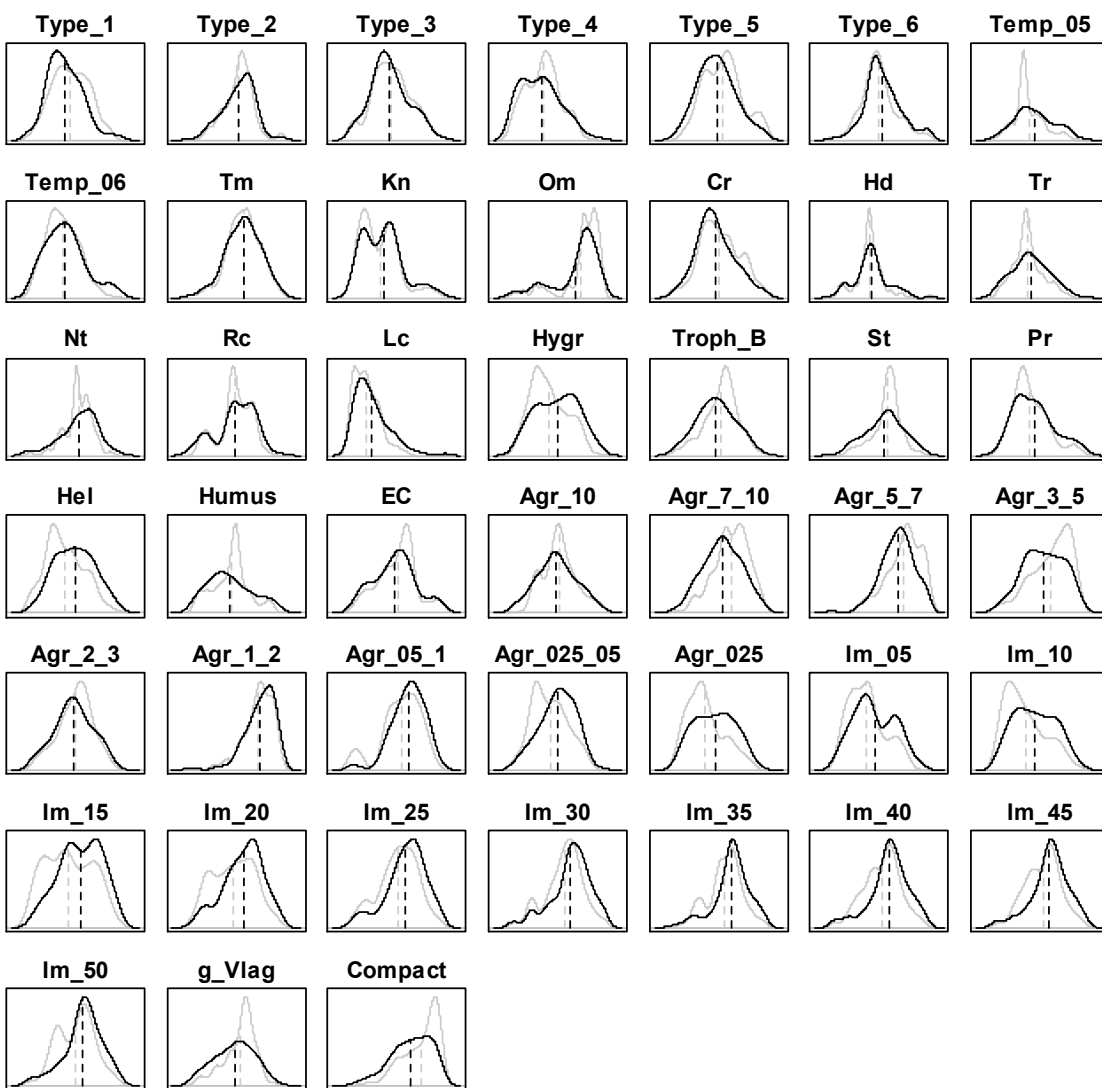


Рис. 2. Розподіл ресурсів (чорні стовпці) і розподіл використання ресурсів (сірі стовпці) *Vallonia pulchella* **Умовні позначки:** type\_1–6 – фізіономічні типи рослинного покриву; temp\_05, 06 – температура верхнього шару ґрунту (3–5 см) 3 травня та 20 червня 2012 р. відповідно; Оцінки екологічних режимів за фітоіндикаційними шкалами: Tm – термоклімат; Kn – континентальність; Om – омброклімат; Kг – кріоклімат; Hd – вологість; Tr – загальний сольовий режим; Nt – азотне живлення; Rc – кислотність; Lc – освітлення; Hygr – гігротоп; Troph\_B – трофотоп (за О. Л. Бельгардом); Hel – геліотоп; Ценоморфи: St – степанти; Pr – пратанти; Едафічні властивості: Humus – гумус; EC – електрична провідність ґрунту, imp\_05, ..., 50 – твердість ґрунту на глибині 0–5, ..., 45–50 см, Agr\_10 – Agr\_025 – агрегатні фракції розміром >10, ..., <0,25 мм, g\_Vlag – гігроскопічна вологість, %; Compact – усадка, в %.

**Просторове розміщення пориїв сліпаків (*Spalax microphthalmus*) як точкових об'єктів у межах біогеоценозу.** Метою розділу є встановити закономірності просторового розміщення пориїв сліпаків, виявити співвідношення ефектів першого та другого порядків, які впливають на інтенсивність педотурбаційної активності цих почвориїв і визначити характер взаємного впливу твердості ґрунтів і риючої діяльності сліпаків. Базовим статистичним процесом для описання розподілу точкових об'єктів є однорідний точковий процес Пуасона з інтенсивністю  $\lambda$ , яка у нашому випадку становить  $0,27/\text{м}^2$ .

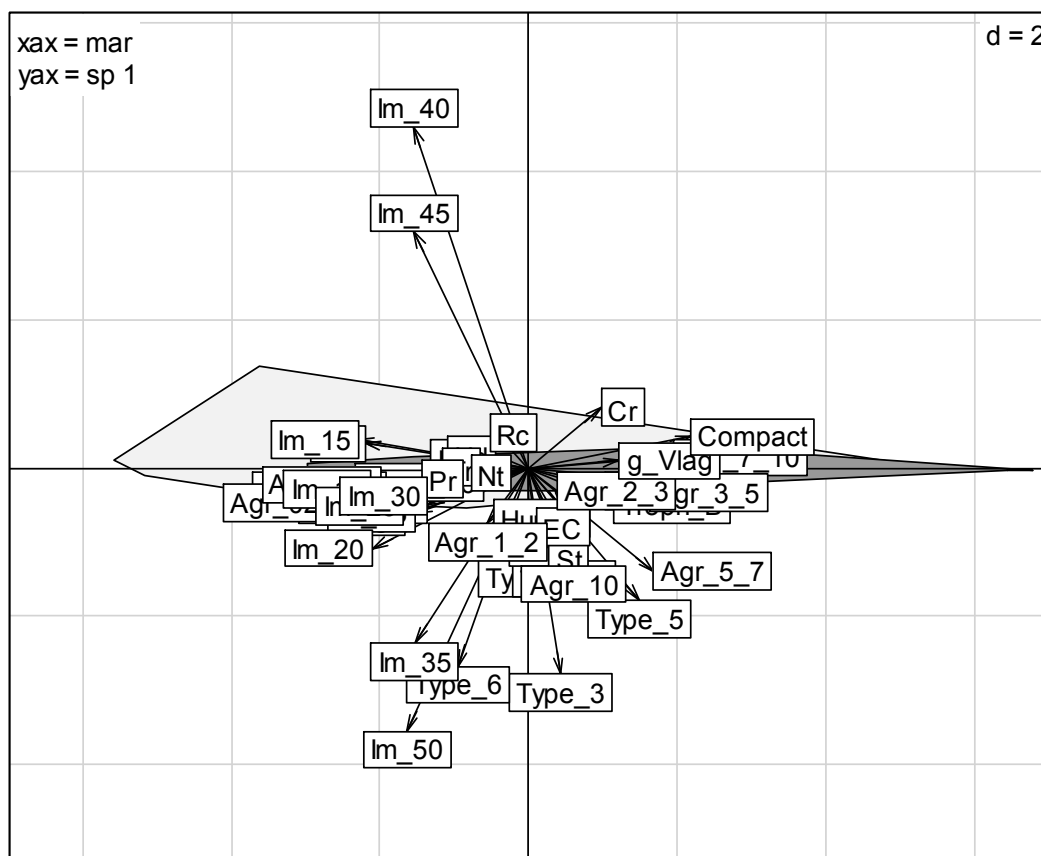


Рис. 3. Результати ENFA-відображення екологічної ніші *Vallonia pulchella*

Аналіз  $L$ -функції Ріплі свідчить, що модель Пуасона не є прийнятною для описання процесу при масштабах більш, ніж 1,1 м (рис. 4, А). Вище зазначеного рівня спостерігається агрегація точкових об'єктів більшою мірою, ніж це можна припустити для повністю випадкового процесу. Модель, яка доповнена трендом третього порядку, досить добре описує розподіл точкових об'єктів (рис. 4, Б). Прогностична здатність моделі із трендом вірогідно відрізняється від моделі з постійною інтенсивністю випадкового процесу. Послідовне додавання в регресійну модель предикторів поліпшує її властивості. Статистика АІС, як критерій якості регресійної моделі, характеризується двома локальними мінімумами – значеннями твердості ґрунту на глибині 5–10 і 35–40 см. Значення твердості ґрунту в діапазоні глибин від 10 до 30 см не додають істотної інформації для пояснення інтенсивності пориїв на ділянці. Якісна зміна в характері впливу твердості на інтенсивність пориїв спостерігається на глибині 30–35 см, тому що модель за участю цієї змінної вірогідно відрізняється від попередніх моделей. Твердість ґрунту на більших глибинах аж до 50 см не несе важливої додаткової інформації. Регресійна модель може врахувати неоднорідність зміни інтенсивності точкового процесу, тобто описати ефект першого порядку. Важливо також ураховувати вплив ефектів другого порядку, або взаємодію між точковими об'єктами. Однією з можливих моделей взаємодії є модель площа-взаємодія, або модель проникних сфер Відома-Роулінсона. У випадку моделі Відома-Роулінсона важливу інформацію про просторове розміщення точкових об'єктів дає статистика  $\eta$ . Для радіуса впливу 0,2 м цей показник свідчить про наявність взаємодії від-

штовхування між поріями, внаслідок чого формується регулярна структура (що характеризується значеннями  $\eta < 1$ ). Зі збільшенням кількості змінних-предикторів у регресійних моделях показник  $\eta$  зменшується до асимптотичного рівня 0,09. Значення  $\eta = 0$  спостерігається у випадку твердоядерного процесу (відстань між точковими об'єктами може бути не менше радіуса впливу). Такі властивості точкового процесу мають очевидну екологічну інтерпретацію: на малих відстанях порії формують регулярну структуру, при цьому вичленовування дії зовнішніх факторів (ефектів першого порядку) дозволяє одержати практично ідеально регулярне розташування поріїв. На рівні взаємодії в межах 1,1 м спостерігається чітка тенденція до агрегації поріїв ( $\eta > 1$ ).

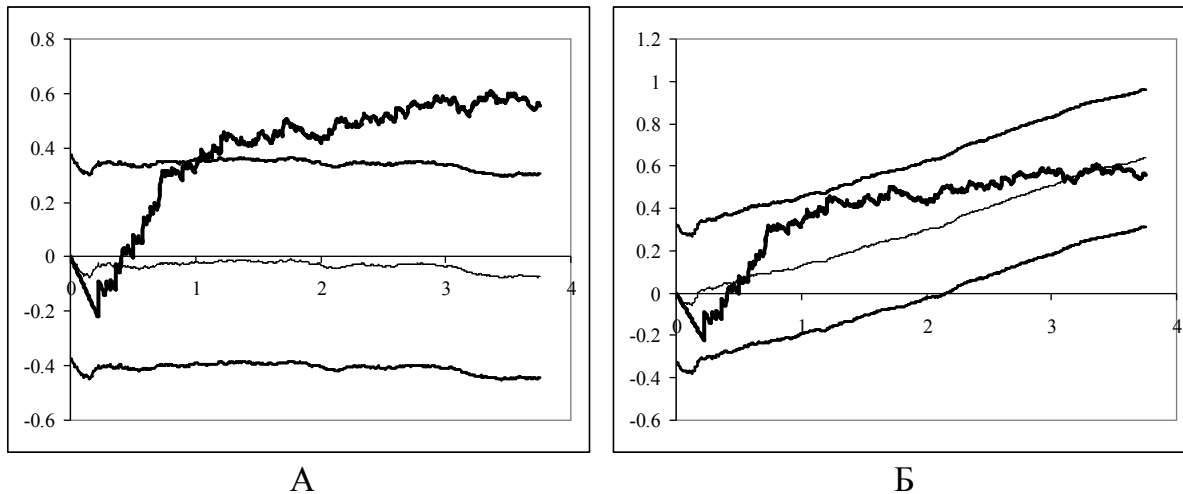


Рис. 4.  $L$ -функція для моделі з постійною інтенсивністю процесу. По осі абсцис – масштабний діапазон, м. Горизонтальні лінії вказують 95 %-й критичний інтервал для нульової гіпотези. А – модель Пуасона; Б – модель тренда третього порядку

Облік ефектів першого порядку дозволяє знизити оцінку значимості ефектів другого порядку: при додаванні нових змінних-предикторів значення статистики  $\eta$  асимптотично прагне до рівня 2,26–2,29, що значно менше цього показника для однорідної моделі ( $\eta = 5,82$ ). Сукупність ґрунтових поріїв сліпаків являє собою агреговані структури з регулярним розташуванням поріїв у межах агрегацій. Співвідношення значимості між ефектами першого та другого порядків може бути оцінене за статистикою  $\eta$  для однорідного процесу та асимптотичною оцінкою цієї статистики при збільшенні кількості змінних-предикторів, що пояснюють екзогенну неоднорідність інтенсивності випадкового точкового процесу. Таким чином, варіювання твердості ґрунту в області активності сліпаків має складну природу. На природну мозаїчність властивостей ґрунту накладається мінливість твердості, викликана педотурбаційною діяльністю землеріїв.

#### **Оцінка параметрів екологічної ніші сліпаків на ландшафтному рівні.**

Для описання екологічного простору, в межах якого існує екологічна ніша сліпаків, на ландшафтному рівні застосовані растрові карти змінних навколишнього середовища – цифрова модель рельєфу (рис. 5), похідні від цифрової моделі рельєфу і вегетаційні індекси, побудовані на основі космічних знімків земної поверхні із супутника Landsat 8.

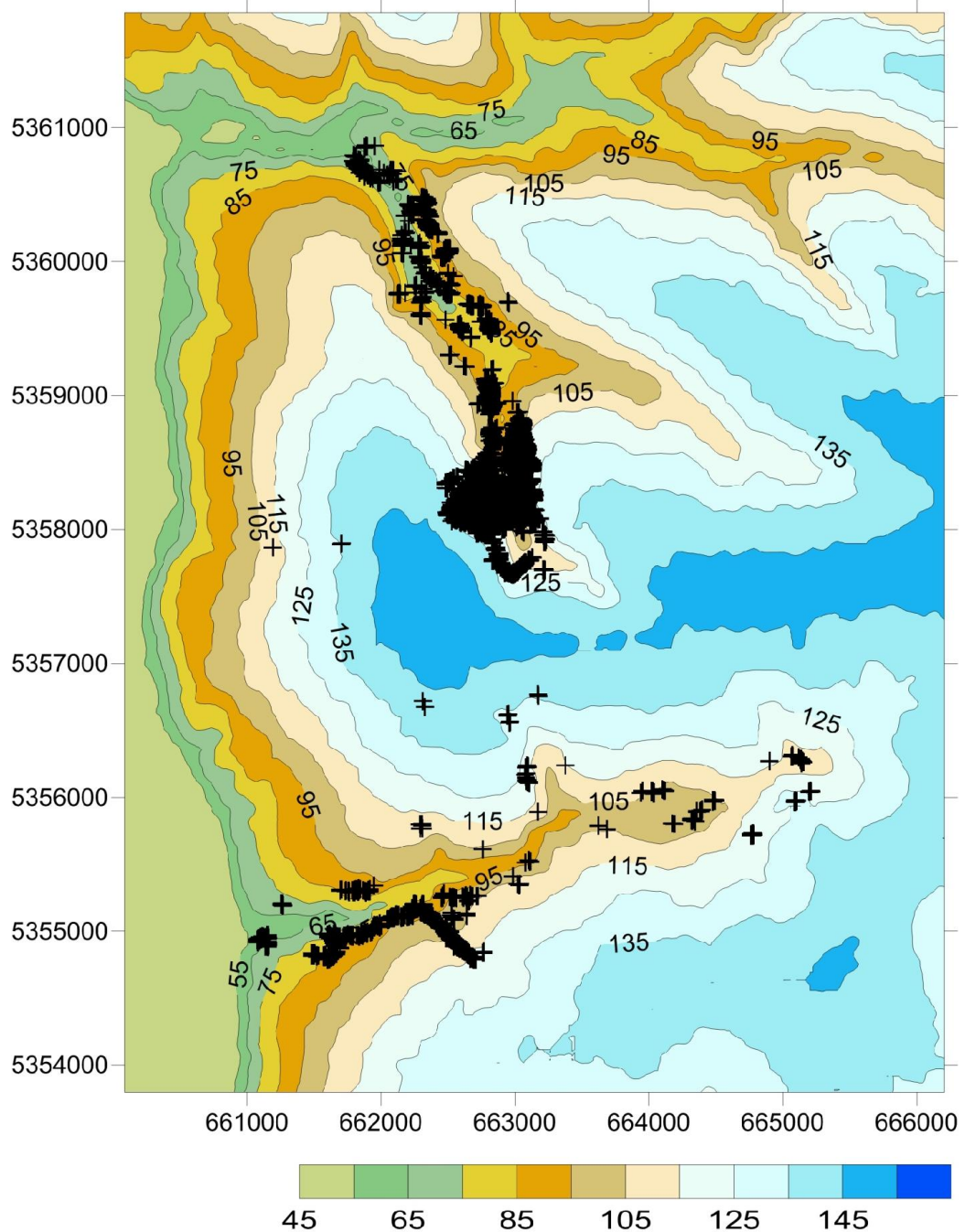


Рис. 5. Цифрова модель рельєфу

**Примітка:** хрестиками зазначене розташування пориїв сліпаків. У легенді зазначена висота рельєфу над рівнем моря в метрах. Координати наведені в системі UTM, 36 зона

Попередній аналіз розподілу пориїв сліпаків по осях екологічного простору свідчить про певну селекцію тваринами тих умов, які пропонує досліджувана територія. Порівняння загальних та часткових розподілів екогеографічних змінних досить виразно відображає характер реагування просторового розміщення пориїв сліпаків на екологічні умови. Практично для усіх досліджених екогеографічних змінних спостерігається принципова відмінність загальних та часткових розподілів. Застосування процедури FANTER для порівняння розподілу локалітетів пориїв сліпаків (розподіл використання ресурсів) з розподілом

доступних ресурсів в екологічному просторі дозволило виявити чотири осі, які відповідають першим двом найбільшим та останнім двом найменшим власним числам. Значимість власних чисел була перевірена за допомогою рандомізованого тесту (було сгенеровано 200 випадкових вибірок для яких розраховані власні числа). Тест підтвердив значимість власних чисел ( $\gamma_1 = 11,84, p < 0,05$ ;  $\gamma_2 = 5,53, p < 0,099$ ;  $\gamma_{31} = 0,04, p < 0,001$ ;  $\gamma_{32} = 0,03, p < 0,001$ ). Перші компоненти аналізу FANTER відбивають маргинальність екологічної ніші, а останні – спеціалізацію. Перша компонента найбільше скорельована з ухилом рельєфу ( $R = 0,48$ ), векторною мірою пересіченості місцевості ( $R = 0,47$ ), фактором ерозії LS ( $R = 0,43$ ), різномасштабними індексами гребенів і тальвегів ( $R = 0,35$  і  $0,43$  відповідно). З індексів, отриманих за допомогою даних дистанційного зондування Землі, перша компонента значно корелює з вегетаційним індексом ( $R = 0,28$  і  $0,23$  для весни та літа) і простим індексом ріллі (глинистих мінералів) ( $R = 0,28$  і  $0,23$  для весни та літа). Сукупність цих показників указує на те, що позитивні значення компоненти 1 чітко пов'язані зі схилами балок різного ступеня еродованості, які покриті степовою рослинністю. Саме на ці ділянки витиснута зона найбільшої педотурбаційної активності сліпаків. Друга компонента найбільш сильно скорельована із кривизною земної поверхні ( $R = -0,44$ ) та індексами космічних знімків, зроблених у червні й квітні. Якщо порівняти факторні коефіцієнти компонентів 1 і 2 для індексів Landsat, то коефіцієнт кореляції Спірмена між ними складе  $0,98$  ( $p < 0,05$ ). Таким чином, перші дві компоненти аналізу FANTER відбивають ту саму тенденцію маргинальності розподілу порийів сліпаків, але виражену в термінах рослинного покриву. Роль геоморфологічних детермінант у формуванні маргинальності екологічної ніші, позначена компонентами 1 і 2, може бути істотно різною. Особливо це проявляється за такими показниками, як топографічний індекс вологості та різномасштабний індекс тальвегів. У цілому можна визнати, що компоненти 1 і 2 маргинальності екологічної ніші сліпаків дуже наближені за своїми властивостями, що дозволяє визнати наявність однієї осі маргинальності, яка буде виділена та обговорена в термінах ENFA-аналізу. Компоненти 31 і 32 указують на спеціалізацію екологічної ніші. Ця пара осей по ряду екогеографічних показників характеризується значною подібністю. Найбільшим (за модулем) внеском у спеціалізацію ніші сліпаків характеризуються індекси висоти рельєфу, висоти над русловою мережею, а також гідротермальний композит. Зазначені екогеографічні змінні свідчать про те, що екологічний оптимум поширення ніші сліпаків припадає на ділянку з певним градієнтом геоморфологічних і рослинних умов досліджуваної місцевості. Ця зона збігається з областю залишків природної степової рослинності. Важливо відзначити, що факторні навантаження по осях спеціалізації для ряду індексів Landsat, отриманих у весняний і літній час, мають протилежний знак. Ці особливості також можуть розглядатися як маркери степової рослинності, оскільки для степової рослинності характерна контрастність властивостей у весняний період (активна вегетація) та у літку (максимальне зниження вегетаційної активності в період літньої спеки). ENFA-підхід припускає можливість оцінки індексу переваги сліпаками місцеперебувань (рис. 6).



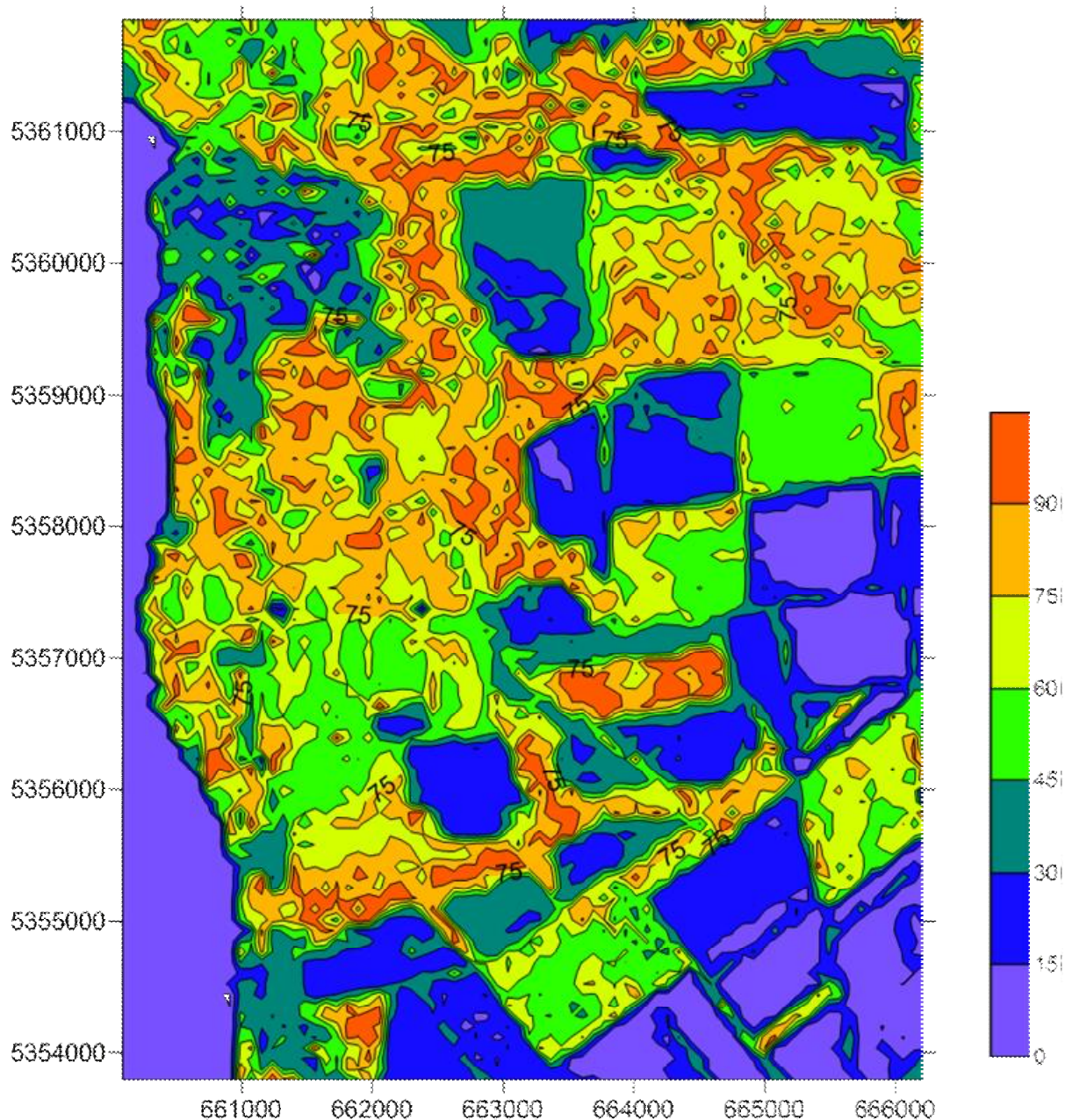


Рис. 6. ENFA-оцінка індексу переваги сліпаками місцеперебувань

Отримані результати свідчать про низький рівень переваги сліпаками як агроценозів, так і територій населених пунктів. Проте, у деяких з типів агроценозів створюються умови, сприятливі для життя цих тварин. Цілком імовірно, що ці території можуть використовуватися як зони розселення сліпаків, що сприяє підтримці генетичного різноманіття популяцій цих тварин. Безумовно, найсприятливішими умовами характеризуються біогеоценози, які включені в ярово-балкову систему із залишками природної степової рослинності та не порушеним ґрунтовим покривом.

**ПРОСТОРОВА ЕКОЛОГІЯ ТА ПЕРЕВІРКА ТЕОРІЇ НЕЙТРАЛЬНОГО РІЗНОМАНІТТЯ** – розглянуті екоморфи як метрики розташування тварин в екологічному просторі та процедури виділення екоморф на прикладі

угруповань герпетобіонтних павуків степового Придніпров'я. Запропоновані раніше алгоритми вимагають доробки та удосконалення для вирішення наступних завдань: 1. кількісна методика екоморфічної класифікації тварин не повинна залежати від статистичного характеру чисельності видів у вибірці; 2. для інтеграції значного обсягу даних процедура повинна припускати можливість використання матеріалів, зібраних різними авторами у різні періоди часу та з різних географічних точок. Багатовимірне шкалювання дозволяє відобразити вихідний багатовимірний масив даних у просторі меншої розмірності. Для проведення аналізу нами була використана метрика Брея-Куртиса та вісконсіанська попередня трансформація даних. У результаті аналізу виділені вісім вимірів NMDS1 – NMDS8, у просторі яких можна кількісно охарактеризувати взаємини між різними угрупованнями павуків. Ці виміри можна зіставити із градієнтами середовища (табл. 1).

Таблиця 1

Відповідність вимірів і градієнтів (змінних) середовища  
( $p$ -рівень ґрунтується на 999 пермутаціях)

| Змінні середовища | Косинуси між кутами напрямків вимірів і градієнтами середовища |       |       |       |       |       |       |       | $R^2$ | $p$ -рівень |
|-------------------|----------------------------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------------|
|                   | 1                                                              | 2     | 3     | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     |       |             |
| TrTop             | –0,65                                                          | 0,09  | –0,65 | –0,26 | 0,11  | –0,24 | –0,14 | –0,04 | 0,53  | 0,00        |
| Htop              | 0,57                                                           | 0,23  | 0,29  | 0,20  | 0,13  | 0,15  | 0,29  | 0,61  | 0,54  | 0,00        |
| Fl                | 0,14                                                           | –0,32 | 0,56  | 0,41  | 0,26  | –0,06 | –0,26 | 0,51  | 0,21  | 0,00        |
| St                | –0,83                                                          | 0,00  | –0,45 | 0,00  | –0,02 | 0,00  | –0,22 | –0,22 | 0,63  | 0,00        |
| Sil               | 0,87                                                           | –0,35 | 0,17  | –0,22 | 0,08  | –0,06 | –0,19 | –0,05 | 0,55  | 0,00        |
| Pr                | 0,50                                                           | –0,09 | 0,10  | 0,52  | 0,16  | –0,04 | 0,32  | 0,58  | 0,20  | 0,00        |
| Pal               | 0,17                                                           | 0,21  | 0,24  | 0,27  | 0,22  | 0,05  | 0,23  | 0,84  | 0,29  | 0,00        |
| Sol               | 0,07                                                           | 0,21  | 0,29  | 0,56  | 0,34  | 0,21  | 0,62  | –0,07 | 0,05  | 0,01        |

**Умовні позначки:** TrTop – трофотоп; Htop – гігротоп; Fl – режим заплавності; St – степові угруповання; Sil – лісові угруповання; Pr – лучні угруповання; Pal – болотні угруповання; Sol – засолення ґрунту

Представлені результати позначають напрямок градієнтів середовища стосовно виділених вимірів структури угруповання павуків. Силу градієнта характеризує кореляція градієнта й вимірів, представлена як  $R^2$ . Аналіз отриманих даних свідчить про те, що для вивченої експериментальної вибірки павуків ключовими екзогенними факторами є розбіжності середовища в розрізі степ-ліс, а також гігротоп і трофотоп едафотопу. Слід зазначити, що останнє сполучення визначає тип лісу за О. Л. Бельгардом, а у більш широкому сенсі – тип біогеоценозу. Всі досліджені градієнти середовища впливають на структуру угруповання павуків.

У якості змінних-предикторів для проведення дискримінантного або регресійного аналізів застосовані ваги точок відбору проб по вимірах NMDS1–NMDS8. За допомогою цих процедур отримана навчальна вибірка, що дозволяє за значеннями вимірів багатовимірного шкалювання встановити біоіндикаційні оцінки градієнтів середовища. Процедура неметричного багатовимірного шкалювання дозволяє провести ординацію точок відбору проб (рядки в матриці да-

них) і видів (стовпці в матриці даних). Положення і точок і видів у багатовимірному просторі представлено співрозмірними вагами. Це дозволяє використати моделі класифікації точок відбору проб (рядків в матриці даних), отримані на попередньому етапі дослідження для екологічної характеристики видів (стовпців в матриці) у тих же термінах. Багатовимірні змінні можуть виступати як предиктори екологічних властивостей точок. Оцінки за регресійними моделями трофотопу та гігротопу, а також ценотичних типів, де у якості змінних-предикторів використані ваги видів за вимірами NMDS1-NMDS8, дозволяють установити місце розташування центроїда ніші виду за відповідним градієнтом. Нормальні імовірнісні графіки дозволяють візуально визначити відповідність експериментального розподілу нормальному закону або оцінити границі окремих нормальних розподілів (рис. 7).

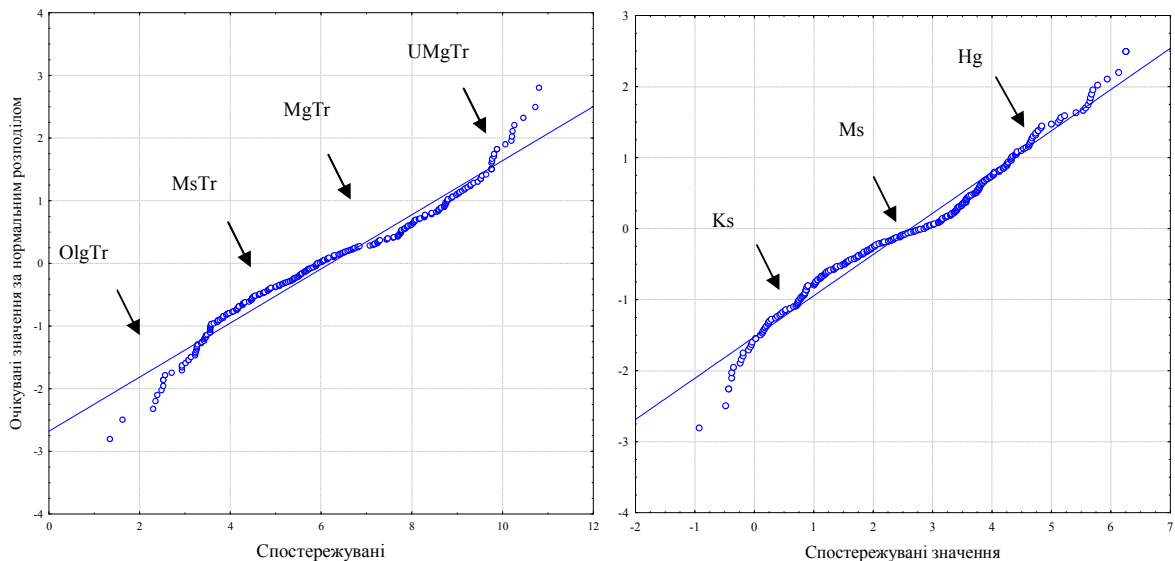


Рис. 7. Нормальні імовірнісні графіки значень місць розташування центроїдів екологічних ніш у градієнті трофності (ліворуч) і вологості (праворуч)

**Умовні позначки:** стрілки позначають границі виділення трофоценоморф (ліворуч) і гігроморф (праворуч); OlgTr – оліготрофоценоморфи, MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мега-трофоценоморфи; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; Ks – ксерофіли; Ms – мезофіли; Hg – гігрофіли; UHg – ультрагігрофіли.

Екоморфи як цілісні екологічні групи повинні характеризуватися нормальним законом розподілу кількісних екологічних характеристик у межах однієї екоморфи, при цьому вся сукупність екоморф може являти собою сукупність нормальних розподілів. Цілісність і однорідність конкретної екоморфи є свідченням того, що її існування визначається структурно-функціональною організацією біогеоценозу, отже, екоморфічна структура компонентів біогеоценозу є відбиттям його організації. Інформаційний аспект екоморфічної структури дуже важливий, тому що екоморфічна структура є істотним джерелом інформації про структурно-функціональну організацію біогеоценозу.

Теорію нейтральності важко перевірити на практиці. Це можна зробити шляхом порівняння впливу на структуру угруповання локальних екологічних умов та відстеження явища просторового загасання. Відповідно до теорії ніші,

подібність між матрицями вид-чисельність буде позитивно корельована із близькістю локальних екологічних умов. Теорія нейтральності пророкує негативну кореляцію видової структури з відстанню між місцеперебуваннями. Угрупування павуків можна використати як модельний об'єкт для вивчення впливу екологічних і просторових факторів на видовий склад і чисельність. У якості екологічних характеристик нами були використані умови зволоження едафотопу (гігротоп) і мінералізації ґрунтового розчину (трофотоп). Екологічні дані застосовані для одержання матриці екологічних розбіжностей в евклідовому просторі. Просторова матриця отримана як результат парних відстаней між місцеперебуваннями. Об'єднання просторової та екологічної матриць зроблено шляхом додавання парних відстаней між місцеперебуваннями як змінних в екологічну матрицю, перш ніж була проведена стандартизація та редукція в матрицю евклідових відстаней. Щоб упевнитися, що екологічні просторові дані не корельовані, матриці відповідних відстаней були порівняні за допомогою тесту Мантеля. Було встановлено, що між матрицями угруповань павуків і екологічними та просторовими матрицями існує кореляційний зв'язок (табл. 2).

Таблиця 2

Коефіцієнти кореляції Пірсона за результатами тесту Мантеля між матрицями угруповань павуків і матрицями просторових, екологічних і просторових, а також екологічних дистанцій (евклідів простір)

| Комплекси павуків і екоморфи   | Екологічна дистанція | Географічна дистанція | Екологічна й географічна дистанція |
|--------------------------------|----------------------|-----------------------|------------------------------------|
| Герпетобіонтні павуки в цілому | 0,21                 | 0,16                  | 0,21                               |
| Палюданти                      | 0,26                 | -0,03                 | 0,08                               |
| Пратанти                       | 0,20                 | 0,04                  | 0,07                               |
| Пратанти-сильванти             | -0,11                | 0,31                  | 0,11                               |
| Сильванти                      | -0,09                | 0,03                  | -0,03                              |
| Степанти                       | 0,34                 | 0,13                  | 0,40                               |

Високі коефіцієнти кореляції з екологічними умовами характерні для степантів, палюдантів і пратантів. Негативні коефіцієнти кореляції встановлені між екологічними умовами і пратантами-сильвантами а також сильвантами. Найбільша кореляція із просторовою матрицею характерна для пратантів-сильвантів, трохи менша – для степантів. Спільна матриця просторових і екологічних відстаней надає більшу інформацію тільки у відношенні степантів. Одержані дані свідчать про переважання ролі екологічних факторів у структуруванні угруповань герпетобіонтних павуків загалом, а також у структуруванні палюдантів, пратантів та степантів. Для пратантів-сильвантів переважне значення мають фактори нейтральної природи. Екологічне оточення є істотним аспектом, що визначає структуру угруповань павуків. Однак тільки одна теорія ніш не може пояснити закономірності мінливості їхньої організації. У ряді випадків теорія нейтральності має перевагу для пояснення типів динаміки угруповань павуків.



**ОРГАНІЗАЦІЯ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ УРБОЗЕМІВ НА РІЗНИХ ПРОСТОРОВИХ РІВНЯХ** – розглянуто процедуру оцінювання просторового варіювання угруповань ґрунтових тварин в умовах міського ландшафту. Використання алгоритму SRSS на основі інтегральних змінних – головних компонент, дало можливість розмістити 20 експериментальних полігонів з метою виявлення особливостей просторової мінливості на різних масштабних рівнях (рис. 8). У кожному з полігонів закладено 105 ґрунтово-зоологічних проб розміром  $0,25 \times 0,25$  м, таким чином, загальний обсяг вибірки по досліджуваній території становить 2100 проб.

Кластерний аналіз дозволив виділити 6 кластерів експериментальних полігонів, які відрізняються подібністю біогеоценотичної обстановки в межах кластера та її відмінністю – між кластерами. Встановлені ділянки, кваліфіковані як відособлені типи біогеоценозів. Екологічний зміст типів біогеоценозів встановлено нами за допомогою екоморфічного аналізу рослинності за О. Л. Бельгардом. Відображення екологічних особливостей ґрунтової

макрофауни у термінах екоморфічного аналізу дозволяє порівнювати між собою екоморфічну структуру рослинності й тваринного населення. Слід зазначити високий рівень кореляції між часткою степантів в угрупованнях ґрунтових тварин і в рослинному покриві ( $r = 0,60$ ) (табл. 3). У той же час рослинні пратанти позитивно корелюють із часткою палюдантів в угрупованні тварин. Незузгодженість динаміки ценотичних угруповань на рівні тварин і рослин, імовірно, є наслідком значного антропогенного впливу, що має місце в лісопарковому насадженні.

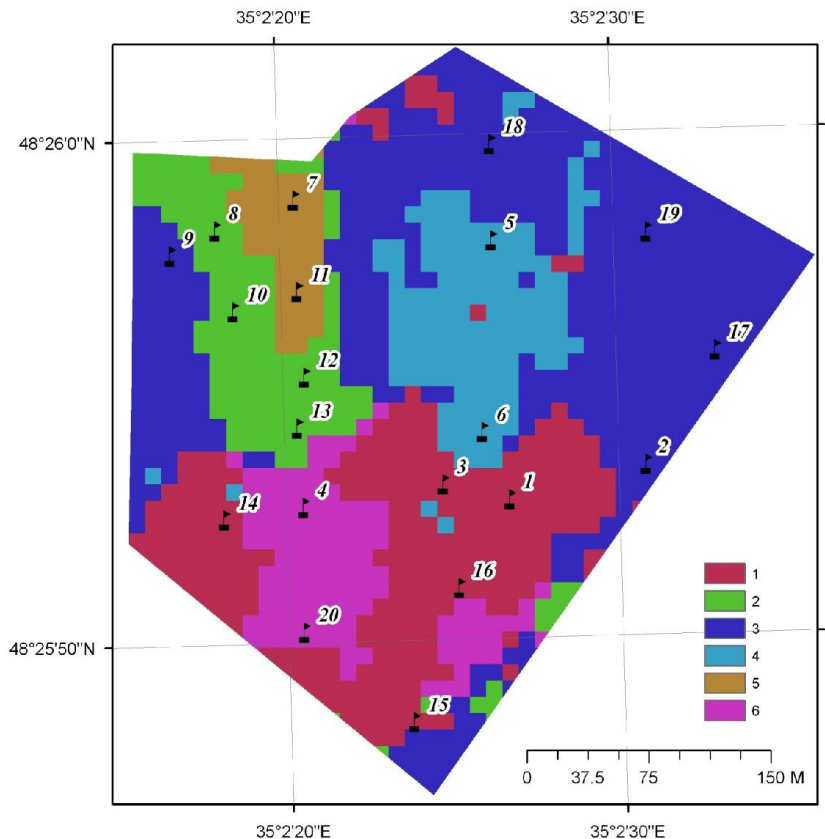


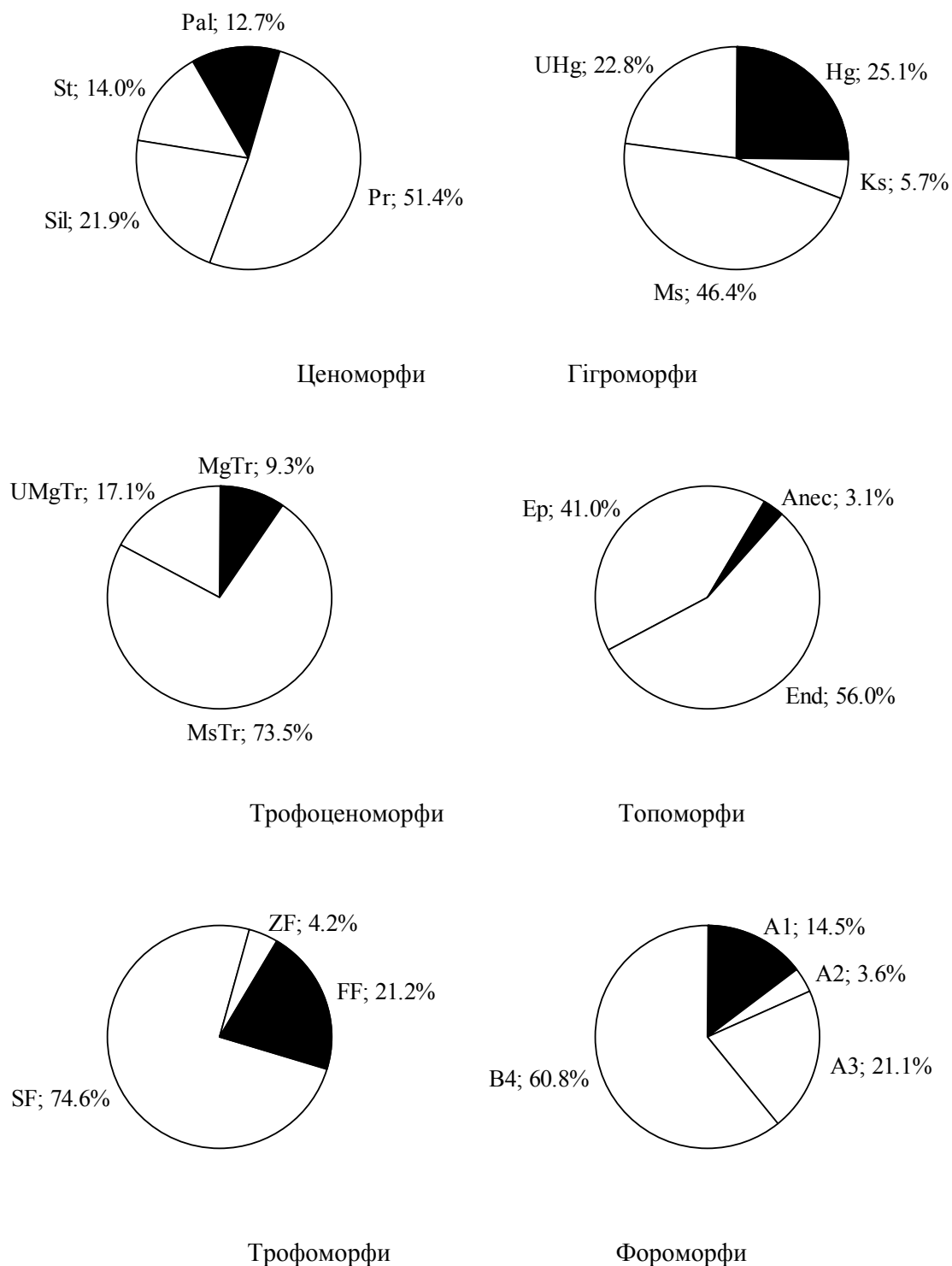
Рис. 8. Розташування експериментальних полігонів (зазначені прапорцями з нумерацією) і конфігурація основних біогеоценотичних одиниць (кластерів) (1-6 – нумерація кластерів) у межах парку ім. Ю. Гагаріна (м. Дніпро)

Таблиця 3

Кореляція екоморф рослинності й тваринного населення  
(коефіцієнт Пірсона, представлені тільки значимі коефіцієнти)

| Екоморфи ґрунтових тварин | Екоморфи рослинності |       |       |       |       |      |
|---------------------------|----------------------|-------|-------|-------|-------|------|
|                           | MgTr                 | Pr    | Sil   | St    | Hygr  | Hel  |
| <b>Ценоморфи</b>          |                      |       |       |       |       |      |
| Pal                       | 0,51                 | 0,49  | –     | –     | –     | –    |
| Pr                        | –0,49                | –0,55 | –     | –     | –     | –    |
| Sil                       | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| St                        | –                    | –     | –     | 0,60  | –0,58 | 0,56 |
| <b>Гігроморфи</b>         |                      |       |       |       |       |      |
| Hg                        | –                    | –     | –     | –0,51 | 0,65  | –    |
| Ks                        | –                    | –     | –0,71 | 0,72  | –0,84 | 0,78 |
| Ms                        | –0,55                | –0,72 | 0,48  | –     | –     | –    |
| UHg                       | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| <b>Трофоценоморфи</b>     |                      |       |       |       |       |      |
| MgTr                      | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| MsTr                      | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| OlgTr                     | –                    | –     | –0,74 | 0,77  | –0,69 | 0,71 |
| UMgTr                     | 0,60                 | 0,62  | –0,45 | –     | –     | –    |
| <b>Топоморфи</b>          |                      |       |       |       |       |      |
| Anec                      | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| End                       | –0,63                | –0,69 | 0,46  | –     | –     | –    |
| Ep                        | 0,64                 | 0,77  | –0,56 | –     | –     | –    |
| <b>Фороморфи</b>          |                      |       |       |       |       |      |
| A1                        | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| A2                        | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| A3                        | 0,62                 | 0,77  | –0,74 | –     | –     | –    |
| B4                        | –0,59                | –0,71 | 0,72  | –     | –     | –    |
| B5                        | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| B6                        | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| B7                        | –                    | –     | –     | –     | –     | –    |
| <b>Трофоморфи</b>         |                      |       |       |       |       |      |
| FF                        | 0,58                 | 0,55  | –0,56 | –     | –     | –    |
| SF                        | –0,60                | –0,66 | 0,72  | –     | 0,45  | –    |
| ZF                        | –                    | 0,49  | –0,59 | –     | –0,51 | 0,53 |

У межах кожного з 20 полігонів було досліджено просторову організацію угруповання ґрунтової макрофауни за алгоритмом, який ми розглянемо на прикладі лісового моноценоза з напівпроясненим світловим режимом (експериментальний полігон № 14). На досліджуваній ділянці було виявлено 35 видів ґрунтових тварин. Щільність ґрунтової макрофауни вивченого полігона становить 1004,04 екз./м<sup>2</sup>. На основі відомостей про таксономічну структуру угруповання була встановлена його екоморфічна структура (рис. 9). Едафічні характеристики можуть розглядатися як детермінанти екологічного простору угруповання ґрунтової макрофауни (табл. 4).



**Рис. 9. Екологічна структура ґрунтової макрофауни.** *Умовні позначки:* St – степанти, Pr – пратанти, Pal – палюданти, Sil – сільванти, Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, UHg – ультрагігрофіли; MsTr – мезотрофоценоморфи; MgTr – мегатрофоценоморфи; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; топоморфи: End – ендегейні, Ep – епігейні, Anec – норники; фороморфи: А – переміщення за допомогою існуючої тріщинуватості ґрунту; В – активне прокладання ходів; 1 – розміри тіла менші тріщинуватості ґрунту; 2 – розміри тіла порівнювані із тріщинуватістю; 3 – розміри тіла більше порожнин у підстилиці; 4 – переміщення зі зміною товщини тіла; 5 – переміщення без зміни товщини тіла; 6 – риття нір з допомогою кінцівок; 7 – С – подібна форма тіла; трофоморфи: SF – сапрофаги; FF – фітофаги; ZF – зоофаги

Таблиця 4

## Детермінанти екологічного простору ґрунтової макрофауни

| Параметри середовища                                         | Середнє | Довірчий інтервал |       | CV, % | RLQ вісь 1 | RLQ вісь 2 |
|--------------------------------------------------------------|---------|-------------------|-------|-------|------------|------------|
|                                                              |         | – 95 %            | + 95% |       |            |            |
| Твердість ґрунту на глибині, МПа                             |         |                   |       |       |            |            |
| 0–5 см                                                       | 1,47    | 1,42              | 1,52  | 18,71 | 0.22       | 0.24       |
| 5–10 см                                                      | 1,94    | 1,86              | 2,02  | 21,20 | –0.16      | –0.27      |
| 10–15 см                                                     | 2,38    | 2,24              | 2,52  | 30,10 | –0.61      | –0.33      |
| 15–20 см                                                     | 2,77    | 2,56              | 2,98  | 39,01 | –0.71      | –0.42      |
| 20–25 см                                                     | 2,99    | 2,76              | 3,23  | 40,34 | –0.77      | –0.46      |
| 25–30 см                                                     | 3,11    | 2,85              | 3,36  | 42,14 | –0.86      | –0.48      |
| 30–35 см                                                     | 3,20    | 2,94              | 3,45  | 41,00 | –0.89      | –0.46      |
| 35–40 см                                                     | 3,32    | 3,08              | 3,56  | 37,51 | –0.92      | –0.42      |
| 40–45 см                                                     | 3,49    | 3,26              | 3,72  | 34,08 | –0.92      | –0.35      |
| 45–50 см                                                     | 3,59    | 3,37              | 3,82  | 31,86 | –0.92      | –0.28      |
| 50–55 см                                                     | 3,76    | 3,55              | 3,96  | 27,71 | –0.94      | –0.29      |
| 55–60 см                                                     | 3,85    | 3,65              | 4,05  | 27,05 | –0.94      | –0.27      |
| 60–65 см                                                     | 3,85    | 3,65              | 4,06  | 27,80 | –0.92      | –0.21      |
| 65–70 см                                                     | 3,92    | 3,71              | 4,13  | 27,68 | –0.91      | –0.28      |
| 70–75 см                                                     | 3,93    | 3,72              | 4,15  | 28,23 | –0.88      | –0.32      |
| 75–80 см                                                     | 3,95    | 3,73              | 4,16  | 28,14 | –0.87      | –0.30      |
| 80–85 см                                                     | 4,10    | 3,73              | 4,47  | 46,50 | –0.88      | –0.19      |
| 85–90 см                                                     | 4,08    | 3,71              | 4,45  | 47,00 | –0.84      | –0.12      |
| 90–95 см                                                     | 4,07    | 3,69              | 4,44  | 47,56 | –0.80      | –0.09      |
| 95–100 см                                                    | 4,11    | 3,74              | 4,48  | 46,50 | –0.79      | –0.09      |
| Фізичні властивості, потужність підстилки і висота травостою |         |                   |       |       |            |            |
| Електропровідність, дСм/см                                   | 0,48    | 0,45              | 0,50  | 32,20 | –0.54      | –0.53      |
| Температура шару ґрунту 5–7 см, °С, 04.05.2013               | 16,32   | 16,07             | 16,57 | 7,83  | –0.68      | –0.39      |
| Потужність підстилки, см                                     | 0,96    | 0,84              | 1,07  | 61,70 | –0.06      | 0.67       |
| Висота травостою, см                                         | 45,78   | 42,95             | 48,62 | 32,02 | 0.05       | –0.29      |

Результати аналізу RLQ представлені на рисунку 10. Установлено, що 97,28 % загальної варіації (загальної інерції) описують перші дві осі RLQ (89,95 і 7,33 % відповідно). Процедура *randtest* підтвердила значимість результатів RLQ-аналізу на *p*-рівні 0,001. Осі RLQ є інтегральними оцінками взаємозв'язку між факторами навколишнього середовища (у нашому випадку – едафічні характеристики, потужність підстилки і висота травостою), структурою угруповання і його екоморфічної організацією. В одному метричному просторі ми маємо можливість відобразити структуру угруповання (розташування видів ґрунтової макрофауни), точки відбору проб (просторовий компонент із урахуванням того, що координати точок відбору фіксувалися), ваги факторів середовища й ваги екоморфічних характеристик ґрунтових тварин. Кластерний аналіз дозволив виділити 5 комплексів видів, які формують функціональні групи А, В, С, D, Е. Розташування цих функціональних груп у просторі RLQ осей представлено на рисунку 11.



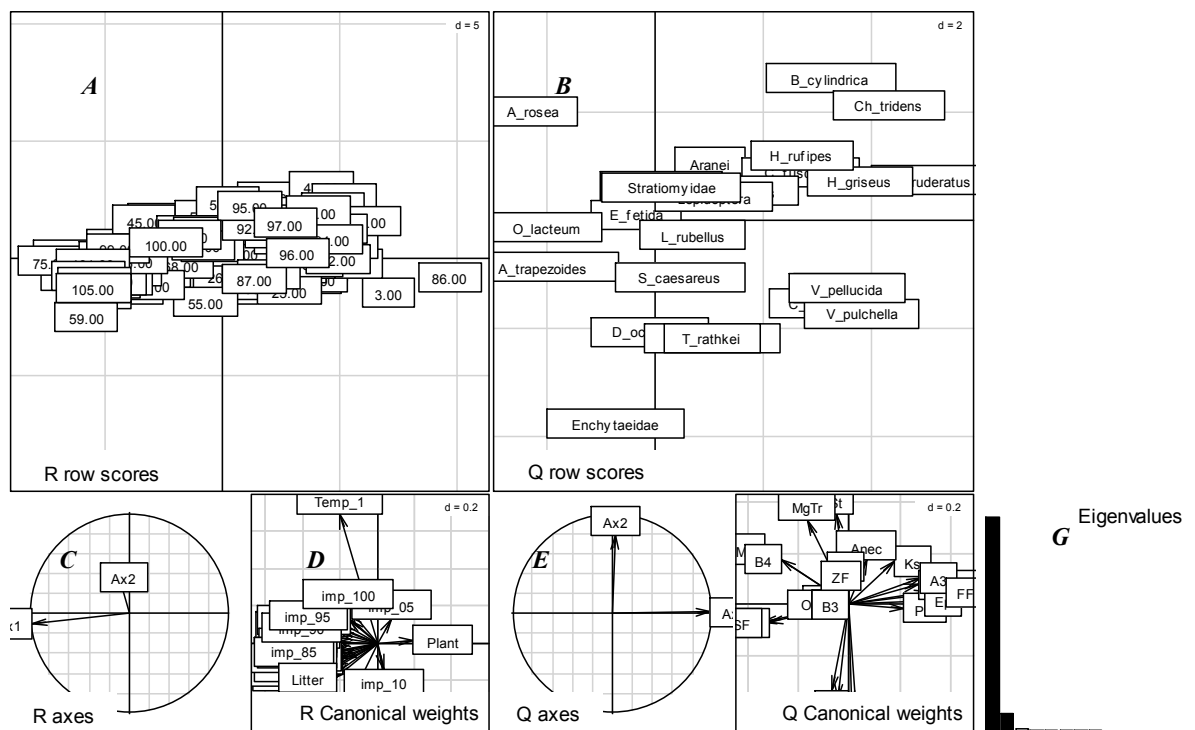


Рис. 10. Результати аналізу RLQ

**Умовні позначки:** вісь абсцис – RLQ-вісь 1, вісь ординат – RLQ-вісь 2; **A** – ваги точок відбору проб (*R*-матриця) по RLQ-осях; **B** – ваги видів (*Q*-матриця) по RLQ-осях; **C** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу змінних середовища, й RLQ-осей; **D** – кореляція змінних середовища й RLQ-осей; **E** – кореляція головних компонент 1 і 2, отриманих на основі факторного аналізу екоморф, і RLQ-осей; **F** – кореляція екоморф і RLQ-осей; **G** – гістограма власних чисел.

Центроїд функціональної групи А займає область, що відповідає негативним значенням RLQ осі 1. Як відзначалося раніше, такі значення осі 2 маркують підвищену твердість і електропровідність ґрунту, а також значну потужність підстилки. Функціональна група А об'єднує винятково дощових черв'яків. Комбінацію факторів, які визначають значення RLQ осі 1, можна інтерпретувати як результат мікрознижень рельєфу, у яких накопичується підстилка і які мають підвищене зволоження через перерозподіл вологи, у наслідок чого збільшується електрична провідність ґрунту. Очевидно, що локалітети, що відповідають мікрозниженням, характеризуються підвищеною твердістю ґрунту. В екологічному відношенні функціональна група А може бути охарактеризована як ендегейні сапрофаги. Центроїд функціональної групи В знаходиться найбільш близько до початку координат, що свідчить про те, що її представники займають найбільш типові ділянки в межах полігону. Маркером цієї функціональної групи є сільванти. Відзначимо, що за результатами загального екоморфичного аналізу сільванти в структурі тваринного населення посідають лише друге місце після пратантів. Однак екоморфичний аналіз рослинності свідчить про те, що перед нами лісовий моноценоз.

Проведений RLQ-аналіз показав, що незважаючи на своє підлегле положення в угрупованні ґрунтової макрофауни, сільванти займають найбільш типові для полігона мікростації. Це дозволяє знайти відповідність між результатами екоморфічного аналізу проведеного для рослинності й тваринного населення ґрунту. Центроїди функціональних груп C і D займають у край праве положення по осі 1, що свідчить про їх приуроченість до мікросайтів з низькою твердістю й електропровідністю ґрунту та низькою потужністю підстилки. Маркерами цих груп є епігейні фітофаги. Функціональна група C має більш ксерофільний вигляд, тобто тяжіє до степової ценоморфи. Функціональна група D навпроти, більш гігрофільна й тяжіє до палюдантів.

Вісь 2 визначає антагонізм між пратантами-ультрагігрофілами з одного боку та степантами-ксерофілами – з іншого. Область пратантів-ультрагігрофілів зайнята функціональною групою E, тоді як зворотна позиція в угрупованні вакантна.

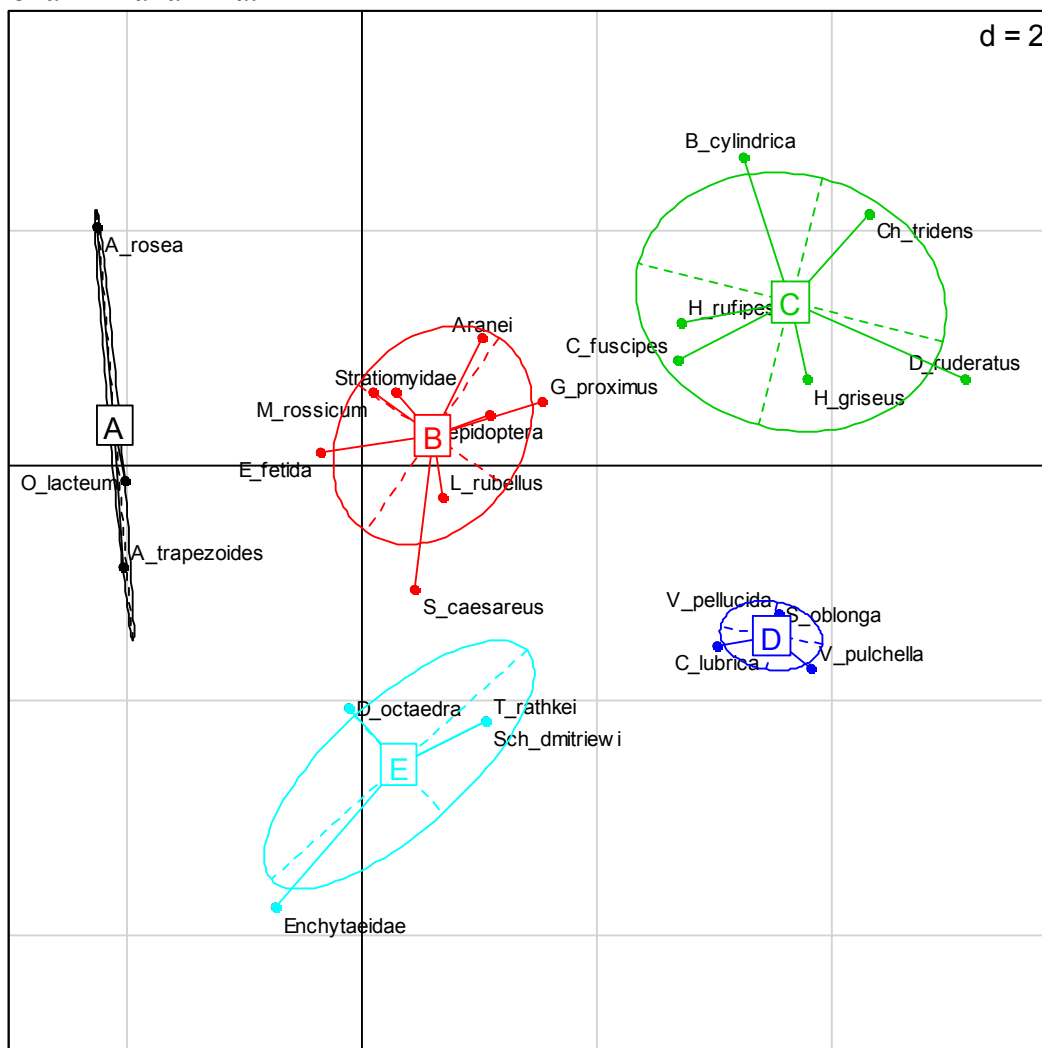


Рис. 11. Розташування функціональних груп у просторі RLQ-осей

Просторове розміщення значень RLQ-осей представлено на рисунку 12. Вісь RLQ-1 характеризується значним лінійним трендом ( $R^2 = 0,59$  для лінійної

регресійної моделі з координатами у якості предикторів). На рисунку права сторона межує з асфальтованим тротуаром, за яким знаходиться проїжджа частина вул. Козакова. Вода, що стікає з асфальтного покриття при опадах або при конденсації, може бути причиною підвищеного зволоження й електропровідності ґрунту поблизу тротуару. Також стик між відкритою поверхнею ґрунту й тротуаром є місцем нагромадження підстилки.

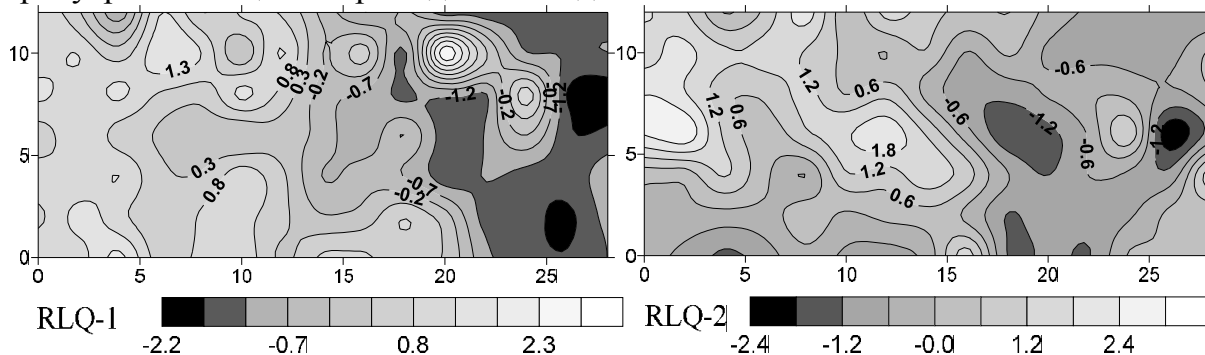


Рис. 12. Просторове варіювання RLQ-осей

Таким чином, вісь RLQ-1 варто розглядати як показник антропогенної трансформації екоморфичної структури тваринного населення ґрунту. Слід зазначити, що за своїм значенням ця вісь істотно переважає вісь 2, що свідчить про таку ж трансформацію структури угруповання ґрунтової макрофауни. Установлені RLQ-осі мають також й екоморфичний зміст, що дозволяє дати пояснення розбіжностям ценоморфичної структури рослинності й тваринного населення. Тваринне населення є більш чутливим до антропогенної трансформації, що проявляється в істотній перебудові екоморфичної структури. Роль лінійного тренда у варіабельності осі RLQ-2 значно менша ( $R^2 = 0,33$ ). Вісь 2 ділить досліджуваний полігон на дві чітко відмежованих ділянки – екотону, наближену до тротуару (її довжина праворуч углиб лісового насадження простирається на 12-13 м), і штучного лісового масиву. Відмінною рисою осі 2 є її більш тісний зв'язок з висотою травостою і висотою підстилки

**ПРОСТОРОВА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАННЯ ПАНЦИРНИХ КЛІЩІВ (ACARI: ORIBATIDA) АГРОЗЕМІВ** – показані підходи до виявлення просторових структур угруповання панцирних кліщів агрозему та установлена роль маркерів механічної обробки ґрунту (твердість і агрегатна структура) як факторів, що визначають екологічний простір цієї групи ґрунтових тварин. Загальна інерція, що може бути обчислена в результаті ОМІ-аналізу, пропорційна середній маргинальності видів угруповання і являє собою кількісну оцінку впливу факторів навколишнього середовища на сепарацію видів. Вона становить 2,16. Перша вісь, отримана в результаті ОМІ-аналізу, описує 73,52 %, а друга – 19,58 % інерції. Таким чином, перші дві осі описують 93,10 % інерції, що цілком достатньо для того, щоб описання диференціації екологічних ніш орибатид на досліджуваному полі проводити в просторі перших двох осей. Конфігурація екологічних ніш кліщів представлена на рисунку 13.



При виборі індикатора відповідного тренда мінливості навколишнього середовища ми виходимо з того, що вид-індикатор повинен більшою мірою реагувати тільки на одну з головних компонент, що цей тренд описує. Так, чутливими індикаторами головної компоненти 1 є такі види, як *Ramusella mihelcici*, *Zygoribatula concinna* і *Zygoribatula frisiae*. Однозначна індикація компоненти 2 викликає певні труднощі, оскільки високі значення (по модулю) координат видів по компоненті 2 завжди сполучені з високими значеннями по компоненті 1. Це цілком закономірно, тому що компонента 2 відбиває динаміку твердості ґрунту на глибині 25–50 см. Тварини в дослідженні були відібрані із шару ґрунту 0–10 см, тому тільки опосередковано можуть реагувати на процеси, що відбуваються значно глибше. З іншого боку, такий результат ілюструє істотну трансформацію екологічних умов у ґрунті при підвищеній його твердості на глибині (так називана плужна підшва). Високі по модулю позитивні координати по компоненті 1 і високі, але негативні по компоненті 2 виділяють групу видів індикаторів якості ґрунту. Види цієї групи зустрічаються в умовах високого рівня ґрунтової структури та низької твердості ґрунту в товщі 0–50 см. До її складу входять *Hypochthonius luteus*, *Ceratozetes minutissimus*, *Protoribates capucinus*, *Tectocephus velatus* (неспеціалізовані форми), *Oppiella nova* (мешканці дрібних ґрунтових шпар).

Індикаторами негативних умов ґрунту, що виникли внаслідок порушення його структури і виражаються в збільшенні грудкуватості ґрунту, є види *Micropoppia minus* (глибокоґрунтові форми) і *Multioppia glabra* (мешканці дрібних ґрунтових шпар).

**ФІТОІНДИКАЦІЯ ВЛАСТИВОСТЕЙ СЕРЕДОВИЩА УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВОЇ МАКРОФАУНИ У ГЕОГРАФІЧНОМУ ТА ЕКОЛОГІЧНОМУ ПРОСТОРІ** – розглянуто методичні підходи оцінки просторової варіабельності маркерів екологічного простору ґрунтової фауни на ландшафтному рівні на прикладі аренних біогеоценозів долини р. Дніпро (у межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський»). Фітоіндикаційне оцінювання едафічних і кліматичних умов у досліджених біогеоценозах дозволяє скласти уявлення про діапазон мінливості екологічних режимів у межах вивченої катени. Для ординації метаугруповання ґрунтової макрофауни було застосоване неметричне багатовимірне шкалювання, яке вважається однією з найкращих і робастних процедур непрямої ординації. Було підтверджено статистичну вірогідність чотирьох вимірів. Вимір 1 найбільшою мірою може бути пояснений градієнтом умов трофності едафотопу, вимір 2 – вологістю, вимір 3 – режимом аерації ґрунту, 4 – кількістю карбонатів в ґрунті (рис. 14). Таким чином, тренди мінливості структури метаугруповання ґрунтової макрофауни чітко залежать від таких градієнтів, як трофність і вологість едафотопу. Групи ґрунтової макрофауни, які знаходять оптимальні умови за тих або інших режимів трофності й вологості, позначаються як трофоценоморфи та гігоморфи відповідно. Багатовимірні виміри 3 і 4 показують актуальність у структуруванні метаугруповання ґрунтової макрофауни таких факторів, як режим аерації едафотопу та карбонатність ґрунтів. Відповідно, можна виділити такі екоморфи

грунтових тварин, як *аероморфи* та *карбонатоморфи*. Роль вологості і трофності едафотопу цілком уписується в існуючі уявлення про організацію угруповань ґрунтової макрофауни. Оцінка екологічних режимів за допомогою фітоіндикаційних шкал дозволила встановити значення аерації та карбонатності ґрунтів у структуруванні угруповань ґрунтових тварин. Отриманий результат робить обґрунтованим виділення нових екоморф ґрунтових тварин – аероморф і карбонатоморф.

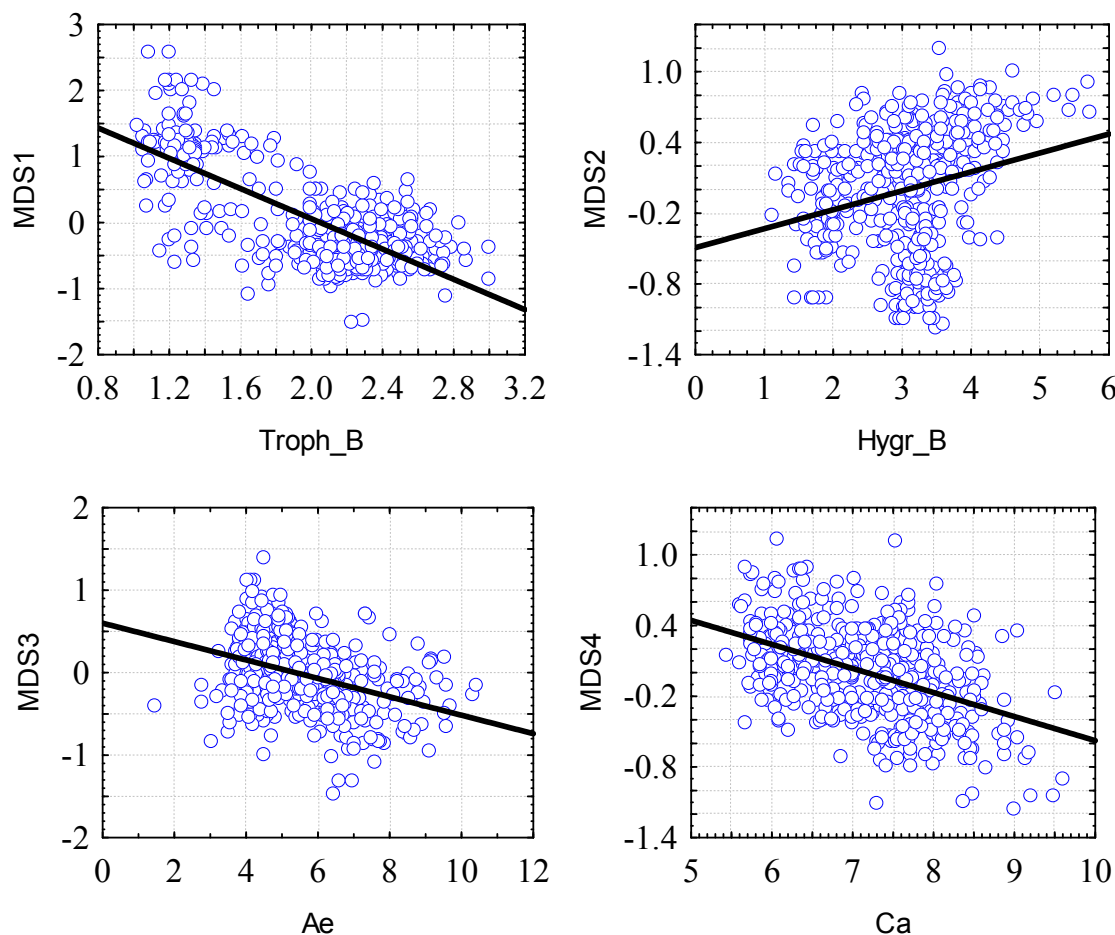


Рис. 14. Залежність багатовимірних шкал 1–4 від найбільш інформативних для їхнього визначення факторів середовища

**Умовні позначки:** Troph\_B – режим трофності едафотопу за О. Л. Бельгардом; Hygr\_B – режим вологості едафотопу за О. Л. Бельгардом; Ae – аерація едафотопу за Я.П. Дідухом; Ca – вміст карбонатів за Я.П. Дідухом

Аероморфи – екологічна група ґрунтових тварин, що поєднує тварин, які надають перевагу подібним умовам аерації ґрунту. Аналогічно екологічній класифікації рослин, серед представників ґрунтової макрофауни ми виділяємо аерофілів, субаерофілів, геміаерофобів і субаерофобів. Карбонатоморфи – екологічна група ґрунтових тварин, що поєднує тварин, які надають перевагу подібним умовам карбонатності ґрунту. Аналогічно екологічній класифікації рослин, серед представників ґрунтової макрофауни ми виділяємо карбонатофобів, акарбонатофілів, гемікарбонатофілів, карбонатофілів і гіперкарбонатофілів.

Таким чином, класичний катенарний підхід для вивчення ландшафтного та біогеоценотичного різноманіття був нами доповнений оцінкою екологічних режимів за допомогою фітоіндикаційного оцінювання та екоморфічного аналізу рослинного покриву. Виявлені ординати екологічних режимів виступають як градієнти, у просторі яких розглядається варіювання структури угруповань ґрунтових тварин. Інформаційно цінні маркери рослинного покриву (фітоіндикаційні шкали та рослинні екоморфи) можуть використовуватися як навчальні змінні для оцінки індикаційних властивостей тваринного населення ґрунтів. Екоморфи ґрунтових тварин відбивають основні аспекти структурної організації їх угруповань і можуть виступати як важливі індикатори властивостей і режимів ґрунту як середовища існування живих організмів.

## ВИСНОВКИ

У дисертації наведене теоретичне узагальнення і нове вирішення наукової проблеми ролі географічного та екологічного простору в організації угруповань ґрунтових тварин, що виявляється в розробці принципів та методів просторової екології цієї групи тварин як наукової основи охорони біологічного та ландшафтного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів за умов інтенсивного сільськогосподарського виробництва, рекультивації земель в умовах степового Придніпров'я. На основі виконаної роботи ми дійшли наступних висновків.

1. Послідовне застосування технік аналізу GNSFA розкриває особливості організації екологічної ніші тварин на масштабному рівні окремого біогеоценозу. Екологічна ніша мікромолюска *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) може бути описана за допомогою едафічних властивостей і властивостей рослинного покриву. За результатами ENFA-підходу встановлено, що молюски віддають перевагу ділянкам з високим вмістом у ґрунті гумусу, з більшою максимальною гігроскопічною вологістю та усадкою, але меншою температурою верхнього шару ґрунту. Карта преференції місцеперебувань є результатом перетворення дискретних точкових об'єктів у континуальну вірогіднісну змінну на основі відомостей про особливості екологічної ніші тварини.

2. Моделі точкових процесів можуть бути широко застосовані для дослідження просторового розподілу тварин або слідів їх активності на масштабному рівні окремого біогеоценозу або на ландшафтному рівні. Ці моделі описують два аспекти просторового варіювання: просторова гетерогенність або вплив коваріат (ефекти першого порядку) та міжточкові взаємодії (ефекти другого порядку). Комбінація інструментарію статистики точкових процесів та SEPATН-процедури дозволяє перевіряти гіпотези про причинно-наслідкові зв'язки, які генерують регулярні просторові паттерни екологічних явищ.

3. Індекс переваги місцеперебувань, установлений за допомогою ENFA-процедури, є континуальною моделлю екологічного простору виду, отриманою на основі точкових обліків, відомостей про просторове варіювання екогеографічних змінних та моделі факторної структури екологічної ніші тварини. Показано, що екогеографічні змінні, одержані на основі даних дистанційного зонду-

вання поверхні Землі (рельєфні показники та характеристики рослинного покриву), придатні для ефективного описання просторового розподілу тварин на ландшафтному рівні.

4. Оцінки за регресійними моделями трофотопу та гігротопу, а також ценотичних типів, де у якості змінних-предикторів використані ваги видів за вимірами NMDS1-NMDS8, дозволяють установити місце розташування центроїда ніші виду в екологічному просторі за відповідним градієнтом. Екоморфи, як цілісні екологічні групи, характеризуються нормальним законом розподілу кількісних екологічних характеристик, при цьому вся сукупність екоморф може являти собою суміш нормальних розподілів. Цілісність і однорідність конкретної екоморфи є свідченням того, що її існування визначається структурно-функціональною організацією біогеоценозу, отже, екоморфічна структура компонентів біогеоценозу є відбиттям його організації.

5. Екоморфічна ідентифікація виду несе інформацію про його ландшафтно-біогеоценотичні преференції в умовах географічного простору. Екоморфічні спектри конкретних угруповань павуків розкривають їх роль і місце в біогеоценозі в термінах, придатних для порівняння з іншими компонентами біогеоценозу. Угруповання павуків, як екологічно пластична і мобільна компонента біогеоценозу, можуть бути використані як індикатор стану та режимів екосистем в умовах антропогенного навантаження.

6. Сильватизація, яка викликає оптимізацію режиму зволоження та формування тіньової світлової структури лісового культурбіогеоценозу в умовах урбанізації, сприяє збільшенню чисельності та різноманіття ґрунтової макрофауни на рівні досліджуваної точки. Режим трофності едафотопу та представленість пратантів у рослинному покриві коригують відхилення видового багатства від рівня, який визначається чисельністю угруповання ґрунтової макрофауни.

7. Просторова організація ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу визначається просторовою варіабельністю властивостей ґрунту як середовища існування тварин і може бути представлена у термінах екоморф. Вирішення питання про співвідношення між структуралізмом та континуалізмом полягає у тому, що у екологічному просторі екологічні явища можуть мати дискретну природу та чіткі границі, а у географічному просторі екологічні явища мають континуальну природу та відсутність чітких границь.

8. Формування просторових паттернів угруповання орибатид сільськогосподарського поля обумовлене агрегатною структурою і твердістю ґрунту. Індикаторами якості ґрунту (високий рівень агрегатної структури та низький рівень твердості ґрунту) являються *Hypochthonius luteus*, *Ceratozetes minutissimus*, *Protoribates capucinus*, *Tectocepheus velatus* (неспеціалізовані форми), *Oppiella nova* (мешканці дрібних ґрунтових шпар). Індикаторами негативних умов, які виникли внаслідок порушення ґрунтової структури, є види *Micropippia minus* (глибокоґрунтові форми) і *Multioppia glabra* (мешканці дрібних ґрунтових шпар).



9. Просторові PCNM-змінні здатні пояснити 21,38 % мінливості структури угруповання орибатид. У просторовій компоненті варіювання угруповання орибатид встановлені три масштабних рівні – широкомасштабний, середньомасштабний та детальномасштабний. Найбільш детермінованими факторами середовища є паттерни просторової мінливості на середньо- та широкомасштабному рівнях. Загальний рівень залежності PCNM-змінних від факторів середовища дозволяє припустити істотну роль нейтральних механізмів у формуванні просторової організації угруповання орибатид. Найбільша роль нейтральних факторів характерна для детальномасштабної просторової компоненти.

10. На основі маркування властивостей екологічного простору фітоіндикаційними шкалами розширений перелік екоморф ґрунтової макрофауни та обґрунтоване виділення аероморф і карбонатоморф. Аероморфи – це екологічна група, що поєднує ґрунтових тварин, які надають перевагу подібним умовам аерації ґрунту. Вони представлені аерофілами, субаерофілами, геміаерофобами і субаерофобами. Карбонатоморфи – це екологічна група, що поєднує ґрунтових тварин, які надають перевагу подібним умовам карбонатності ґрунту. Аналогічно класифікації рослин, ми виділяємо карбонатобів, акарбонатобів, гемікарбонатобів, карбонатобів і гіперкарбонатобів.

### Список публікацій здобувача в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

#### Монографії

1. Жуков О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Доштові черв'яки (Lumbricidae): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, **О. М. Кунах**. – Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с. (*особистий внесок: аналітичний огляд, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
2. Прокопенко О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Павуки (Aranei): моногр. / О. В. Прокопенко, **О. М. Кунах**, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов // Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. – 340 с. (*особистий внесок: аналітичний огляд, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)
3. Жуков О. В. Розвиток ґрунтово-зоологічних досліджень у Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара / О. В. Жуков, **О. М. Кунах**, Т. М. Коломбар // Біогеоценологічні дослідження лісів степової зони України: колективна монографія. – Під ред. А. П. Травлєєва. – Дніпро: Вид-во «Свідлер А.Л.», 2016. – С. 35–53. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

#### Публікації у виданнях, які включені до наукометричних баз Web of Science та Scopus

4. **Kunah, O.N.** (2016). Functional and spatial structure of the urbotechnozem mesopedobiont community. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology, 24(2), 473–483. DOI <https://doi.org/10.15421/011664> **Web of Science Core Collection**
5. **Кунах О. М.** Геоморфологічні екогеографічні змінні, які визначають особливості екологічної ніші ваточника сирійського (*Asclepias syriaca* L.) / О. М. Кунах, О. С. Папка // Біологічний вісник МДПУ. – 2016. – №1. – С. 243–275. **Web of Science Core Collection** (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

6. **Kunah O.M.** Ecogeographical determinants of the ecological niche of the common milkweed (*Asclepias syriaca*) on the basis of indices of remote sensing of land images / O.M. Kunah, O.S. Papka // Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology. – 2016. – Vol. 24(1). – P. 78–86. **Web of Science Core Collection** (особистий внесок: підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
7. Yorkina N. Analysis of the spatial organization of *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) ecological niche in Technosols (Nikopol manganese ore basin, Ukraine) / N. Yorkina, K. Maslikova, **O. Kunah**, O. Zhukov // Ecologica Montenegrina. – 2018. – Vol. 17. – P. 29–45. **Scopus** (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
8. Zhukov, O.V., Pisarenko, P.V., **Kunah, O.M.**, Dichenko, O.J. (2015). Role of landscape diversity in dynamics of abundance of sugar beet pests population in Poltava region. Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology, 23, 1, 21–27. **Web of Science Core Collection** (особистий внесок: аналітичний огляд, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
9. Zhukov, A.V., **Kunah, O.N.**, Novikova, V.A., Ganzha, D.S. (2016). Phytointication estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, 6 (3), 91–117. **Web of Science Core Collection** (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
10. Zhukov, O.V., **Kunah, O.M.**, Taran, V.O., Lebedinska, M. M. (2016). Spatial variability of soils electrical conductivity within arena of the river Dnepr valley (territory of the natural reserve “Dniprovsko–Orilsky”). Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, 6 (2), 129–157. DOI: <http://dx.doi.org/10.15421/201646> **Web of Science Core Collection** (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
11. Zhukov, O.V., **Kunah, O.N.**, Novikova, V.A. (2016). 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. doi:10.15421/011604 **Web of Science Core Collection** (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
12. Zhukov, O., **Kunah, O.**, Dubinina, Y., Ganga, D., Zadorozhnaya, G. (2017). Phylogenetic diversity of plant metacommunity of the Dnieper river arena terrace within the “Dnieper-Orilskyi” nature reserve. Ekologia (Bratislava). 36 (4), 352–365. DOI:10.1515/eko-2017-0028 **Scopus** (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
13. Zhukov, O.V., **Kunah, O. M.**, Dubinina, Y.Y. (2017). Sensitivity and resistance of communities: evaluation on the example of the influence of edaphic, vegetation and spatial factors on soil macrofauna. Biosystems Diversity. 25(4), 328–341. doi:10.15421/011750 **Web of Science Core Collection** (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
14. Zhukov, O.V., **Kunah, O. M.**, Dubinina, Y.Y., Ganzha, D. S. (2017). Diversity and phytointication ability of plant community. Ukrainian Journal of Ecology. 7(4), 81–99. **Web of Science Core Collection** (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)
15. Андрищенко, А. Ю., Жуков, А. В., **Кунах, О. Н.** (2017). Отображение особенностей экологической ниши лебедя-шипуна, *Cygnus olor* (Anseriformes, Anatidae), на зимовках в водно-болотных угодьях Сиваша. Vestnik zoologii. Supplement. 34. 9–13. **Scopus** (особистий внесок: аналітичний огляд, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

**Публікації у наукових фахових виданнях України**

16. **Кунах О. М.** Динаміка угруповань ґрунтових тварин с позицій теорії нейтрального розмаїття / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – Донецьк: ДонНУ. – 2007. – Вип. 7. – С. 100–105. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
17. **Кунах О. Н.** Динамика сообществ почвенных животных с позиций теории нейтрального разнообразия / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Ґрунтознавство. – 2007. – Т. 8, № 3–4. – С. 100–105. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
18. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и организация животного населения байрака Яцев Яр/ А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 51–59. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
19. **Кунах О. Н.** Животное население почв придолинно-балочного ландшафта / О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель – Д.: Вид-во ДНУ, 2008. – Вип. 12. – С. 148–158. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
20. **Кунах О. Н.** Размерная структура популяций дождевых червей и теория нейтральности // Вісник Дніпропетровського університету. – 2008, вип. 16, т. 1. – С. 133–140. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
21. **Кунах О. Н.** Экологическая структура животного населения байрака Яцев Яр / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Е. В. Прокопенко, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 74–85. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
22. Прокопенко Е. А. Экологическая структура сообщества пауков (Araneae) байрака Войсковой / Е. А. Прокопенко, А. Е. Пахомов, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського університету. – 2009, вип. 17, т. 1. – С. 183–192. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
23. Жуков А. В. Фодересфера слепышей (*Spalax microphthalmus*) / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Т. П. Коновалова // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2010. – Вып. 10, № 1–С. 105–123. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
24. **Кунах О. Н.**, Коляда В. В. Отображение техноземов в географическом и экологическом пространствах // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2010, № 1. – С. 56–60. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
25. Пахомов А. Е. Пространственная организация системы пороёв слепыша *Spalax microphthalmus* / А. Е. Пахомов, **О. Н. Кунах**, Т. М. Коновалова, А. В. Жуков // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып. 2(21). – С. 106–117. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*
26. Жуков А. В. Ландшафтный аспект экологической ниши слепышей / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Т. М. Коновалова // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2011. – № 3. – С. 13–27. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

27. Жуков А. В. Педотурбационная активность слепышей (*Spalax microphthalmus*) как фактор пространственной организации пауков (Aranei) / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Е. В. Прокопенко, Т. М. Коновалова // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 2. – С. 28–35. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

28. Жуков А. В. Твердость дерново-литогенных почв на лессовидных суглинках / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах** // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011, № 1. – С. 63–69. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

29. **Кунах О. Н.** Влияние педотурбационной активности слепыша (*Spalax microphthalmus*) на целлюлозолитическую активность и электрическую проводимость почвы / О. Н. Кунах, Т. М. Коновалова, Е. В. Прокопенко // Вісник Донецького національного університету. Сер. А: Природничі науки, 2011, № 11. – С. 151–155. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

30. **Кунах О. Н.** Экологический аспект твердости почвы в пристенной дубраве / О. Н. Кунах, А. А. Балдин // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 65–74. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

31. **Кунах О. Н.**, Задорожна Г. А., Жуков А. В. ГИС-технологии и 3D-описание твердости почвы при рекультивации земель // III-й Всеукраїнський з'їзд екологів з міжнародною участю. Збірник наукових статей. Том. 1. – Вінниця: ВНТУ, 2011. – С. 184–187. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

32. Задорожная Г. А. Пространственная организация дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах / Г. А. Задорожная, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2012. – № 1 (12). – С. 226–237. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

33. Жуков А. В. Иерархическая организация экологического разнообразия растительности техноземов / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Г. А. Задорожная, Е. В. Андруевич // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2013. – Т. 9, № 4. – С. 37–47. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

34. Жуков А. В. Ландшафтная экология как основа пространственного анализа продуктивности агроценозов / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Г. А. Задорожная, Е. В. Андруевич // Екологія та ноосферологія. 2013. – Т. 24, № 1–2. – С. 68–80. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

35. Жуков А. В. Пространственное размещение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) и твердость почвы / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Т. М. Коновалова // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 1. – С. 3–15. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

36. Жуков А. В. Фракционирование пространственной вариации сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины / А. В. Жуков, А. Д. Штирц, Г. А. Задорожная, **О. Н. Кунах** // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № 1 (13). – С. 87–105. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

37. **Кунах О. Н.** Пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Грунтознавство. – 2013. – Т. 14, № 3–4 (23). – С. 76–97. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

38. **Кунах О. Н.** Пространственная организация сообщества почвенных мезопедобионтов в условиях рекреационной нагрузки в лесопарковом насаждении / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2013. – Том 3, № 3. – С. 274–286. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

39. **Кунах О. Н.** Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – Том 26 (65), № 3. – С. 107–126. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

40. **Кунах О. Н.** Фауна губоногих многоножек (Chilopoda) степного Приднпровья / О. Н. Кунах // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2013. – № 1(7). – С. 65–81. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

41. **Кунах О. Н.** Экоморфическая и пространственная организация мезопедобионтов лесопаркового насаждения в черте г. Днепропетровска / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Проблемы экології та охорони природи техногенного регіону. – 2013. – № 1 (13). – 106–121. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

42. **Кунах О. Н.** Экоморфическая проекция пространственной организации сообщества почвенной мезофауны / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вестник Харьковского национального университета. – 2013. – Вып. 18 (№1079). – С. 118–131. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

43. Пахомов А. Е. Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема / А. Е. Пахомов, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2013. 21(1). – С. 51–57. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

44. Штирц А. Д. Пространственная организация сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины [Текст] / А. Д. Штирц, Г. А. Задорожная, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2013. – Т. XXI, вып. 1. – С. 49–60. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

45. Андрусевич К. В. Экоморфическая организация сообществ мезопедобионтов как основа зоологической диагностики антропогенных почв / К. В. Андрусевич, А. В. Жуков, **О. Н. Кунах** // Вестник Харьковского национального университета. – 2014. – Вып. 22. – С. 86–97. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

46. Балюк Ю. А. Адаптивная стратегия отбора проб для оценки пространственной организации сообществ почвенных животных урбанизированных территорий на различных иерархических уровнях / Ю. А. Балюк, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков, Г. А. Задорожная, Д. С. Ганжа // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. – 2014. – № 4 (3). – С. 8–33. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

47. Жуков О. В. Просторове варіювання екоморфічної структури ґрунтової мезофауни лісопаркового насадження (на прикладі парку в межах м. Дніпропетровська) / О. В. Жуков, **О. М. Кунах**, Ю. О. Балюк // Вісник Львівського національного університету. Серія Біологічна. – 2014. – Вип. 65. – С. 224–237. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

48. Крамаренко С.С. Анализ паттернов пространственной организации популяций наземных моллюсков: подход с использованием методов геостатистики / С.С. Крамаренко, **О.Н. Кунах**, А.В. Жуков, Е.В. Андруевич // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. – 2014, вып. 18. – С. 5–40. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

49. **Кунах О. Н.** Зоо- и фитоиндикация роли автотрофной и гетеротрофной консорций в организации биогеоценоза / О. Н. Кунах, М. В. Трифанова, Д. С. Ганжа // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2014. – № 2. – С. 115–141. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

50. **Кунах О. Н.** Анализ маргинальности и пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Питання степового лісознавства та лісової рекультиваци земель. – 2014. – Вип. 43. – С. 103–115. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

51. **Кунах О. Н.** Экоморфическая организация сообществ пауков степной зоны Украины / О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко, А. В. Жуков // Ґрунтознавство. – 2014. – Т. 14, № 2. – С. 101–119. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

52. **Кунах О. Н.** Экоморфический аспект пространственной организации сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. Вып. 10. – С. 159–176. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

53. **Кунах О. Н.** Экоморфическое разнообразие и пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк, М. П. Федюшко // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2014. – №1 (33). – С. 32–41. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

54. Ганжа Д. С. Экоморфическая организация чернокленовников в псамофильной степи на арене р. Днепр / Д. С. Ганжа, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков, В. А. Новикова // Питання степового лісознавства та лісової рекультиваци земель. – Д. – 2015, вип. 44. – 110–126. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

55. Жуков А. В. Пространственная организация сообщества мезопедобионтов городской почвы [Текст] / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, Ю. А. Балюк // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2015. – Т. XXIII, вып. 1. – С. 46–57. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

56. Жуков О. В. Оцінка варіювання у просторі та часі рослинного покриву засобами дистанційного зондування Землі / О. В. Жуков, П. В. Писаренко, **О. М. Кунах**, О. Ю. Диченко // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. – 2015. – №2 (36). – С. 105–112. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

57. Жуков А. В. Экоморфическая организация сообществ мезопедобионтов дубняка со свежим разнотравьем на арене р. Днепр / А. В. Жуков, **О. Н. Кунах**, В. А. Новикова // Известия Харьковского энтомологического общества – 2015. – Т. XXIII, вып. 2. – С. 39–53. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

#### Публікації, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

58. **Kunakh O.** The soil mesofauna functional diversity under the environmental contamination // Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution. Proceedings of the III international young scientists conference. – Odesa. – 2007. – P. 122.

59. **Кунах О. Н.** Анализ размерной структуры популяций дождевых червей г. Днепропетровска // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – IV Міжнар. наук. конф. – Д.: ДНУ. – 2007. – С. 204–207.

60. **Кунах О. Н.** Трофические группы почвенной мезофауны центральной поймы р. Самара // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: Зб. матер. міжнародної наук. конф. – Запоріжжя, ЗНУ. – 2007. – С. 166–169.

61. **Кунах О. М., Жуков О. В.** Міра гігрофільності й гігроморфи ґрунтових тварин // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. – Матер. міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 227–228. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

62. **Кунах О. М., Шилкіна О. І.** Алометрична залежність між довжиною та масою тіла дощових черв'яків // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. – матер. міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 228–230. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

63. **Кунах О. М., Шилкіна О. І.** Стан угруповань дощових черв'яків в умовах урбанізації // Проблеми екології та екологічної освіти. – Мат. VII міжн. конф. – Кривий Ріг, 2008. – С. 93–95. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

64. Жуков О. В. Екологічна структура угруповань павуків урочища Круглик / О. В. Жуков, **О. М. Кунах**, Ю. О. Балюк, О. В. Прокопенко // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 150–152. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

65. **Кунах О. М.** Екологічна структура угруповань павуків заплави р. Самара / О. М. Кунах, О. В. Прокопенко, О. В. Жуков // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 160–162. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

66. Прокопенко О. В., **Кунах О. М., Жуков О. В.** Екологічна структура угруповань павуків заплави р. Оріль // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали V Міжнародної конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 169–171. (*особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків*)

67. **Кунах О. М.** Просторова екологія ґрунтових безхребетних. Матеріали наукової конференції за підсумками науково-дослідної роботи Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара за 2016 рік. – Дніпропетровськ, 2017. С. 131.



68. Жуков А. В., **Кунах О. Н.** Геоestatистический анализ электрической проводимости техноземов на экспериментальном участке рекультивации земель ДГАУ (г. Орджоникидзе) // Сучасний стан та проблеми розвитку сільськогосподарських меліорацій – Матеріал. міжнарод. науково-практичної конференції. – Дніпропетровськ, ДДАУ, 2010. – С. 105–107. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

69. Бондарь Г. А., Задорожная Г. А., **Кунах О. Н.**, Жуков А. В. ГИС-анализ экологической структуры растительности дерново-литогенных почв на лессовидных суглинках // Відновлення порушених природних екосистем: Матер. IV міжнар. наук. конф. (м. Донецьк, 18–21 жовтня 2011 р.) – Донецьк, 2011. – С. 56–60. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

70. Волкова Е. Н., Чорная В. И., Шульгина А. Е., **Кунах О. Н.** Геоestatистический анализ электропроводности почвы в парке им. Ю. Гагарина (г. Днепропетровск) // Регіональні екологічні проблеми. Матер. IV Між народ. наук. конф. – Одеса: ОДЕКУ. – 2011– С. 30–32. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

71. **Кунах О. М.**, Жуков О. В. Екологічна та географічна компоненти мінливості форми головної капсули мокриці *Trachelipus rathkei* // Тези VI Міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Д.: ДНУ. – 2011. – С. 191–192. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

72. Жуков А. В., **Кунах О. Н.**, Волошина Н. В., Андруевич Е. В. Экологическое разнообразие растительности техноземов // Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 31–41. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

73. Жуков А. В., Сумароков А. Н., **Кунах О. Н.**, Прокопенко Е. В. Разнообразие почвенной мезофауны на экспериментальном участке рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью // Рекультивация складних техноекосистем у новому тисячолітті: ноосферний аспект: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2012. – С. 144–149. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

74. Жуков О. В. Роль ландшафтного різноманіття в динамічності чисельності популяцій шкідників сільського господарства / О. В. Жуков, **О. М. Кунах** // Zoocenosis–2015. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems. The VIII International Conference. Ukraine, Dnipropetrovsk, DNU, 21–23.12.2015. – С. 159–163. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

75. **Кунах О. Н.** Иерархическая модель отбора проб для изучения пространственной организации сообществ почвенной мезофауны урбанизированных территорий / О. Н. Кунах, Ю. А. Балюк // Zoocenosis–2013. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах VII Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 22–25.10.2013 р. – С. 143–144. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

76. **Кунах О. Н.** Факторный анализ экологической ниши микромоллюсков *Vallonia pulchella* в дерново-литогенных почвах на красно-бурых глинах / О. Н. Кунах, Г. А. Задорожная, Е. В. Андруевич, А. В. Жуков // Zoocenosis–2013. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах VII Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 22–25.10.2013 р. – С. 142–143. (особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опра-



цювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

77. **Kunah O. N.** Spatial organization of a mesofauna community in an urbanozem / O. N. Kunah., A. V. Zhukov, J. A. Baluk // Проблемы почвенной зоологии. М.: Т-во научных изданий КМК. – 2014. – С. 131. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

78. Прокопенко Е. В. Экоморфическая организация сообществ пауков степной зоны Украины / Е. В. Прокопенко, **О. Н. Кунах**, А. В. Жуков // Проблемы почвенной зоологии. М.: Т-во научных изданий КМК. – 2014. – С. 174–176. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

79. **Kunah, O. N.**, Vanyarha, V. V. (2017). Functional and spatial organization of the urbotechnozem mesopedobionts community. Zoocenosis–2017. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems The IX International Conference. Ukraine, Dnipro, DNU, 20–22.11.2017. 58. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

80. **Кунах О. Н.**, Ванярха В. В. Разнообразие и экоморфическая структура мезопедобионтов арены реки Днепр // Актуальні питання медицини і біології (Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, Полтава, 30.05–01.06.2017 р.). Полтава. 2017. С. 65–65. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, частковий збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)*

#### **Публікації, які додатково відображають наукові результати дисертації**

81. **Кунах О. М.**, Гасо В. Я. Моніторинг навколишнього середовища. – Д.: РВВ ДНУ, 2008. – 52 с. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, формулювання висновків)*

82. **Кунах О. М.**, Пахомов О. Є. Основи екології людини: нав. посібник. – Д.: РВВ ДНУ, 2009. – 128 с. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури, формулювання висновків)*

83. **Кунах О. М.** Морфологія дощових черв'яків (Lumbricidae) / О. М. Кунах, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов – Д.: ФОП Дрига Т. В., 2010. – 52 с. *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків)*

84. Диченко О. Ю. Просторова агроекологія як основа прогнозу чисельності шкідників / О. Ю. Диченко, П. В. Писаренко, **О. М. Кунах**, О. В. Жуков. Навчальний посібник. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – 139 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.1014.4485 *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків)*

85. Трифанова М. В. Дослідження консортивних зв'язків у біогеоценозах та охорона природи / М. В. Трифанова, **О. М. Кунах**, О. В. Жуков. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2015. – 111 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.2038.4488 *(особистий внесок: аналітичний огляд, підбір та опрацювання літератури формулювання висновків)*

### АНОТАЦІЯ

**Кунах О.М. Просторова екологія ґрунтових тварин степового Придніпров'я.** – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття вченого ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 «Екологія». – Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара: Дніпро, 2018.

У дисертації розроблені принципи та методи просторової екології ґрунтових тварин, як наукової основи охорони біологічного та ландшафтного різноманіття, відновлення родючості ґрунтів за умов інтенсивного сільськогосподарського виробництва, рекультивації земель в умовах степового Придніпров'я. Обґрунтовані методичні підходи для оцінки просторового варіювання популяцій ґрунтових тварин на рівні біогеоценозу. Розроблено інструментарій для оцінки просторового варіювання точкових об'єктів. У якості маркерів екологічної ніші тварин на ландшафтному рівні обґрунтована система екогеографічних показників на основі даних дистанційного зондування Землі. Розроблена процедура оцінки положення видів тварин у екологічному просторі, який відповідає існуючими типологічними системами біогеоценотичного покриву степової зони України. Обґрунтоване уявлення про екоморфи ґрунтових тварин як структурні компоненти екологічного гіперпростору та фігуранти організації угруповань тварин у географічній проекції. Розроблені принципи та методи оцінки просторової варіабельності угруповань тварин на різних масштабних рівнях в умовах урбанізованого середовища. Розкриті значення екоморф у просторовій організації ґрунтової макрофауни на рівні біогеоценозу. Розроблені підходи до оцінки екологічного простору педобіонтів на основі фітоіндикації екологічних режимів.

**Ключові слова:** простір, ґрунтові тварини, екологія, екологічна ніша, екоморфи, просторова варіабельність, рекультивація, біоіндикація, збереження біорізноманіття

### АНОТАЦИЯ

**Кунах О. Н. Пространственная экология почвенных животных степного Приднепровья** – на правах рукописи.

Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.16 «Экология». – Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара: Днепр, 2018.

В диссертации разработаны принципы и методы пространственной экологии почвенных животных как научной основы охраны биологического и ландшафтного разнообразия, восстановления плодородия почв в результате интенсивного сельскохозяйственного производства, рекультивации земель в условиях степного Приднепровья. Обоснованы методические подходы для оценки пространственного варьирования популяций почвенных животных на уровне биогеоценоза. Разработан инструментальный для оценки пространственного варьирования точечных объектов. В качестве маркеров экологической ниши животных на ландшафтном уровне обоснована система экогеографических показателей, по-

лученных на основе данных дистанционного зондирования Земли. Обоснована процедура оценки положения видов животных в экологическом пространстве, которое отвечает типологической системе биогеоценотического покрова степной зоны Украины. Разработаны принципы и методы оценки пространственной вариабельности сообществ животных на разных масштабных уровнях в условиях урбанизированной среды. Раскрыто значение экоморф в пространственной организации почвенной макрофауны на уровне биогеоценоза. Разработаны подходы к оценке экологического пространства педобионтов на основе фитоиндикации экологических режимов. В диссертации впервые установлены пространственные паттерны микромоллюсков рекультивированных земель, которые обусловлены закономерной вариабельностью экологических режимов техноземов. Разработан алгоритм описания пространственной вариабельности точечных объектов и проверки гипотез о характере причинно-следственных связей, которые ее генерируют. Показано соотношение теории экологической ниши и теории нейтральности для объяснения организации сообществ герпетобионтных пауков, разработана технология оценки пространственной вариабельности сообществ почвенной макрофауны в условиях урбанизированной среды, обоснованы индикаторы качества и отрицательных свойств агроземов среди орибатид. Усовершенствован адаптивный алгоритм размещения экспериментальных полигонов в пространстве. Приобрели дальнейшее развитие представления об экоморфической структуре сообществ почвенных животных как маркера экологического пространства. Показано, что последовательное применение техник анализа GNSFA раскрывает особенности организации экологической ниши животных на масштабном уровне отдельного биогеоценоза. Экологическая ниша микромоллюска *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) может быть описана с помощью эдафических свойств и свойств растительного покрова. Показано, что модели точечных процессов могут быть широко применены для исследования пространственного распределения животных или следов их активности на масштабном уровне отдельного биогеоценоза или на ландшафтном уровне. Индекс преимущества местообитаний, установленный с помощью ENFA-процедуры, является континуальной моделью экологического пространства вида, которая получена на основе точечных учетов, сведений о пространственном варьировании экогеографических переменных и модели факторной структуры экологической ниши животных. Показано, что экогеографические переменные, полученные на основе данных дистанционного зондирования поверхности Земли (рельефные показатели и характеристики растительного покрова), пригодны для эффективного описания пространственного распределения животных на ландшафтном уровне. Экоморфы, как целостные экологические группировки, характеризуются нормальным законом распределения количественных экологических характеристик, при этом вся совокупность экоморф может представлять собой смесь нормальных распределений. Обосновано теоретическое положение, в соответствии с которым экоморфическая идентификация вида несет информацию о его ландшафтно-биогеоценотической преференции в условиях географического пространства. Экоморфические спектры конкретных сообществ

пауков раскрывают их роль и место в биогеоценозе в терминах, пригодных для сравнения с другими компонентами биогеоценоза. Сообщество пауков как экологически пластичная и мобильная компонента биогеоценоза может быть использовано в качестве индикатора состояния и режимов экосистем в условиях антропогенной нагрузки. Получены свидетельства того, что пространственная организация почвенной макрофауны на уровне биогеоценоза определяется пространственной вариабельностью свойств почвы как среды обитания животных и может быть представлена в терминах экоморф. Решение вопроса о соотношении между структурализмом и континуализмом состоит в том, что в экологическом пространстве экологические явления имеют дискретную природу и четкие границы, а в географическом пространстве экологические явления имеют континуальную природу и отсутствие четких границ. Показано, что формирование пространственных паттернов сообществ орибатид сельскохозяйственного поля обусловлено агрегатной структурой и твердостью почвы.

**Ключевые слова:** пространство, почвенные животные, экология, экологическая ниша, экоморфы, пространственная вариабельность, рекультивация, биоиндикация, охрана биоразнообразия

## ABSTRACT

Kunakh O.M. **Spatial ecology of steppe Dnipro region soil animals.** – The manuscript.

Thesis for the Degree of Doctor of Biological Sciences in specialty 03.00.16 "Ecology". – Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, 2018.

In the thesis, the principles and methods of soil animals spatial ecology as a scientific basis of the biological and landscape diversity protection, soil fertility restoration under conditions of intensive agricultural production, land reclamation in the conditions of steppe Dnipro region were worked out. Methodological approaches of the soil animals populations spatial variation estimation on the biogeocoenosis level were grounded. The tool of the point objects spatial variation estimation was developed. The ecogeographic indicators system was reasoned as the animals ecological niches markers at landscape level based on the remote sensing data. The procedure of estimating of the species position in ecological space that meets the existing typological systems of the biogeocenotic cover of steppe zone of Ukraine was developed. The conception of the soil animals ecomorphes as the structural components of ecological hyperspace and the animals community organization properties was worked out. Principles and methods for evaluating the animals community spatial variability at different scale levels in terms of urban environment were proposed. The importance of ecomorphes in the soil macrofauna spatial organization at biogeocoenosis level was revealed. The approaches of the pedobionts ecological space estimation based on the phytoindication evaluation of the ecological regimes were developed.

**Keywords:** space, soil animal ecology, ecological niche, ecomorphes, spatial variability, reclamation, bioindication, biodiversity

Підписано до друку 18.05.2018. Формат 60×84 1/16  
Папір друк. Ум. друк. арк. 2,44. Облік.-видав. арк. 3,65  
Наклад 100 прим. Зам. № 805/1033

Надруковано в типографії видавництва «Свидлер А.Л.»  
49041, м. Дніпро, а/с2493, тел./факс+38 (056) 776-39-16  
Ідентифікатор видавництва у системі ISBN: 627  
<http://svidler.dp.ua>