

УДК 574.34

# СТІЙКІСТЬ УГРУПОВАНЬ МОЛЮСКІВ ТЕХНОЗЕМІВ НІКОПОЛЬСЬКОГО МАРГАНЦЕВОРУДНОГО БАСЕЙНУ

Д. В. КОВАЛЕНКО, аспірант\*

<https://orcid.org/0000-0002-4746-4350>

E-mail: dashuliakovalenko30@gmail.com

Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького

<https://doi.org/10.31548/bio2019.03.007>

У роботі встановлені закономірності стійкості угруповань наземних молюсків за Ляпуновим, які існують на штучних ґрунтоподібних конструкціях у межах Нікопольського марганцеворудного басейну, а саме на педоземах та на дерново-літогенних ґрунтах на червоно-бурій глині, на сіро-зеленій глині та на лесоподібних суглинках. Дослідження проводились протягом 2012 – 2014 рр. на ділянці рекультивациі Нікопольського марганцеворудного басейну в м. Покров. За основу опису динаміки угруповання взяті каскадні рівняння Лотки – Вольтерра. Між чисельністю видів існує позитивний кореляційний зв'язок, наявність якого можна пояснити спільними рисами екології наземних молюсків у цілому. Характер міжвидових зв'язків має свою специфіку залежно від типу біогеоценозу. У результаті дослідження встановлено, що найбільш стабільні угруповання наземних молюсків формуються на дерново-літогенних ґрунтах на лесоподібних суглинках, а найменш стійкі – на дерново-літогенних ґрунтах на сіро-зелених глинах та педоземах. Для дерново-літогенних ґрунтів встановлений найбільший міжсезонний розбіг показників стійкості. Більш стійкі угруповання в весняно-літній період, менш стійкі – в літньо-осінній період. Найбільш регулярним фактором стійкості угруповання є негативна автокореляція видів угруповання, найчастіше це панівний вид *V. cylindrica*. Міжвидові взаємодії здійснюють як стабілізаційний так і дестабілізаційний впливи, що становить специфіку динаміки угруповань кожного типу техноземів. Перспективним напрямом досліджень можна вважати оцінку функціональної ролі наземних молюсків у структурі угруповань мезопедобіонтів техноземів. Пізнання закономірностей динаміки угруповань наземних молюсків сприятиме розв'язанню питань управління функціональними властивостями моделей рекультоземів.

*Ключові слова:* наземні молюски, техноземи, рекультивациа, угруповання, динаміка, стійкість

**Актуальність.** Стійкість екологічних угруповань залежить від у меншій мірі трьох компонентів структури угруповання: різноманіття (видового багатства), видо-

вої композиції та патернів взаємодії між видами (Ives et al., 2003). Взаємозв'язок між різноманіттям та стабільністю угруповання є ключовим аргументом на користь

\* Науковий керівник – доктор біологічних наук, професор О. В. Жуков

збереження екологічного (Ehrlich, Daily, 1993; Tilman, Downing, 1994). Роль різноманіття в стійкості угруповання тісно пов'язана з видовою композицією та патернами взаємодії між видами (Tilman, 1996; Hooper, Vitousek 1997, Tilman et al., 1997). Композиція є важливою, тому що присутність певних видів в угрупованні може змінити те, як угруповання може реагувати на специфічні впливи середовища (Frank, McNaughton, 1991). Патерни взаємодій між видами важливі, через те, що реакції окремих видів на пертурбації середовища залежать не тільки від прямого впливу пертурбацій на народжуваність та смертність, а також і від непрямих впливів на чисельність інших видів в угрупованні (May, 1974; Holt, 1977; Paine, 1980; Pimm, 1984).

Здатність екосистеми повертатися у стаціонарний стан після пертурбації розглядають як прояв її стійкості (May, 1974; Harwell et al., 1977; Pimm, 1984). Це положення відповідає теорії стійкості Ляпунова, тому такі системи, які повертаються у рівноважний стан після виведення з нього, називаються *L*-стійкими (Pimm, 1984). Стійкість характеризує екосистему як ціле (Loreau, Behere, 1999). У реальних екосистемах популяції ніколи не можуть знаходитися у стаціонарному стані із приводу стохастичності флуктуацій довкілля (Ives, 1995). Кількісна оцінка стабільності екосистем на основі повернення до рівноважного стану є звичайним підходом як в емпіричних, так і теоретичних дослідженнях (Arnoldi et al., 2018). Пульсуюча пертурбація є прийнятною моделлю для багатьох природних порушень, таких як повені, лісові пожежі, спалахи захворювань та широко застосована для дослідження експериментальних екосистем. Типовим є вивчення короткочасного повернення до рівноважного стану, оскільки існують практичні труднощі у збиранні довготри-

валів часових рядів даних (Steiner et al., 2006; Downing, Leibold, 2010; Hoover et al., 2014; Wright et al., 2015).

**Мета дослідження** – встановити закономірності стійкості угруповань наземних молюсків за Ляпуновим, які існують на штучних ґрунтоподібних конструкціях у межах Нікопольського марганцеворудного басейну, а саме на педоземах та на дерново-літогенних ґрунтах на червоно-бурій глині, на сіро-зеленій глині та на лесоподібних суглинках.

**Матеріали та методи досліджень.** Дослідження проводились протягом 2012 – 2014 рр. на ділянці рекультивациі Нікопольського марганцеворудного басейну в м Покров. Експериментальна ділянка з вивчення оптимальних режимів сільськогосподарської рекультивациі була створена 1968 – 1970 рр. на зовнішньому відвалі Запорізького марганцеворудного кар'єру. Об'єктами дослідження були обрані дерново-літогенні ґрунти на червоно-бурих глинах, сіро-зелених глинах, лесоподібних суглинках та педозем. У межах кожного типу техноземів був розміщений дослідний полігон, який являє собою регулярну сітку, що складається із сайтів відбору проб розміром 0,5 × 0,5 м, відстань між якими становить 3 м і складається з 7 трансект по 15 проб. Відповідно його розміри становлять 18 × 42 м.

Динамічну поведінку популяції можна характеризувати за допомогою швидкості зміни чисельності, яка може бути встановлена через чисельне диференціювання ряду чисельності популяції:

$$\frac{\Delta x_{i,j}}{\Delta t} = x_{i+1,j} - x_{i,j},$$

де  $x_i$  та  $x_{i+1}$  чисельність  $j$ -ї популяції в моменти часу  $i$  та  $i+1$  відповідно. Часовий лаг  $i$  складає час між обліками весна-літо та літо-осінь. Для дослідження динаміки угруповання на предмет стійкості за Ляпуновим необхідні наступні етапи

(Sumarokov, Zhukov, 2006). По-перше, динаміка угруповання повинна бути описана в термінах диференціальних рівнянь. По-друге, на підставі системи диференціальних рівнянь будується динамічна матриця угруповання (одна або декілька, залежно від кількості стаціонарних станів). Динамічна матриця угруповання складається з коефіцієнтів часткових похідних, тому цей екологічний термін в термінах класичної математики зветься Якобіаном. Потім на основі отриманих матриць обчислюються критерії стійкості угруповання, на підставі яких робиться висновок про характер його стійкості (Zhukov, Gubanova, 2015).

За основу опису динаміки угруповання взяті каскадні рівняння Лотки – Вольтерра, що у загальному мають вигляд (Chen, Cohen, 2001):

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i * (r_i + f(\frac{x_i}{K}, \dots, x_j)),$$

де  $dx_i/dt$  – швидкість зміни популяції;  $x_i$  – щільність популяції;  $r_i$  – максимальна швидкість росту;  $K$  – гранична щільність популяції, вище якої швидкість росту стає негативною;  $f$  – функціональна залежність кількісних змін показників популяції від щільності популяцій, що входять до складу угруповання. Характер математичної форми  $f$  може відбивати екологічну специфіку взаємодії, звідки й виникають різновиду рівняння Лотки-Вольтерра. У формі  $f$  можна врахувати конкуренцію, хижацтво, мутуалізм і т. ін. (Chen, Cohen, 2001)[3].

Для описання динаміки реального угруповання крім якісної відповідності математичної форми специфіці взаємодії як важливий критерій включається вимога оптимальності моделі. Критерій оптимальності має на увазі деяке співвідношення між точністю опису реальних даних, кількістю змінних у моделі та складністю їх взаємозв'язку. Інакше, зі збільшенням кількості предикторів і

складності взаємозв'язку можна одержати добрий формальний опис явища, але таке рішення буде складно інтерпретувати якісно [25]. Для опису кількісної динаміки структури угруповання молюсків застосовані каскадні моделі Лотки – Вольтерра (Chen, Cohen, 2001):

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} = & a_0 + a_1N_1 + a_2N_2 + a_3N_3 + \\ & + a_4N_1^2 + a_5N_2^2 + a_6N_3^2 + a_7N_1N_2 + \\ & + a_8N_1N_3 + a_9N_2N_3 \end{aligned}$$

де  $N_1, N_2, N_3$  – чисельність видів;  $a_0, \dots, a_9$  – регресійні коефіцієнти.

Моделю передбачає оцінку лінійних впливів чисельності видів угруповання (логарифмовані чисельності видів  $N_1, N_2, N_3$ ) на швидкість зміни чисельності досліджуваного виду ( $\frac{dN_1}{dt}$ ), а також нелінійних впливів (коефіцієнти  $a_4, a_5, a_6$ ) та взаємодії впливів видів (коефіцієнти  $a_7, a_8, a_9$ ).

Функціональна залежність кількісних змін показників популяції від щільності популяцій, що входять до складу угруповання має вигляд поліному другого ступеню. Коефіцієнти взаємодії між видами можуть бути встановлені за допомогою нелінійної регресійної моделі (метод найменших квадратів, метод оцінювання – Левенберга – Марквардта). Попередній аналіз для більш простої лінійної моделі показав, що вона неадекватно описує залежність, оскільки регресійні залишки характеризувались значною асиметрією.

Система рівнянь другого ступеня має рішення, які відповідають стаціонарним станам динамічної системи. В околицях цих станів система може бути лінеаризована і таким чином представлена у вигляді Якобіану (умовно позначається як  $A$ ), власне число якого вказує на стійкість (негативне значення) або нестійкість (позитивне значення) стаціонарного стану (Sumarokov, Zhukov, 2007). Стійкість може бути оцінена як:

$$Resilience = -1 \lambda_1(A),$$

де  $A$  – Якобіан,  $\lambda_1$  – найбільше власне число матриці.

Швидкість відхилення системи від стаціонарного стану внаслідок впливу характеризується таким поняттям, як реактивність. Вона може бути обчислена в такий спосіб (Neubert, Caswell, 1997):

$$Reactivity = \lambda_1((A + A^T)/2),$$

де  $A$  – Якобіан,  $\lambda_1$  – найбільше власне число матриці. Якщо  $\lambda_1(A) < 0$ , а  $\lambda_1((A + A^T)/2) > 0$ , то система є стійкою, але реактивною. Тому пертурбації, не настільки важливо, якими малими за розмірами вони є, перш ніж затихнути, будуть збільшуватися. Реактивність є мірою поведінки системи при  $t \rightarrow 0$  і доповнює еластичність, що є мірою поведінки системи при  $t \rightarrow \infty$ . Якщо система є реактивною, то після виведення з рівноважного стану величина відхилення буде збільшуватися. Це відхилення характеризується максимальною величиною і часом його досягнення. Еластичність і реактивність є мірами, які визначають амплітуду відхилення системи в невірноваженому стані. Еластичність чисельно збігається з нахилом траєкторії системи при прагненні часу до нескінченності. Реактивність чисельно збігається з нахилом траєкторії поведінки системи при прагненні часу до нуля (Neubert, Caswell, 1997; Zhukov, Gubanova, 2015).

**Результати дослідження та їх обговорення.** Варіювання чисельності молюсків в просторі та часі у межах досліджених полігонів певним чином пов'язане. Попарне порівняння вказує на те, що між чисельністю видів існує позитивний кореляційний зв'язок, наявність якого можна пояснити спільними рисами екології наземних молюсків у цілому. Цей результат підтверджується розрахунками коефіцієнтів кореляції чисельності видів (табл. 1). У цілому по усім полігонам та за період досліджень найбільшим кореляційним

зв'язком характеризується пара видів *Ch. tridens* та *M. cartusiana*. Характер міжвидових зв'язків має свою специфіку залежно від типу біогеоценозу. Так, на сіро-зелених глинах найбільшим кореляційним зв'язком характеризується пара *B. cylindrica* та *M. cartusiana*, а кореляція між *B. cylindrica* та *Ch. tridens* має зворотний знак.

Для угруповання наземних молюсків лесоподібних суглинків характерні позитивні кореляційні зв'язки. Найбільший зв'язок встановлений між *B. cylindrica* та *M. cartusiana*. Рівень узгодженості динаміки молюсків в педоземах суттєво нижчий, ніж в інших типах техноземів. Між чисельністю молюсків в цьому типі техноземів існує статистично вірогідний кореляційний зв'язок тільки між *M. cartusiana* та *Ch. tridens*. У червоно-бурих глинах статистична вірогідна кореляція встановлена для пари видів *M. cartusiana* та *Ch. tridens*, а також пари *M. cartusiana* та *B. cylindrica*.

Кореляція чисельності може бути результатом подібного реагування популяцій молюсків на впливи екологічних факторів, а також може виникати як результат міжвидових взаємодій. Слід відзначити, що встановлені кореляційні коефіцієнти є статистично вірогідними, але дуже малими за модулем. Це свідчить про встановлені тільки у загальному вигляді залежності між чисельностями тварин в техноземах. Ми можемо припустити, що реальні екологічні зв'язки можуть бути значно більш складними. Складність може виражатися у нелінійності взаємозв'язків, зміні характеру зв'язків у часі, більш складному характері взаємодій, ніж попарні стосунки між видами. Проте встановлена наявність статистично вірогідних зв'язків чисельності видів молюсків вказує на наявність узгодженої їх динаміки, що свідчить про формування системних властивостей угруповань тварин, які виникли в техногенних місцезалежностях. Слід також

**Кореляційні матриці чисельності моллюсків (верхня напівматриця – коефіцієнти кореляції Пірсона для логарифмованих даних, нижня напівматриця – коефіцієнти кореляції Спірмена для даних без трансформації) (наведені тільки вірогідні коефіцієнти кореляції для  $p < 0,05$ )**

Види	<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>Ch. tridens</i>
Загалом			
<i>B. cylindrica</i>	1.00	0.10	0.09
<i>M. cartusiana</i>	0.12	1.00	0.18
<i>Ch. tridens</i>	0.10	0.18	1.00
Сіро-зелені глини			
<i>B. cylindrica</i>	1.00	0.27	-0.08
<i>M. cartusiana</i>	0.26	1.00	0.11
<i>Ch. tridens</i>	-	0.12	1.00
Лесоподібні суглинки			
<i>B. cylindrica</i>	1.00	0.19	0.11
<i>M. cartusiana</i>	0.22	1.00	0.10
<i>Ch. tridens</i>	0.13	0.12	1.00
Педоземи			
<i>B. cylindrica</i>	1.00	-	-
<i>M. cartusiana</i>	-	1.00	0.17
<i>Ch. tridens</i>	-	0.17	1.00
Червоно-бурі глини			
<i>B. cylindrica</i>	1.00	0.10	-
<i>M. cartusiana</i>	0.10	1.00	0.27
<i>Ch. tridens</i>	-	0.27	1.00

зауважити не тільки на ту обставину, що техноземі повністю були створені людиною у процесі технологічної діяльності, але й на те, що техноземи зазнавали сільськогосподарського застосування і формування перелогу відбувається тільки декілька років. Механічний обробіток ґрунту в процесі сільськогосподарського застосування земель залишає можливості життя тільки для мікромоллюсків. У свою чергу періодичне знищення рослинного покриву, сівозміна, механічне розпушення ґрунту робили ці ділянки вкрай екстремальними для життя наземних моллюсків. Відновлення рослинного покриву, його формування високим різноманіттям

видів рослин, створили умови для існування угруповання моллюсків та формування тісних екологічних зв'язків, які формують передумови для виникнення в екосистемі властивості стійкості.

Стійкість угруповання є функцією цілісності системи. Наявність властивості стійкості є умовою стабільної та ефективної функціональної активності угруповання. В умовах рекультивативації земель та відновлення родючості рекультоземів важливим аспектом функціональної активності угруповань живих організмів є виконання ними екосистемних сервісів та активізація динаміки перетворення штучного ґрунтоподібного тіла, яким на

початкових етапах існування є рекультоземи – утворення, які за своїми властивостями та структурою повністю відповідають природним аналогам.

Положення про стійкість як властивість екосистеми у цілому дозволяє нам результати оцінки стійкості тільки угруповання наземних молосків транслювати на екосистему в цілому. Інакше кажучи, стійкість кожної підсистеми цілісної системи є індикатором стійкості екосистеми у цілому. Це положення є наслідком уявлення про цілісність екосистем та наявність у них фрактальних властивостей, що виявляється у тому, що частина меншого масштабного рангу у цілому повторює властивості частини більш високого масштабно-рангу, або усїєї системи в цілому.

Важливим етапом виявлення властивостей стійкості угруповання є встановлення залежності швидкості зміни чисельності видів угруповання у часі від стану угруповання у даний момент часу. Динамічні рівняння для молосків ділянки рекультивациі встановлені від'ємні статистично вірогідні регресійні коефіцієнти, які вказують вплив того самого виду на швидкість зміни його чисельності. Такий результат свідчить на негативний зворотний зв'язок чисельності виду у її динаміці. Регресійні моделі пояснюють 17–51 % варіабельності швидкості зміни чисельності молоска *B. cylindrica* у період весна-літо. Поряд з від'ємною автокореляцією цього виду, на динаміку його чисельності впливають як інші лінійні так і нелінійні компоненти. В угрупованні на сіро-зелених глинах, лесоподібних суглинках та на педоземах статистично вірогідним є вплив нелінійної складової рівня чисельності *B. cylindrica* ( $BC^2$ ). Для угруповання на червоно-бурих глинах статистично вірогідним є нелінійний вплив чисельності *M. cartusiana* ( $MC^2$ ). Слід також відзначити вплив взаємодій чисельностей деяких видів на динаміку *B. cylindrica*. Так, статистично вірогід-

ним є вплив взаємодії *B. cylindrica* та *M. cartusiana* для угруповань на сіро-зелених та на червоно-бурих глинах. Впливовою є взаємодія *B. cylindrica* та *Ch. tridens* в сіро-зелених глинах.

Регресійні моделі описують 19–42 % варіабельності чисельності *B. cylindrica* у часовий відрізок літо-осінь. Статистично вірогідним є лінійний вплив чисельності *Ch. tridens* в сіро-зелених глинах. Нелінійна складова чисельності *B. cylindrica* проявляє себе в лесоподібних суглинках та в педоземах. Взаємодія чисельності *B. cylindrica* та *M. cartusiana* є статистично вірогідним предиктором зміни чисельності *B. cylindrica* в угрупованні, яке сформоване на червоно-бурій глині. Взаємодія *M. cartusiana* та *Ch. tridens* проявляє себе в лесоподібних суглинках.

Структура реагування чисельності *B. cylindrica* досить подібна у весняно-літній та літньо-осінній періоди. Для першого з них статистично вірогідними є 9 предикторів, для другого – 8. Переважні за модулем предиктори залишаються незмінними, варіюють тільки мінорні за своїм впливом фактори. Важливо зазначити, що варіабельність чисельності *B. cylindrica* залежить як чисельності самого виду, так і інших видів в угрупованні. Характер впливу є комплексний – лінійний та нелінійний, а також динаміка *B. cylindrica* залежить від попарних взаємодій цього виду з іншими, або інших видів угруповання між собою. Регресійні моделі здатні пояснити 52–74 % варіабельності чисельності *M. cartusiana* в весняно-літній період (табл. 1). Поряд зі стабільною статистично вірогідною складовою, яка вказує на значну від'ємну автокореляцію чисельності цього виду, на динаміку *M. cartusiana* впливає і його нелінійна складова чисельності ( $MC^2$ ). Також впливовою є взаємодія чисельностей *B. cylindrica* та *M. cartusiana* в угрупованнях, які сформовані в біотопі на педоземі та червоно-бу-

рій глині. У літньо-осінній період регресії здатні пояснити 43–66 % варіабельності чисельності *M. cartusiana*. Слід відзначити лінійний вплив на чисельність цього виду моллюска *Ch. tridens* в сіро-зелених глинах, а також нелінійний вплив чисельності *B. cylindrica* у цьому ж біотопі. У свою чергу, нелінійний вплив *M. cartusiana* на динаміку чисельності цього виду встановлений тільки для педоземів та червоно-бурих глин. Міжвидова взаємодія *B. cylindrica* та *M. cartusiana* здійснює вплив на швидкість змін чисельності *M. cartusiana* в червоно-бурій глині, а взаємодія *M. cartusiana* та *Ch. tridens* впливає у сіро-зеленій глині.

Рівень залежності швидкості змін чисельності *M. cartusiana* подібний у весняно-літній та літньо-осінній періоди. В обидві періоди статистично вірогідними є по 9 предикторів. Важливу роль відіграють як лінійні, так і нелінійні фактори динаміки. Також слід відзначити взаємодію між видами, яка впливає також і на динаміку чисельності *M. cartusiana*. Нелінійну складову впливу *M. cartusiana* на динаміку змін чисельності цього ж виду можна пояснити як наявністю полегшення у разі опанування новими ресурсами, так і взаємною конкуренцією між представниками одного виду. Таким чином, результати проведених статистичних розрахунків вказують на наявність складних екологічних взаємозв'язків в угрупованні наземних моллюсків на рекультоземах, які проявляють себе в особливостях динаміки *M. cartusiana*. Регресійні моделі здатні пояснити 43–65 % варіабельності чисельності *Ch. tridens* у весняно-літній період (табл. 1). Поряд зі стабільно статистично вірогідною складовою, яка вказує на значну від'ємну автокореляцію чисельності цього виду, на динаміку *Ch. tridens* впливає і його нелінійна складова чисельності ( $ChT^2$ ), а також нелінійні складові чисельності *B. cylindrica* ( $BC^2$ ) та *M. cartusiana* ( $MC^2$ ) для угруповання в лесоподібних суглинках. Також

впливовою є взаємодія чисельності *B. cylindrica* та *M. cartusiana* в угрупованнях, які сформовані в біотопі на лесоподібному суглинку. Встановлений вплив на динаміку *Ch. tridens* взаємодіє цього виду з *B. cylindrica* в педоземі. У літньо-осінній період регресії здатні пояснити 48–70 % варіабельності чисельності *Ch. tridens*. Слід відзначити лінійний та нелінійний вплив на чисельність цього виду моллюска *B. cylindrica* в сіро-зелених глинах. У свою чергу, нелінійний вплив *Ch. tridens* на динаміку чисельності цього виду встановлений тільки для педоземів та лесоподібних суглинків. Міжвидова взаємодія *B. cylindrica* та *Ch. tridens* здійснює вплив на швидкість змін чисельності *Ch. tridens* в лесоподібному суглинку. Рівень залежності швидкості змін чисельності *Ch. tridens* суттєво відмінний у весняно-літній та літньо-осінній періоди. У весняно-літній період рівень детермінації динаміки значно вищий, ніж в літньо-осінній, оскільки у весняно-літній період встановлено 13 статистично-вірогідних предикторів, а в літньо-осінній – тільки 8. Важливу роль відіграють як лінійні, так і нелінійні фактори динаміки. Також слід відзначити взаємодію між видами, яка впливає також і на динаміку чисельності *Ch. tridens*. Нелінійну складову впливу *Ch. tridens* на динаміку змін чисельності цього ж виду можна пояснити як наявністю полегшення у разі опанування новими ресурсами, так і взаємною конкуренцією між представниками одного виду. Таким чином, результати проведених статистичних розрахунків вказують на наявність складних екологічних взаємозв'язків в угрупованні наземних моллюсків на рекультоземах, які проявляють себе в особливостях динаміки *Ch. tridens*.

Динамічні рівняння для видів угруповання дозволяють створити систему рівнянь, які у сукупності характеризують динамічні особливості угруповання. Рівняння мають другий ступінь, тому від-

повідна система може мати два рішення, тобто динамічна система може мати два рівноважних (стаціонарних) стани. Значення чисельності видів, за яких швидкість зміни чисельності дорівнюють нулю, маркують стаціонарний стан динамічної системи. Ці значення повинні знаходитися у реалістичних межах: не повинні мати від'ємні значення або не набувати нереально високих значень.

Стаціонарний стан може бути оцінений на предмет стійкості. Якщо при виведенні зі стаціонарного стану система намагається у нього повернутися, то таку систему можна оцінити як стійку. Якщо після виведення система не може повернутися у стаціонарний стан – то у системи немає стійкості. Крім стійкості стаціонарний стан може бути охарактеризований реактивністю. Реактивною буде така стійка система, у якій навіть малий зов-

нішній вплив викликає значні відхилення від стаціонарного стану раніше, ніж система потім у нього повернеться.

У стаціонарних точках нелінійна функція може бути охарактеризована системою лінійних часткових похідних, або якобіаном. Значення власного числа якобіану функції в стаціонарному стані указує на стійкість системи. Якщо найбільше власне число має від'ємне значення, то така система є стійкою. Ермітова частина якобіана вказує на наявність властивості реактивності. Позитивне найбільше власне число ермітової частини вказує на наявність властивості реактивності. Комплексне значення власних чисел вказує на коливальний характер динаміки системи: коливальне наближення до стаціонарного стану в випадку стійкості системи та коливальне відхилення – у випадку нестійкості системи.

### Показники стабільності стаціонарних станів динаміки угруповань моллюсків

Тип ґрунту	Сезон	Стаціонарний стан, екз./м <sup>2</sup>			Реактивність	Стійкість
		<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>Ch. tridens</i>		
Сіро-зелені глини	1	25.04	3.44	4.00	-0.12	0.14
		-	-	-	0.14	-0.13
	2	48.49	7.41	6.30	-0.09	0.11
		-	-	-	1.36	-0.92
Лесоподібні суглинки	1	22.83	8.71	4.31	-0.13	0.15
		-	-	-	0.18	-0.17
	2	19.96	9.76	6.49	-0.16	0.16
		-	-	-	0.22	-0.17
Педозем	1	15.47	2.89	2.42	-0.12	0.12
		-	-	-	0.20	-0.16
	2	9.77	5.33	4.63	-0.10	0.11
		-	-	-	0.15	-0.15
Червоно-бурі глини	1	5.12	4.22	2.97	-0.16	0.16
		-	-	-	0.31	-0.25
	2	3.57	5.90	5.22	-0.11	0.11
		-	-	-	0.64	-0.04

Сезони: 1 – весна-літо; 2 – літо-осінь; прочерк «-» вказує на нереалістичне значення (від'ємне або занадто велике)



Одержані результати свідчать про те, що для усіх досліджених систем одне із двох стаціонарних станів було стійким, а інше – не стійке та таке, що характеризувався нереалістичними значеннями чисельності молосків (табл. 2). Усі показники реактивності мають від’ємний знак, що вказує на відсутність властивості реактивності, тобто після виведення з стаціонарного стану система асимптотично наближається до нього знову.

Для дерново-літогенних ґрунтів на сіро-зелених глинах стаціонарні розподіли чисельності молосків у весняно-літній та літньо-осінній періоди суттєво розрізняються. В літньо-осінній період угруповання знаходиться у стаціонарному стані за умов значно вищої чисельності, ніж у весняно-літній період. При цьому стійкість угруповання восени та його реактивність стає дещо меншою, хоч при цьому залишається у нього властивість стійкості. Матриця чутливості стійкості до варіювання чисельності видів угруповання містить елементи, які вказують на те, як чисельність видів контролює стійкість (Carpenter et al., 1992).

Факторами стійкості угруповання є автокореляція чисельності *B. cylindrica* та *M. cartusiana* у весняно-літній період, а тільки *B. cylindrica* – в літньо-осінній період. Значним позитивним фактором стійкості угруповання є вплив *B. cylindrica* на *Ch. tridens*. У свою чергу впливи *M. cartusiana* та *Ch. tridens* дестабілізують угруповання, причому ця дестабілізація збільшується у літньо-осінній період. Також слід відзначити зростання дестабілізації угруповання від впливу *M. cartusiana* на *Ch. tridens*. Загалом слід признати, що тотальний патерн взаємодій між видами молосків в угрупованні залишається подібним у весняно-літній та літньо-осінній періоди.

Стаціонарні стани угруповання молосків в дерново-літогенних ґрунтах на лесоподібних суглинках характеризуються знач-

ною подібністю в весняно-літній та літньо-осінній періоди. Також слід відзначити дуже близькі оцінки стійкості та реактивності угруповань у ці періоди, так і подібні режими чутливості стійкості до чисельності молосків. Стабілізаційний вплив здійснюють автокореляції видів між собою, а також впливи на чисельність молоска *M. cartusiana* молосків *B. cylindrica* та *Ch. tridens* та вплив *M. cartusiana* на *Ch. tridens*. Інші попарні взаємодії здійснюють негативний вплив на стабільність угруповання.

Для педозема стаціонарний рівень чисельності молоска *B. cylindrica* знижується в літньо-осінній період у порівнянні з весняно-літнім, а стаціонарні рівні молосків *M. cartusiana* та *Ch. tridens* навпаки збільшуються. Водночас рівень стійкості угруповання майже не змінюється, а реактивність дещо знижується. У весняно-літній період фактором стійкості угруповання переважно є автокореляція чисельності *B. cylindrica* та вплив *M. cartusiana* на *Ch. tridens*. Інші взаємодії призводять до дестабілізації угруповання. В літньо-осінній період структура чутливості стійкості до варіації чисельності компонентів угруповання залишається стабільною. Особливість полягає у зростанні стабілізаційного характеру впливу автокореляції *M. cartusiana* та впливу цього виду на *Ch. tridens*.

Особливість угруповань молосків дерново-літогенних ґрунтів на червоно-бурих глинах полягає у тому, що на відміну від інших, вид *B. cylindrica* не є абсолютним домінантом (у весняно-літній період) або зовсім поступається своїм домінуванням у літньо-осінній період. Показник стійкості цього угруповання у весняно-літній період майже найбільший серед усіх типів досліджених техноземів. В літньо-осінній період навпаки рівень стійкості найменший серед встановлених показників стійкості. Молоск *B. cylindrica* є ключовим фактором стійкості угрупо-

вань на червоно-бурих глинах. Впливи на цей вид *M. cartusiana* та *Ch. tridens* дестабілізують угруповання, як і вплив *B. cylindrica* на *Ch. tridens*.

**Висновки та перспективи.** У результаті дослідження встановлено, що найбільш стабільні угруповання наземних молюсків формуються на дерново-літогенних ґрунтах на лесоподібних суглинках, а найменш стійкі – на дерново-літогенних ґрунтах на сіро-зелених глинах та педоземах. Для дерново-літогенних ґрунтів встановлений найбільший міжсезонний розбіг показників стійкості. Більш стійкі угруповання в весняно-літній період, менш стійкі – в літньо-осінній

період. Найбільш регулярним фактором стійкості угруповання є негативна автокореляція видів угруповання, найчастіше це панівний вид *B. cylindrica*. Міжвидові взаємодії здійснюють як стабілізаційний, так і дестабілізаційний впливи, що становить специфіку динаміки угруповань кожного типу техноземів. Перспективним напрямом досліджень можна вважати оцінку функціональної ролі наземних молюсків у структурі угруповань мезопедобіонтів техноземів. Пізнання закономірностей динаміки угруповань наземних молюсків сприятиме розв'язанню питань управління функціональними властивостями моделей рекультоземів.

## References

1. Arnoldi, J.-F., Bideault, A., Loreau, M., Haegeman, B. (2018). How ecosystems recover from pulse perturbations: A theory of short to long-term responses. *Journal of Theoretical Biology*, 436, 79–92. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.10.003>
2. Carpenter, S. R., Kraft, C. E., Wright, R., He, X., Soranno, P. A., Hodgson, J. R. (1992). Resilience and resistance of alake phosphorus cycle before and after a food web manipulation. *American Naturalist*, 140, 781–798. doi: 10.1086/285440.
3. Chen X., Cohen, J. (2001). Transient dynamic and food-web complexity in the Lotka-Volterra cascade model. *Proceedings of the Royal Society of London-B*, 268, 869–867. doi
4. Downing, A.L. & Leibold, M.A. (2010). Species richness facilitates ecosystem resilience in aquatic food webs. *Freshwater Biology*, 55, 2123–2137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02472.x>
5. Ehrlich, P. R., Daily, G. C. (1993). Population extinction and saving biodiversity. *Ambio*, 22, 64–68.
6. Frank, D. L., McNaughton, S. J. (1991). Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos*, 62, 360–362.
7. Harwell, M.A., Cropper, W.P., Ragsdale, H.L., (1977). Nutrient recycling and stability: a reevaluation. *Ecology*, 58 (3), 660–666.
8. Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12, 197–229.
9. Hooper, D. U., Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302–1305.
10. Hoover, D.L., Knapp, A.K. & Smith, M.D. (2014). Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology*, 95, 2646–2656. <https://doi.org/10.1890/13-2186.1>
11. Ives, A. R. (1995). Measuring resilience in stochastic systems. *Ecological Monographs*, 65, 217–233. <https://doi.org/10.2307/2937138>
12. Ives, A. R., Dennis, B., Cottingham, K. L. and Carpenter, S. R. (2003). Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecological Monographs*, 73, 301–330. doi: 10.1890/0012-9615(2003)073[0301:ECSAEI]2.0.CO;2
13. Ives, A.R., Gross, K., Klug, J.L. (1999). Stability and variability in competitive communities. *Science*, 286, 542–544.
14. Loreau, M., Behere, N., (1999). Phenotypic diversity and stability of ecosystem processes. *Theoretical Population Biology*, 56, 29–47. DOI: 10.1006/tpbi.1998.1408" 10.1098/rspb.2001.1596
15. May, R. M. (1974). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press, New Jersey, USA.

16. Neubert, M. G., Caswell, H. (1997). Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbation. *Ecology*, 78 (3), 653–665.
17. Paine, R. T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667–685.
18. Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326. <https://doi.org/10.1038/307321a0>
19. Steiner, C., Long, Z., Krumins, J., Morin, P. (2006). Population and community resilience in multitrophic communities. *Ecology*, 87, 996–1007. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[996:PACRIM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[996:PACRIM]2.0.CO;2)
20. Sumarokov, A. M., Zhukov, A. V. (2006). Ground of renewal of ecological potential of agrobiocenoses at diminishing of pesticidal loadings in Ukraine. *The Kharkov Entomological Society Gazette*, XIV, 1–2, 145–154.
21. Tilman, D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, 350–363.
22. Tilman, D., Downing, J. A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363–365.
23. Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, E. Siemann. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
24. Wright, A.J., Ebeling, A., de Kroon, H., Roscher, C., Weigelt, A., Buchmann, N., Buchmann, T., Fischer, C., Hacker, N., Hildebrandt, A., Leimer, S., Mommer, L., Oelmann, Y., Scheu, S., Steinauer, K., Strecker, T., Weisser, W., Wilcke, W., Eisenhauer, N. (2015). Flooding disturbances increase resource availability and productivity but reduce stability in diverse plant communities. *Nature Communications*, 6, 6092. <https://doi.org/10.1038/ncomms7092>
25. Zhukov, O.V., Gubanova, N.L. (2015). Dynamic stability of communities of amphibians in short-term-flooded forest ecosystems. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology*, 23 (2), 161–171. doi:10.15421/011523

## SUMMARY

**K. V. Kovalenko.** *The stability of the mollusca communities of the technosol in nikopol manganese ore basin. Biological Resources and Nature Management. 2019. 11, №3–4. P.58–69. <https://doi.org/10.31548/bio2019.03.007>*

**Abstract.** *The regularities of the stability of terrestrial molluscs community in the Lyapunov sense that there in artificial soil-like structures within the Nikopol manganese ore basin, namely pedozems and sod-lithogenic soils on red-brown clay, gray-green clay and loess. The studies were conducted during the 2012-2014 biennium. on site remediation of Nikopol manganese ore basin in Pokrov. The basis for describing the dynamics of communities are taken cascading Lotka-Volterra equations. It was established that between the number of species there is a positive correlation between the presence of which can be attributed to common features of ecology of terrestrial molluscs in general. The nature of interspecies relationships has its own specificity, depending on the type of biogeocoenosis. The study found the most sustainable communities of terrestrial molluscs are formed on the sod-lithogenic soils on loess loam and least stable - on sod-lithogenic soils to gray-green clays and*

*pedozems. For sod-lithogenic soils found the biggest off-season difference of sustainability indicators. The most sustainable communities in the spring and summer, and the least stable - in the summer-autumn period. Most regular factor in the sustainability of communities is negative autocorrelation kinds of communities, most often it is the dominant form of B. cylindrica. Interspecific interactions have both stabilizing and destabilizing effect, which is the specificity of each type of community dynamics technozems. A promising area of research can be considered as an assessment of the functional role of terrestrial molluscs community structure mezopedobionts technozems. The knowledge of the dynamics of terrestrial molluscs community will help address issues of management functional properties rekul-tozems models.*

**Keywords:** *terrestrial mollusks, technozems, reclamation, community dynamics, stability*

## АННОТАЦІЯ

**Д. В. Коваленко.** *Устойчивость сообществ моллюсков техноземов никопольского марганцеворудный бассейна // Биоресурсы и природопользование. 2019. 11, №3–4. С.58–69. <https://doi.org/10.31548/bio2019.03.007>*

**Анотація.** В роботі установлені закономірності устойчивості сообществ наземних моллюсков по Ляпунову, которые существуют на искусственных почвоподобных конструкциях в пределах Никопольского марганцеворудного бассейна, а именно на педоземах и на дерново-литогенных почвах на красно-бурой глине, на серо-зеленой глине и на лессовидных суглинках. Исследования проводились в течение 2012 – 2014 гг. на участке рекультивации Никопольского марганцеворудного бассейна в г. Покров. За основу описания динамики сообществ взяты каскадные уравнения Лотки – Вольтерра. Установлено, что между численностью видов существует положительная корреляционная связь, наличие которой можно объяснить общими чертами экологии наземных моллюсков в целом. Характер межвидовых связей имеет свою специфику в зависимости от типа биогеоценоза. В результате исследования установлено, наиболее устойчивые сообщества наземных моллюсков формируются на дерново-литогенных почвах на лессовидных суглинках, а наименее устойчивые – на дерново-литогенных почвах на серо-зеленых глинах и педоземах.

Для дерново-литогенных почв установлено самое большое межсезонное различие показателей устойчивости. Наиболее устойчивы сообщества в весенне-летний период, а наименее устойчивы – в летне-осенний период. Наиболее регулярным фактором устойчивости сообществ является отрицательная автокорреляция видов сообществ, чаще всего это доминирующий вид *B. cylindrica*. Межвидовые взаимодействия оказывают как стабилизирующее, так и дестабилизирующее влияние, что составляет специфику динамики сообществ каждого типа техноземов. Перспективным направлением исследований можно считать оценку функциональной роли наземных моллюсков в структуре сообществ мезопедобионтов техноземов. Познание закономерностей динамики сообществ наземных моллюсков будет способствовать решению вопросов управления функциональными свойствами моделей рекультоземов.

**Ключевые слова:** наземные моллюски, техноземы, рекультивация, сообщества, динамика, устойчивость

Отримано 12.03.2019 р.