

УДК 622.882+631.425+631.427

ПОРІВНЯЛЬНА ОЦІНКА ОСОБЛИВОСТЕЙ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ НАЗЕМНИХ МОЛЮСКІВ У РІЗНИХ ТИПАХ ТЕХНОЗЕМІВ НІКОПОЛЬСЬКОГО МАРГАНЦЕВОРУДНОГО БАСЕЙНУ

А. В. БАБЧЕНКО, *здобувач*<http://orcid.org/0000s-0002-3491-931X>**Державний вищий навчальний заклад "Український державний хіміко-технологічний університет"***E-mail: lineanna83@gmail.com***Д. В. КОВАЛЕНКО**, *здобувач*<https://orcid.org/0000-0002-4746-4350>**Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького***E-mail: dashuliakovalenko30@gmail.com*<https://doi.org/10.31548/bio2019.03.008>

В статті на основі багаторічних досліджень вивчені особливості екологічних ніш угруповань наземних молюсків, які сформовані на рекультоземах Нікопольського марганцеворудного басейну. Дослідження проводились протягом 2012 – 2014 рр. на ділянці рекультивациі Нікопольського марганцеворудного басейну в м Покров. Показано, що електрична провідність ґрунту виступає як інформативний маркер просторового розміщення молюсків. В конкретних умовах інформаційна роль електричної провідності обумовлена варіабельністю режиму вологості, змінності режиму вологості, особливостями мінерального живлення та вмістом поживних речовин. Доведено, що агрегатна структура ґрунту є потужним джерелом інформації про екологічні умови, які визначають особливості екологічної ніші наземних молюсків рекультоземів. Найбільш чутливими до агрегатної структури є молюски виду *V. cylindrica*, дещо менш чутливими є *M. cartusiana* і найменш чутливими є *Ch. tridens*. Найбільш чутливі молюски до агрегатної структури педоземів, а найменш чутливі – до агрегатної структури дерново-літогенних ґрунтів на сіро-зеленій глині. У переважній кількості випадків молюски негативно реагують на збільшення вмісту в техноземах мілких агрегатних фракцій (розміром до 1 мм). До варіабельності твердості ґрунту найбільш чутливі молюски *Ch. tridens*, дещо менш чутливі – *M. cartusiana*, та найменш чутливі – *V. cylindrica*. Найбільше значення для визначення екологічної ніші молюсків має твердість дерново-літогенних ґрунтів на червоно-бурих глинах, а найменше – для техноземів на сіро-зеленій глині. Роль твердості ґрунту досить видоспецифічна. Фізіономічні типи рослинного покриву є інформаційно цінними предикторами властивостей екологічної ніші наземних молюсків біогеоценозів, сформованих на техноземах. Найбільшою мірою фізіономічна структура рослинного покриву визначає особливості екологічної ніші *M. cartusiana*, трохи менше – *Ch.*

tridens та найменш чутливий до структури рослинного покриву *B. cylindrica*. Збільшення проективного покриття злаків сприяє збільшенню чисельності молюсків. Відкрита поверхня ґрунту та мертвий покрив є негативними чинниками, що негативно впливають на наземних молюсків. Найбільш чутливими до екологічних режимів, встановлених за фітоіндикацією, є *M. cartusiana*. Цьому виду дещо поступається *B. cylindrica* та найменш чутливий молюск *Ch. tridens*. Найбільшою мірою молюски чутливі до екологічних режимів, які встановлюються на основі фітоіндикації, в педоземах, трохи менш чутливі – в техноземах на червоно-бурих глинах, та найменш чутливі – в техноземах на сіро-зелених глинах та на лесоподібних суглинках. Змінність режиму вологості негативно впливає на молюсків, у той час як сама вологість едафотопу здійснює позитивний вплив. Рівень мінералізації та термоклімат сприяють збільшенню чисельності молюсків.

Ключові слова: молюски, рекультивация, угруповання, популяції, екологічна ніша, едафічні фактори, рослинний покрив

Актуальність. Фактори довкілля, які впливають на розподіл видів, зазвичай просторово структуровані, тому угруповання мають також просторову структуру (Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., Legendre, P., Madi, N., and Wagner, H.H., 2018; Ettema, C., & Wardle, D.A., 2002; Thuiller, W., Lavorel, S., Midgley, G., Lavergne, S. Rebelo, T., 2004). Дослідження вибору наземними молюсками оселищ базуються на вивчені угруповань молюсків з просторово відмінних місць, які характеризуються специфікою рослинного та ґрунтового покриву (Martin, K., & Sommer, M., 2004; Millar, A. J., & Waite, S., 1999; Müller, J., Strätz, C., & Hothorn, T., 2005; Weaver, K. F., Anderson, T., & Guralnick, R., 2006). Гетерогенність просторового розміщення особин залежить від мінливості властивостей середовища, структурною і функціональною строкатістю біогеоценотичного покриву (Brind'Amour, A., Boisclair, D., Dray, Legendre, S., 2011; McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M., 2006). Найбільш істотними едафічними чинниками, які впливають на розміщення молюсків, є вміст у ґрунті кальцію, рН і механічний склад (Ondina, P., Hermida, J., Outeiro, A., & Mato, S., 2004), а також вміст обмінних катіонів і алюмінію (Ondina, P., Mato, S., Hermida, J., & Outeiro, A., 1998). Важливе значення має водний режим (Nekola, J. C., 2003), але, П. Ондина та спі-

вавт. (Ondina, P., Hermida, J., Outeiro, A., & Mato, S., 2004) показали, що відомості про вологість ґрунту в даний момент часу не завжди здатні пояснити розміщення молюсків у силу значної варіабельності цього показника. Ефективним підходом для оцінки впливу режиму вологості на молюсків є застосування методу фітоіндикації (Dvořáková, J., & Horsák, M., 2012; Horsák, M., Hájek, M., Tichý, L., Juříčková, L., 2007). Для оцінки преференції оселищ молюском *Vertigo geyeri* (Lindholm, 1925) у межах Польщі та Словаччини успішно були застосовані фітоіндикаційні шкали Елленберга (Schenkova, V., Horsák, M., Plesková, Z., Pawlikowski, P., 2012). Таким чином, розробка методів оцінки властивостей екологічних ніш живих організмів – це важлива наукова та практична проблема.

Аналіз останніх досліджень та публікацій. Ґрунтовий покрив є безперервним утворенням з розвинутою вертикальною і горизонтальною поверхневою неоднорідністю. Просторова неоднорідність – найважливіша властивість ґрунту, яка проявляється на різних масштабних рівнях організації педосфери. Дослідження на великомасштабному рівні дозволили встановити роль у просторовому розміщенні, чисельності та різноманітті угруповань молюсків едафічних факторів (Juříčková, L., Horsák, M., Cameron, R., Hylander, K., Mikovcová, A., Hlaváč, J. C., Rohovec, J., 2008; Nekola, J.

C., & Smith, T. M., 1999; Szybiak, K., Błoszyk, J., Koralewska-Batura, E., & Goldyn, B., 2009; Yorkina, N., Maslikova, K., Kunah, O., Zhukov, O., 2018; Yorkina, N., Zhukov, O., Chromysheva, O., 2019). Особливу увагу викликає проблема просторового масштабу та ієрархії діючих на молосків факторів (Bohan, D.A., Raybould, A., Mulder, C., Woodward, G., Tamaddoni-Nezhad, A., Bluthgen, N., Pocock, M.J.O., Muggleton, S., Evans, D.M., Astegiano, J., Massol, F., Loeuille, N., Petit, S., Macfadyen, S., 2013).

Оселище характеризується наявністю на деякій території ресурсів і умов для даного виду, в результаті чого стає можливою заселеність цієї території, включаючи його виживання й розмноження (Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L., 1997). Мета вивчення вибору місцеперебувань видами полягає у виявленні характеристик навколишнього середовища, які роблять місце придатним для існування виду (Calenge, C., & Basille, M., 2008; Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, A., Jullien, J. M., 2008). Відмінність між місцем життя і не місцем життя є очевидною після порівняння властивостей середовища існування ділянок де вид було знайдено з ділянками, на яких вид відсутній (Demidov, A.A., Kobets, A.S., Gritsan, Yu.I., Zhukov, A.V., 2013). Однак як це не парадоксально, але ділянки, де вид відсутній, встановити досить складно. Вид на даній ділянці може бути невстановлений через ряд причин. Це недосконалість методики обліку або він може бути відсутнім з історичних причин. Слід відзначити, що не тільки властивості навколишнього середовища можуть визначати місце існування.

Екологічна ніша є ефективною моделлю для опису вибору оселищ видом. За Дж. Хатчинсоном (Hutchinson, G. E., 1957; Hutchinson, G. E., 1965) під фундаментальною екологічною нішею розуміють увесь комплекс екологічних режимів, за яких

вид здатний успішно існувати і розмножуватися. Під реалізованою екологічною нішею розуміють положення виду в конкретному угрупованні, де його обмежують складні біоценотичні відносини. Фундаментальна екологічна ніша характеризує потенційні можливості виду, а реалізована – ту їх частину, яка може здійснитися в даних умовах при даній доступності ресурсу. Хатчинсон (Hutchinson, G. E., 1957; Hutchinson, G. E., 1965) визначає екологічну нішу як гіпероб'єм у багатовимірному просторі, обумовленому змінними навколишнього середовища, де вид потенційно може підтримувати життєздатність популяцій. Методично екологічна ніша може бути кількісно оцінена за допомогою інструментарію загального факторного аналізу системи екологічна ніша-середовище (*general Niche-environment system factor analysis* – GNESFA) (Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, A., Jullien, J. M., 2008). У основі факторного аналізу екологічних ніш знаходиться припущення, що види розподілені не випадково відносно екогеографічних змінних (Hirzel A. H., Guisan A., 2002). Екологічна ніша виду характеризується маргинальністю (De Angelo, C., Paviolo, A., Di Bitetti, M., 2011; Galparsoro, I., Borja, Á., Bald, J., Liria, P., Chust, G., 2009; Valle, M., Borja, Á., Chust, G., Galparsoro, I., Garmendia, J.M., 2011). Маргинальність – це відмінність видової медіани від глобальної медіани за відповідною екогеографічною змінною. Також екологічна ніша характеризується спеціалізацією. Спеціалізація – це видова дисперсія за екогеографічною змінною у порівнянні з глобальною дисперсією [Halstead, B.J., Wylie, G.D., Casazza, M.L., 2010; Hemery, L., Galton-Fenzi, B., Améziane, N., Riddle, M., Rintoul, S., Beaman, R., Post, A., Eléaume, M., 2011; Thiebot, J.-B., Lescroel, A., Pinaud, D., Trathan, P.N., Bost, C.-A., 2011). За результатами факторного аналізу еколо-

гічної ніші може бути знайдена адекватна карта преференції оселищ даним видом (Calenge, C., & Basille, M., 2008; Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, A., Jullien, J. M., 2008).

Мета дослідження – на основі багаторічних досліджень дослідити особливості екологічних ніш угруповань наземних

молюсків, які сформовані на рекультоземах Нікопольського марганцеворудного басейну.

Матеріали та методи. Дослідження проводились протягом 2012 – 2014 рр. на ділянці рекультивції Нікопольського марганцеворудного басейну в м Покров. Об'єктами дослідження були обрані дер-

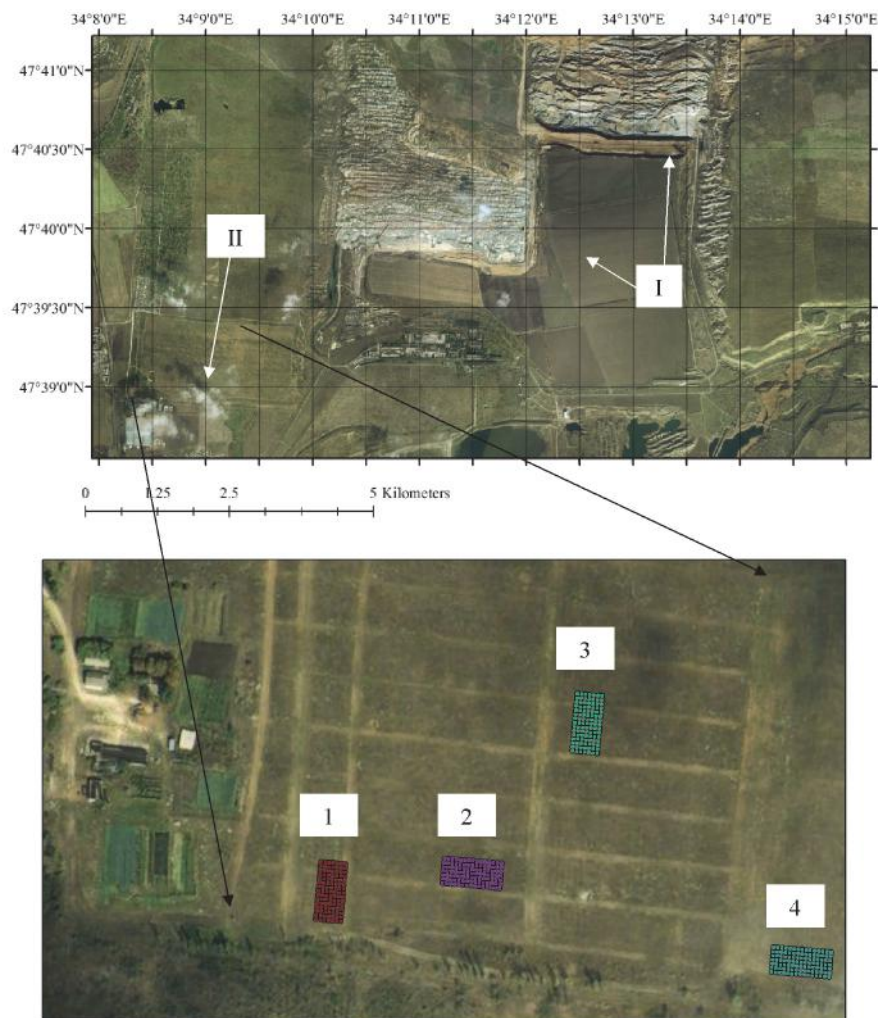


Рис. 1. Розміщення дослідних полігонів у межах Нікопольського марганцеворудного басейну: I. – Запорізький кар'єр з видобутку марганцевої руди; II. – дослідне поле з різними варіантами техноземів: 1. – дерново-літогенний ґрунт на лесоподібному суглинку; 2. – дерново-літогенний ґрунт на червоно-бурій глині; 3. – дерново-літогенний ґрунт на сіро-зеленій глині; 4. – педозем.

ново-літогенні ґрунти на червоно-бурих глинах, сіро-зелених глинах, лесоподібних суглинках та педозем (рис. 1). У межах кожного типу техноземів був розміщений дослідний полігон, який являє собою регулярну сітку, що складається з сайтів відбору проб розміром $0,5 \times 0,5$ м, відстань між якими становить 3 м і складається з 7 трансект по 15 проб. Відповідно його розміри становлять 18×42 м. Молосків збирали руками у три періоди – навесні (травень), влітку (червень) та восени (вересень).

Для вимірювання твердості техноземів був використаний ручний пенетрометр Eijkelkamp. Вимірювання електричної провідності ґрунту (*apparent soil electrical conductivity* – ECa) за допомогою сенсора HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, RI). Агрегатний склад ґрунтів встановлений методом сухого просіювання. При фітоіндикаційному оцінюванні шкали наведено за Я.П. Дідухом (Didukh, Ya.P., 2011). До едафічних фітоіндикаційних шкал належать показники гідроморф (Hd), змінності зволоження (fH), аерації (Ae), режиму кислотності (Rc), сольового режиму (Sl), вмісту карбонатних солей (Ca), вмісту засвоюваних форм азоту (Nt). До кліматичних шкал належать показники терморежиму (Tm), омброрежиму (Om), кріорежиму (Cr) і континентальності клімату (Kn). Крім зазначених, виділяється ще шкала освітлення (Lc), яку характеризують як мікрокліматичну шкалу. Теплові властивості ґрунтів індикуються шкалою терморежиму, а гідротермічні – шкалою омброрежиму.

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/>). Таксономія та номенклатура молосків наведена за базою даних Fauna Europea (de Jong, Y.S.D.M. (ed.), 2013; Fauna Europaea version 2.6. Web Service available online at <http://www.faunaeur.org>).

Видове визначення наземних молосків виконано за І. М. Ліхачевим та Є. С. Раммельмейером (Liharev, IM, Rammelmeyer, ES, 1952) і Н. В. Гураль-Сверловою і Р. І. Гуралем (Gural-Sverlova, N. V., Gural, R.I., 2012). Правильність таксономічних визначень перевірена професором С. С. Крамаренком.

Результати дослідження та їх обговорення. У межах досліджених техноземів було встановлено наявність чотирьох видів наземних молосків: *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828), *Monacha (Monacha) cartusiana* (O. F. Muller, 1774), *Chondrula tridens* (O. F. Muller, 1774), *Helix (Helix) lucorum* Linnaeus, 1758. Одержані результати за роки досліджень по вивчених типах техноземів дозволяють створити певне уявлення про особливості екологічних ніш наземних молосків як сукупності чинників навколишнього середовища, які визначають особливості просторового розміщення тварин та, відповідно, особливостей освоєння екологічного простору біогеоценозів, сформованих на основі штучних ґрунтоподібних утворень. Електрична провідність ґрунту на рівні окремих періодів для окремих видів може виступати як інформативний маркер просторового розміщення молосків, але якщо розглядати з боку регулярної повторюваності у якості ідентифікатора екологічної ніші, то така роль цього показника встановлена тільки для молоска *M. cartusiana* в умовах дерново-літогенних ґрунтів на лесоподібних суглинках (табл. 1).

У даному випадку вид негативно реагує на підвищені показники електричної провідності. Вірогідно, електрична провідність – це синтетичний показник, який чутливого реагує на варіації різноманітних ґрунтових властивостей (вологість, вміст розчинних солей у ґрунтовому розчині, агрегатна структура та ін.). Тому на рівні окремого типу технозему та у межах певного часового відрізка мінливість електрич-

ної провідності може бути асоційована з певною властивістю ґрунту, яка є визначальною для формування екологічних режимів, на які реагують молюски. У інші часові періоди превалюючим джерелом мінливості електричної провідності може бути інша властивість та, напрямок формальної залежності чисельності виду від електричної провідності, може змінюватися. Така різнонаправленність зв'язку призводить до того, що у середньому за досліджений

період тільки для одного типу ґрунту та одного виду встановлена регулярна залежність чисельності від електричної провідності. Таким чином, складна природа варіювання електричної провідності дозволяє відвести цьому показнику роль визначеного у часі локального маркера екологічної ніші наземних молюсків.

З іншого боку, невизначеність як інформаційного маркера компенсується легкістю вимірювання та, таким чином,

Едафічні маркери екологічної ніші молюсків в різних техноземах (2012 – 2014 рр.)

Предиктор	<i>B. cylindrica</i>				<i>Ch. tridens</i>				<i>M. cartusiana</i>			
	GG	LL	PZ	RB	GG	LL	PZ	RB	GG	LL	PZ	RB
Електрична провідність, дСм/м												
EC										↓		
Агрегатна структура, розмір агрегатів, в %												
> 0.25 мм		↑		↓					↓		↓	↓
0.25–0.5 мм								↓	↓	↓		↓
0.5–1 мм			↓	↓			↑	↓				
1–2 мм	↑		↓	↓	↓	↑				↑	↑	
2–3 мм			↓	↑	↓	↑				↑		
3–5 мм			↑	↑			↓					
5–7 мм		↑	↑		↑		↓				↓	
7–10 мм		↑		↓						↑	↓	
< 10 мм	↓	↓	↑									↑
Твердість ґрунту на глибині, в МПа												
0–5 см		↑		↓				↑		↑		
5–10 см		↑		↓	↓			↑		↑		
10–15 см		↑		↓	↓			↑		↑		
15–20 см			↑						↓	↑		
20–25 см				↑	↓			↑		↑	↑	
25–30 см							↑		↓	↑		
30–35 см							↑					↑
35–40 см					↓		↑					↑
40–45 см							↑	↑			↑	↑
45–50 см							↑					

Умовні позначки: ↑ – маргинальність екологічної ніші за цією ознакою перевищує середнє квадратичне відхилення серед маргинальностей за усіма ознаками; ↓ – аналогічно менше середнього квадратичного відхилення; GG – дерново-літогенні ґрунти на сіро-зелених глинах; LL – на лесоподібних суглинках; RB – на червоно-бурих глинах; PZ – педоземи

можливістю одержувати за короткий відрізок часу значний об'єм вимірювань, що особливо важливо для вирішення завдань відображення просторової мінливості екологічних властивостей. Слід також відзначити, що природу варіювання електричної провідності ґрунту в локальних умовах можна уточнити за допомогою кореляційних зв'язків цього показника з іншими вимірюваними властивостями екологічних режимів. Такий підхід дозволив показати, що в конкретних умовах інформаційна роль електричної провідності обумовлена варіабельністю режиму вологості, змінності режиму вологості, особливостями мінерального живлення та вмістом поживних речовин. Така деталізація одержана за рахунок фітоіндикаційних оцінок екологічних режимів. Такі оцінки є екологічно релевантними, але для їх одержання є певні методичні обмеження. Кількість видів у геоботанічному описі чітко детермінує обґрунтованість кількісної оцінки екологічного режиму на основі фітоіндикації. У свою чергу збільшення площі опису приводить до збільшення кількості видів у цьому описі. Інакше кажучи, існує найменша площа, менше якої неможливо статистично вірогідно встановити значення екологічних режимів фітоіндикаційними методами. Такого обмеження немає для інструментального вимірювання електричної провідності, але є інший недолік – не чітка інтерпретація цього показника. Тому поєднання як екологічно-релевантного джерела інформації про екологічні умови та методично довершеного засобу вимірювання дозволяють одержати спосіб відтворити просторові особливості варіювання екологічних режимів. Ця обставина також підтверджується тим, що практично в усіх випадках електрична провідність характеризується високим рівнем просторової залежності за результатами геостатистичного варіювання.

Агрегатна структура ґрунту є потужним джерелом інформації про екологічні умови, які визначають особливості екологічної ніші наземних молюсків рекультоземів. Найбільш чутливими до агрегатної структури є молюски виду *B. cylindrica* (18 значимих маркерів екологічної ніші), дещо менш чутливими є *M. cartusiana* (13 маркерів) і найменш чутливими є *Ch. tridens* (10 маркерів). Найбільш чутливі молюски до агрегатної структури педоземів, а найменш чутливі – до агрегатної структури дерново-літогенних ґрунтів на сіро-зеленій глині (ранжування за рівнем значимості агрегатної структури: $PZ > RB > LL > GG$). У переважній кількості випадків молюски негативно реагують на збільшення вмісту в техноземах мілких агрегатних фракцій (розміром до 1 мм). Молюск *M. cartusiana* більш чутлива до негативного впливу фракцій розміром до 0.5 мм, молюск *Ch. tridens* – до негативного впливу фракцій 0.5–1 мм, а *B. cylindrica* – до негативного впливу всього вказаного діапазону малих за розміром фракцій. Середні за розміром фракції як правило позитивно впливають на чисельність молюсків. Слід відзначити, що розміри агрегатів техноземів не є монотонною функцією певного ґрунотвірного або екологічного процесу. Деякі процеси утворення агрегатів можуть приводити до синхронного збільшення агрегатів різного розміру. Наприклад, макроагрегати можуть фізично розпадатися на агрегати з переважним розміром > 0.25 мм та (або) розміром 2–5 мм. У такому випадку ми статистично будемо спостерігати зворотні кореляції вмісту макроагрегатів з іншими та позитивну кореляцію між фракціями відповідно > 0.25 мм та 2–5 мм. Але ці процеси можуть мати різний екологічний відгук. Це викликає певну складність у пошуку екологічного оптимуму агрегатної структури як композитної змінної по відношенню до екологічної ніші молюс-

ків. Хоч у деяких випадках такий оптимум можна встановити. Наприклад, для *B. cylindrica* оптимальні умови в педоземах будуть у разі переважання агрегатів розміром 2–3 та 3–5 мм (різноспрямовані стрілки зустрічаються саме у цьому діапазоні). Для цього виду в техноземах на червоно-бурих глинах оптимум буде на межі агрегатів розміром 1–2 та 2–3 мм. Для техноземів на сіро-зелених глинах та на лесоподібних суглинках сприятливі умови для *B. cylindrica* формуються при зменшенні вмісту макроагрегатів. Оптимальні режими за іншими агрегатними фракціями встановити важко.

Для *Ch. tridens* оптимальні умови в техноземах на сіро-зелених глинах формуються при збільшеному вмісті агрегатів розміром 3–5 мм, на лесоподібних суглинках – розміром менше 1–2 мм, в педоземах – з розмірами більше 5–7 мм, на червоно-бурих глинах – більше 1 мм. Для *M. cartusiana* оптимальні умови в техноземах на сіро-зелених глинах формуються при збільшеному вмісті агрегатів розміром більше 0.5 мм, на лесоподібних суглинках – розміром 0.5–1 мм, в педоземах – з розмірами 0.25–1 мм, на червоно-бурих глинах – більше 1 мм.

До варіабельності твердості ґрунту найбільш чутливі молюски *Ch. tridens* (15 значимих маркерів екологічної ніші), дещо менш чутливі – *M. cartusiana* (13 значимих маркерів) та найменш чутливі – *B. cylindrica* (7 маркерів). Найбільше значення для визначення екологічної ніші молюсків має твердість дерново-літогенних ґрунтів на червоно-бурих глинах, а найменше – для техноземів на сіро-зеленій глині (ранжування за рівнем значимості твердості ґрунту: $RB > LL > PZ > GG$). Але роль твердості ґрунту досить видоспецифічна. Так, молюск *B. cylindrica* не чутливий до варіабельності твердості техноземів на сіро-зелених глинах, але вкрай чутливий до твердості інших типів техноземів до глибини 20–25 см. У свою

чергу *Ch. tridens* не чутливий до твердості техноземів на лесоподібних суглинках, але чутливий до варіабельності твердості техноземів на сіро-зелених та на червоно-бурих глинах до глибини 20–25 см та до твердості педоземів від 25–30 до 50 см. Молюск *M. cartusiana* реагує на твердість усіх типів техноземів, але найбільш чутливий до твердості дерново-літогенних ґрунтів на лесоподібних суглинках.

Фізіономічні типи рослинного покриття є інформаційно цінними предикторами властивостей екологічної ніші наземних молюсків біогеоценозів, сформованих на техноземах (табл. 1). Найбільшою мірою фізіономічна структура рослинного покриття визначає особливості екологічної ніші *M. cartusiana* (12 значимих маркерів екологічної ніші), трохи менше – *Ch. tridens* (10 маркерів) та найменш чутливий до структури рослинного покриття *B. cylindrica* (9 маркерів). Загалом, як бачимо, роль рослинного покриття співрозмірно важлива для усіх досліджених видів наземних молюсків.

Слід відзначити, що суттєво вища роль у визначенні просторового варіювання популяцій молюсків для дерново-літогенних ґрунтів на сіро-зелених глинах, для яких встановлено 13 фізіономічних маркерів екологічних ніш молюсків. Для інших техноземів таких маркерів усього 5–6. Таким чином, за важливістю фізіономічної структури рослинного покриття для наземних молюсків можна встановити такий ряд: $GG > RB = PZ > LL$. Фізіономічний тип I найчастіше формує сприятливі умови для наземних молюсків. Це вказує на те, що збільшення проективного покриття індикаторної групи типу I – злаків – сприяє, як правило, збільшенню чисельності молюсків. У свою чергу, відкрита поверхня ґрунту та мертвий покрив є негативними чинниками, що негативно впливають на наземних молюсків. Цей результат можна перефра-

2. Рослинні маркери екологічної ніші молюсків в різних техноземах (2012 – 2014 рр.)

Предиктор	<i>B. cylindrica</i>				<i>Ch. tridens</i>				<i>M. cartusiana</i>			
	GG	LL	PZ	RB	GG	LL	PZ	RB	GG	LL	PZ	RB
Фізіономічні типи												
Тип I	↑			↑	↑				↑			↑
Тип II	↑	↓	↓			↑					↓	↓
Тип III					↑	↓	↑		↑		↑	↑
Тип IV	↑					↑		↓				↓
Тип V	↓			↓	↓				↓	↓		
Тип VI	↓				↓		↓		↓		↓	
Фітоіндикаційні оцінки екологічних факторів												
Ae												
Ca		↑	↓									
Cr		↓	↓				↑				↑	
fH	↓						↓				↓	
Hd			↓				↑	↓	↓		↑	
Kn											↓	↑
Lc			↑						↑	↑		
Nt	↑								↑			
Om	↓			↓	↓			↑				
Rc		↓	↓	↑		↓		↑	↑	↓		↑
Sl			↑					↑				↑
Tm						↑		↑		↑		↑

Умовні позначки: ↑ – маргинальність екологічної ніші за цією ознакою перевищує середнє квадратичне відхилення серед маргинальностей за усіма ознаками; ↓ – аналогічно менше середнього квадратичного відхилення; GG – дерново-літогенні ґрунти на сіро-зелених глинах; LL – на лесоподібних суглинках; RB – на червоно-бурих глинах; PZ – педоземи

зувати, що збільшення загалом живого рослинного покриву сприяє розвитку чисельності угруповання молюсків. Інші фізіономічні типи рослинності (II–IV) впливають на наземних молюсків контекстно-залежно: у деяких випадках сприяють збільшенню чисельності, у деяких, навпаки, гальмують. При чому ця різнонаправленість проявляє себе як на міжвидовому рівні, так і на видовому рівні в контексті різних типів техноземів.

Рослинність у аспекті фітоіндикаційних оцінок середовища також є інформативним предиктором екологічних ніш наземних молюсків техноземів. Найбільш чутли-

вими до екологічних режимів, встановлених за фітоіндикацією, є *M. cartusiana* (15 значимих маркерів екологічної ніші). Цьому виду дещо поступається *B. cylindrica* (14 маркерів) та найменш чутливий молюск – *Ch. tridens* (11 маркерів). Найбільшою мірою молюски чутливі до екологічних режимів, які встановлюються на основі фітоіндикації, в педоземах, трохи менш чутливі – в техноземах на червоно-бурих глинах, та найменш чутливі – в техноземах на сіро-зелених глинах та на лесоподібних суглинках ($PZ > RB > GG = LL$).

У цілому за період досліджень молюски не чутливі до режиму аерації техноземів,

що з урахуванням їх високої чисельності вказує на оптимальність умов існування за цим показником. До вмісту карбонатів чутливі тільки *B. cylindrica*, але характер впливу цього фактору різнонаправлений: позитивний в технозомах на лесоподібних суглинках та негативний в педоземах. Збільшення показників кріоклімату вказує на тенденцію зменшення чисельності популяції *B. cylindrica*, у той час як для інших молюсків угруповання відбувається збільшення чисельності. Змінність режиму вологості негативно впливає на молюсків, у той час як сама вологість едафотопу здійснює позитивний вплив. Режим кислотності дуже часто впливає на молюсків, але характер цього впливу залежить від типу техноземів. Так, збільшення кислотності техноземів на лесоподібних суглинках та в педоземах негативно впливає на молюсків, а в технозомах на червоно-бурих глинах та меншою мірою – на сіро-зелених глинах, навпаки, сприяє збільшенню чисельності молюсків. Рівень мінералізації та термоклімат сприяють збільшенню чисельності молюсків.

Висновки

Електрична провідність ґрунту виступає як інформативний маркер просторового розміщення молюсків. У конкретних умовах інформаційна роль електричної провідності обумовлена варіабельністю режиму вологості, змінності режиму вологості, особливостями мінерального живлення та вмістом поживних речовин.

Агрегатна структура ґрунту є потужним джерелом інформації про екологічні умови, які визначають особливості екологічної ніші наземних молюсків рекультоземів. Найбільш чутливими до агрегатної структури є молюски виду *B. cylindrica*, дещо менш чутливими є *M. cartusiana* і найменш чутливими є *Ch. tridens*. Найбільш чутливі молюски до агрегатної структури педоземів, а найменш чутливі – до агрегатної структури дерново-літогенних ґрунтів

на сіро-зеленій глині. У переважній кількості випадків молюски негативно реагують на збільшення вмісту в технозомах мілких агрегатних фракцій (розміром до 1 мм).

До варіабельності твердості ґрунту найбільш чутливі молюски *Ch. tridens*, дещо менш чутливі – *M. cartusiana*, та найменш чутливі – *B. cylindrica*. Найбільше значення для визначення екологічної ніші молюсків має твердість дерново-літогенних ґрунтів на червоно-бурих глинах, а найменше – для техноземів на сіро-зеленій глині. Роль твердості ґрунту досить видоспецифічна.

Фізіономічні типи рослинного покриття є інформаційно цінними предикторами властивостей екологічної ніші наземних молюсків біогеоценозів, сформованих на технозомах. Найбільшою мірою фізіономічна структура рослинного покриття визначає особливості екологічної ніші *M. cartusiana*, трохи менше – *Ch. tridens* та найменш чутливий до структури рослинного покриття *B. cylindrica*. Збільшення проєктивного покриття злаків сприяє збільшенню чисельності молюсків. Відкрита поверхня ґрунту та мертвий покрив є негативними чинниками, що негативно впливають на наземних молюсків.

Найбільш чутливими до екологічних режимів, встановлених за фітоіндикацією, є *M. cartusiana*. Цьому виду дещо поступається *B. cylindrica* та найменш чутливий молюск *Ch. tridens*. Найбільшою мірою молюски чутливі до екологічних режимів, які встановлюються на основі фітоіндикації, в педоземах, трохи менш чутливі – в технозомах на червоно-бурих глинах, та найменш чутливі – в технозомах на сіро-зелених глинах та на лесоподібних суглинках. Змінність режиму вологості негативно впливає на молюсків, у той час як сама вологість едафотопу здійснює позитивний вплив. Рівень мінералізації та термоклімат сприяють збільшенню чисельності молюсків.

References

1. Bohan, D.A., Raybould, A., Mulder, C., Woodward, G., Tamaddon-Nezhad, A., Bluthgen, N., Pocock, M.J.O., Muggleton, S., Evans, D.M., Astegiano, J., Massol, F., Loeuille, N., Petit, S., Macfadyen, S. (2013). Networking agroecology: integrating the diversity of agroecosystem interactions. *Adv. Ecol. Res.*, 49, 1–67.
2. Brind'Amour, A., Boisclair, D., Dray, Legendre, S. (2011). Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix. *Ecological Applications* 21, 363–377.
3. Calenge, C., & Basille, M. (2008). A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology*, 252(4), 674–685.
4. Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, A., Jullien, J. M. (2008). The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology*, 89, 555–566.
5. Caruso T., Taormina M., Migliorini M. (2012). Relative role of deterministic and stochastic determinants of soil animal community: a spatially explicit analysis of oribatid mites. *J. Anim. Ecol.*, 81(1), 214–221. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01886.x.
6. De Angelo, C., Paviolo, A., Di Bitetti, M. (2011). Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*). *The Upper Paraná Atlantic Forest. Divers. Distrib.*, 17, 422–436.
7. Demidov, A.A., Kobets, A.S., Gritsan, Yu.I., Zhukov, A.V. (2013). Spatial agricultural ecology and soil recultivation. Dnepropetrovsk: A.L. Svidler Press. DOI: 10.13140/RG.2.1.5175.5040
8. Didukh, Ya.P., 2011; The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentre.
9. Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., Legendre, P., Madi, N., and Wagner, H.H. (2018). *Adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. R package version 0.3-2. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>
10. Dvořáková, J., & Horsák, M. (2012). Variation of Snail Assemblages in Hay Meadows: Disentangling the Predictive Power of Abiotic Environment and Vegetation. *Malacologia*, 55(1), 151–162.
11. Ettema, C., & Wardle, D.A. (2002). Spatial soil ecology. *Trends in Ecology, Evolution*. 17(4), 177–183. DOI:[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02496-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02496-5)
12. Galparsoro, I., Borja, A., Bald, J., Liria, P., Chust, G. (2009). Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*) on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis. *Ecol. Model.*, 220, 556–567.
13. Gural-Sverlova, N. V., Gural, R.I. (2012). Identification book of the terrestrial molluscs of Ukraine. Lviv. (In Ukrainian).
14. Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25(1), 173–182.
15. Halstead, B.J., Wylie, G.D., Casazza, M.L. (2010). Habitat suitability and conservation of the giant gartersnake (*Thamnophis gigas*) in the Sacramento Valley of California. *Copeia*, 591–599.
16. Hemery, L., Galton-Fenzi, B., Améziiane, N., Riddle, M., Rintoul, S., Beaman, R., Post, A., Eléaume, M. (2011). Predicting habitat preferences for *Anthometrina adriani* (Echinodermata) on the East Antarctic continental shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 441, 105–116.
17. Hirzel A. H., Guisan A. (2002). Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modeling. *Ecological Modelling*, 157(2–3), 331–341.
18. Horsák, M., Hájek, M., Tichý, L., Juříčková, L. (2007). Plant indicator values as a tool for land mollusc autecology assessment. *Acta Oecologica*, 32(2), 161–171.
19. Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology. 22, 415–427.
20. Hutchinson, G. E. (1965). The niche: an abstractly inhabited hypervolume. The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven, Yale Univ. Press.
21. Juříčková, L., Horsák, M., Cameron, R., Hylander, K., Mikovcová, A., Hlaváč, J.C., Rohovec, J. (2008). Land snail distribution patterns within a site: The role of different calcium sources. *European Journal of Soil Biology*, 44, 172–179.
22. Liharev, IM, Rammelmeyer, ES (1952). Terrestrial mollusks fauna of the USSR. M. L. : Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 600.

23. Martin, K., & Sommer, M. (2004). Relationships between land snail assemblage patterns and soil properties in temperate-humid forest ecosystems. *Journal of Biogeography*, 31(4), 531–545.
24. McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 178–184.
25. Millar, A. J., & Waite, S. (1999). Mollusks in coppice woodland. *Journal of Conchology*, 36, 25–48.
26. Müller, J., Strätz, C., & Hothorn, T. (2005). Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris. *European Journal of Forest Research*, 124(3), 233–242.
27. Nekola, J. C. (2003). Large-scale terrestrial gastropod community composition patterns in the Great Lakes region of North America. *Diversity and Distributions*, 9(1), 55–71.
28. Nekola, J. C., & Smith, T. M. (1999). Terrestrial gastropod richness patterns in Wisconsin carbonate cliff communities. *Malacologia*, 41(1), 253–270.
29. Ondina, P., Hermida, J., Outeiro, A., & Mato, S. (2004). Relationships between terrestrial gastropod distribution and soil properties in Galicia (NW Spain). *Applied Soil Ecology*, 26(1), 1–9.
30. Ondina, P., Mato, S., Hermida, J., & Outeiro, A. (1998). Importance of soil exchangeable cations and aluminium content on land snail distribution. *Applied Soil Ecology*, 9(1), 229–232.
31. Schenková, V., Horsák, M., Plesková, Z., Pawlikowski, P. (2012). Habitat preferences and conservation of Vertigo geyeri (Gastropoda: Pulmonata) in Slovakia and Poland. *Journal of Molluscan Studies*, 78, 105–111.
32. Szybiak, K., Błoszyk, J., Koralewska-Batura, E., & Goldyn, B. (2009). Small-scale distribution of wintering terrestrial snails in forest site: relation to habitat conditions. *Polish Journal of Ecology*, 57(3), 525–535.
33. Thiebot, J.-B., Lescroel, A., Pinaud, D., Trathan, P.N., Bost, C.-A. (2011). Larger foraging range but similar habitat selection in non-breeding versus breeding subAntarctic penguins. *Antarctic Science*, 23, 117–126.
34. Thuiller, W., Lavorel, S., Midgley, G., Laverigne, S., Rebelo, T. (2004). Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for Leucadendron taxa. *Ecology* 85, 1688–1699.
35. Valle, M., Borja, Á., Chust, G., Galparsoro, I., Garmendia, J.M. (2011). Modelling suitable estuarine habitats for *Zostera noltii*, using Ecological Niche Factor Analysis and Bathymetric LiDAR. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 94, 144–154.
36. Weaver, K. F., Anderson, T., & Guralnick, R. (2006). Combining phylogenetic and ecological niche modeling approaches to determine distribution and historical biogeography of Black Hills mountain snails (Oreohelidae). *Diversity and Distributions*, 12(6), 756–766.
37. Yorkina, N., Maslikova, K., Kunah, O., Zhukov, O. (2018). Analysis of the spatial organization of *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) ecological niche in Technosols (Nikopol manganese ore basin, Ukraine). *Ecologica Montenegrina*, 17, 29–45.
38. Yorkina, N., Zhukov, O., Chromysheva, O. (2019). Potential possibilities of soil mesofauna usage for biodiagnostics of soil contamination by heavy metals. *Ekológia (Bratislava)*, 38 (1), 1–10. DOI:10.2478/eko-2019-0001

SUMMARY

A. V. Babchenko, D. V. Kovalenko. *Comparative analysis of the terrestrial mollusks ecological niches features in different types of the tehnosols within Nikopol manganese ore basin. Biological Resources and Nature Managment. 2019. 11, №3–4. P.70–83. <https://doi.org/10.31548/bio2019.03.008>*

Abstract. *On the basis of many years of research we studied features of ecological niches of communities of terrestrial molluscs, which are formed on rekultozems Nikopol manganese ore basin. The studies were conducted during 2012–2014 yy. on site remediation of Nikopol manganese ore basin in Pokrov. It has been shown that the electrical conductivity of the soil serves as an informative marker of the spatial distribution of landsnails. In specific terms informational role of electrical conductivity due to the variability of the humidity*

mode, humidity variation mode features mineral food and nutrient content. It is proved that the aggregate structure of the soil is an important source of information on environmental conditions, which define the characteristics of the ecological niche of terrestrial molluscs. Most sensitive to the aggregate structure landsnails species are B. cylindrica, are somewhat less susceptible M. cartusiana and are least susceptible Ch. tridens. The most sensitive to landsnails pedozemov aggregate structure, and the least susceptible – to the

структура почвы является значительным источником информации об экологических условиях, которые определяют особенности экологической ниши наземных моллюсков рекультоземов. Наиболее чувствительными к агрегатной структуре являются моллюски вида *B. cylindrica*, несколько менее чувствительными являются *M. cartusiana* и наименее чувствительными являются *Ch. tridens*. Наиболее чувствительные моллюски к агрегатной структуре педоземов, а наименее чувствительны – к агрегатной структуре дерново-литогенных почв на серо-зеленой глине. В преобладающем числе случаев моллюски отрицательно реагируют на увеличение содержания в техноземах мелких агрегатных фракций (размером до 1 мм). К вариабельности твердости почвы наиболее чувствительны моллюски *Ch. tridens*, несколько менее чувствительны – *M. cartusiana*, и наименее чувствительны – *B. cylindrica*. Наибольшее значение для определения экологической ниши моллюсков имеет твердость дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах, а меньше всего – для техноземов на серо-зеленой глине. Роль твердости почвы довольно видоспецифична. Физиономические типы растительного покрова являются информационно ценными предикторами свойств экологической ниши наземных моллюсков биогеоценозов, сформированных на техноземах. В наибольшей степени физиономическая структура растительного покрова определяет особенности экологической ниши *M. cartusiana*, немного меньше – *Ch. tridens* и наименее чувствительным к структуре растительного покрова является *B. cylindrica*. Увеличение проективного покрытия злаков способствует увеличению численности моллюсков. Открытая поверхность грунта и мертвый покров являются негативными факторами, которые отрицательно влияют на наземных моллюсков. Наиболее чувствительными к экологическим режимам, установленным с помощью фитоиндикации, являются *M. cartusiana*. Этому виду несколько уступает *B. cylindrica* и наименее чувствительным является моллюск *Ch. tridens*. В наибольшей степени моллюски чувствительные к экологическим режимам, которые устанавливаются на основе фитоиндикации, в педоземах, немного менее чувствительны – в техноземах на красно-бурых глинах, и наименее чувствительны – в техноземах на серо-зеленых глинах и на лессовидных суглинках. Изменчивость режима влажности отрицательно влияет на моллюсков, в то время как сама влажность эдафотопы оказывает положительное влияние. Уровень минерализации и термоклимат содействуют увеличению численности моллюсков.

гической ниши *M. cartusiana*, немного меньше – *Ch. tridens* и наименее чувствительным к структуре растительного покрова является *B. cylindrica*. Увеличение проективного покрытия злаков способствует увеличению численности моллюсков. Открытая поверхность грунта и мертвый покров являются негативными факторами, которые отрицательно влияют на наземных моллюсков. Наиболее чувствительными к экологическим режимам, установленным с помощью фитоиндикации, являются *M. cartusiana*. Этому виду несколько уступает *B. cylindrica* и наименее чувствительным является моллюск *Ch. tridens*. В наибольшей степени моллюски чувствительные к экологическим режимам, которые устанавливаются на основе фитоиндикации, в педоземах, немного менее чувствительны – в техноземах на красно-бурых глинах, и наименее чувствительны – в техноземах на серо-зеленых глинах и на лессовидных суглинках. Изменчивость режима влажности отрицательно влияет на моллюсков, в то время как сама влажность эдафотопы оказывает положительное влияние. Уровень минерализации и термоклимат содействуют увеличению численности моллюсков.

Ключевые слова: моллюски, рекультивация, сообщество, популяции, экологическая ниша, эдафические факторы, растительный покров

Отримано 03.06.2019 р.