

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара

На правах рукопису

ГУБАНОВА НАДІЯ ЛЕОНІДІВНА

УДК 591.5:639.12

ДИНАМІКА, РІЗНОМАНІТТЯ, СТІЙКІСТЬ УГРУПОВАНЬ АМФІБІЙ
ТА ЇХ ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ В ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗАХ
ДОЛИНИ р. САМАРИ

03.00.16 – екологія

Дисертація на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Науковий керівник:
Жуков Олександр Вікторович
доктор біологічних наук,
професор

Дніпропетровськ 2016

ЗМІСТ

ВСТУП	5
РОЗДІЛ 1. ФУНКЦІОНАЛЬНА ЗООЛОГІЯ ЯК КОНЦЕПТУАЛЬНА ОСНОВА РОЗВ'ЯЗАННЯ ПИТАННЯ СТІЙКОСТІ ТА РІЗНОМАНІТТЯ ЕКОСИСТЕМ (АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД)	11
1.1. Різноманіття та функціонування екосистем	11
1.2. Різноманіття та стійкість екосистем	17
1.3. Середовищеперетворююча активність тварин в біогеоценозах	24
РОЗДІЛ 2. ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	27
2.1. Характеристика пробних площ	27
2.2. Кількісний облік амфібій в лісових біогеоценозах	34
2.3. Організація експерименту щодо оцінки впливу педотурбаційної активності <i>Pelobates fuscus</i> на едафічні властивості	34
2.4. Оцінка різноманіття угруповань амфібій	35
2.5. Оцінка стійкості угруповань амфібій	36
РОЗДІЛ 3. РІЗНОМАНІТТЯ ТА ДИНАМІКА УГРУПОВАНЬ БЕЗХВОСТИХ ЗЕМНОВОДНИХ В НАЗЕМНИХ ЕКОСИСТЕМАХ ДОЛИНИ Р. САМАРА	40
3.1. Видове різноманіття та динаміка угруповання безхвостих амфібій центральної заплави р. Самара	40
3.2. Роль біогеоценотичного оточення в різноманітті угруповань амфібій центральної заплави р. Самара	49
3.3. Видове різноманіття та динаміка угруповання безхвостих амфібій арени долини р. Самара	51
3.4. Роль біогеоценотичного оточення в різноманітті угруповань амфібій арени заплави р. Самара	57
Висновки за розділом	60
РОЗДІЛ 4. ОЦІНКА СТІЙКОСТІ УГРУПОВАНЬ БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ	61
4.1. Стійкість угруповання в центральній заплаві р. Самара за Мейєм	61

4.2. Динаміка угруповання в центральній заплаві р. Самара.....	64
4.3. Стійкість угруповання в центральній заплаві р. Самара за Ляпуновим.....	68
4.4. Стійкість угруповання на арені в долині р. Самара за Мейєм.....	75
4.5. Динаміка угруповання на арені в долині р. Самара.....	77
4.6. Стійкість угруповання на арені в долині р. Самара за Ляпуновим.....	81
Висновки за розділом	85
РОЗДІЛ 5. ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ	
ПЕДОТУРБАЦІЙНОЇ АКТИВНОСТІ <i>PELOBATES FUSCUS</i> НА ДИНАМІКУ	
ЕДАФІЧНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ ЛУЧНО-ЛІСОВОГО ҐРУНТУ НА	
АЛЮВІАЛЬНИХ ВІДКЛАДАХ	86
5.1. Динаміка гумусу	88
5.2. Динаміка гумінових кислот	90
5.3. Динаміка фульвокислот	92
5.4. Динаміка гуміну кислот	94
5.5. Динаміка $C_{гк}/C_{фк}$	96
5.6. Динаміка обмінних основ	97
5.7. Динаміка нітратів, фосфору та калію	101
5.8. Аналіз компонентів варіації едафічних властивостей внаслідок	
педотурбаційної активності <i>Pelobates fuscus</i>	106
Висновки за розділом	110
РОЗДІЛ 6. ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ	
ПЕДОТУРБАЦІЙНОЇ АКТИВНОСТІ <i>PELOBATES FUSCUS</i> НА ДИНАМІКУ	
ЕДАФІЧНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ ДЕРНОВО–БОРОВОГО ҐРУНТУ АРЕНИ	
.....	112
6.1. Динаміка гумусу	112
6.2. Динаміка гумінових кислот	113
6.3. Динаміка фульвокислот	115
6.4. Динаміка гуміну	115
6.5. Динаміка $C_{гк}/C_{фк}$	119
6.6. Динаміка обмінних основ	119

6.7. Динаміка нітратів, фосфору та калію	122
6.8. Аналіз компонентів варіації едафічних властивостей внаслідок педотурбаційної активності <i>Pelobates fuscus</i>	126
Висновки за розділом	129
РОЗДІЛ 7. БАГАТОВИМІРНИЙ ФАКТОРНИЙ АНАЛІЗ ЗООГЕННОЇ ДИНАМІКИ ЕДАФІЧНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ.....	130
7.1. Аналіз зоогенної динаміки едафічних властивостей лучно-лісового грунту на алювіальних відкладах.....	130
7.2. Аналіз зоогенної динаміки едафічних властивостей дерново-борового грунту на арені	134
Висновки за розділом	138
ВИСНОВКИ.....	139
РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ	141
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	142

ВСТУП

Актуальність теми. В. М. Беклемішев [3] назвав земний організм «геомерідой»: «З яких частин складається Геомеріда? Як тіло метазоона не складається безпосередньо з клітин, і людство з людей, так Геомеріда не може безпосередньо складатися з окремих тварин і рослин. Між ними і загальною організацією Геомеріди включені численні проміжні індивідуальності – здебільшого мало індивідуалізовані, розпливчасті, нестійкі». Організм і Геомеріда складаються з органів, які мають форму: «Одне ясно: структура Геомеріди, подібно структурі нашого тіла, наскрізь типова: вона складається з певних частин, які в свою чергу представляють комплекс частин наступного порядку» [3]. Взаємовідношення у межах геомеріди є екологічними, тому органи геомеріди є екоморфами за О. Л. Бельгардом [5]. Вчення О. Л. Бельгарда [5, 6] про степове лісознавство є науковою основою дослідження біорізноманіття та функціонування природних та антропогенно-трансформованих екосистем в степовій зоні України. Концепції екоморф О. Л. Бельгарда [5] та життєвих форм-біоморф М. П. Акімова [1, 2] відображають функціональний аспект екологічного різноманіття рослинності та тваринного населення. Творчий розвиток цих наукових напрямків ми знаходимо вченні В. Л. Булахова [30] про функціональну зоологію.

Трансформація природних екосистем степового Придніпров'я під впливом антропогенних чинників є важливою науковою та практичною проблемою. Питання полягає у необхідності підтримання біологічного різноманіття комплексів та збереження рідкісних видів, а також у підтриманні функціональної стійкості. Земноводні є важливим функціональним компонентом водних та наземних екосистем Придніпров'я. Роль амфібій в екосистемах висвітлено в роботах В.В. Стаховського [71], В.В. Стаховського та М.Є. Пісарєвої [70], М. П. Акімова [2], В.П. Гончарової [32]. Тривалий час дослідженням цього питання займається колектив герпетологів кафедри зоології та екології Дніпропетровського університету імені Олеся Гончара [8, 11–30, 32, 54–59].

Важливою проблемою в екології є визначення зв'язку між різноманіт-
ням та стійкістю екосистем [66]. Вирішення її полягає у розробці підходів для
кількісного відображення стану стійкості. Стосовно угруповань амфібій це
питання не розв'язане. Перспективним напрямком дослідження є не тільки
оцінка загального рівня різноманіття угруповання, але й встановлення струк-
тури факторів, які його визначають.

Значні перспективи для розуміння функціональної стійкості екосистем
відкриває розкриття функціонального різноманіття процесів, які ініційовані
педотурбаційною діяльністю ріючих тварин, амфібій у тому числі.

Актуальним і важливим завданням є визначення закономірностей ди-
наміки різноманіття угруповань земноводних у лісових біогеоценозах степо-
вого Придніпров'я, кількісних показників стійкості угруповань та характери-
стики функціональної активності амфібій як фактора стійкості екосистем.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Робота
виконувалася в рамках науково-дослідної роботи інституту біології Дніпро-
петровського національного університету імені Олеся Гончара держбюджет-
ної теми № 0106U000793 «Біогеоценотичні і популяційні основи охорони,
відтворення та раціонального використання тваринних ресурсів промислових
регіонів Придніпров'я»; № 0106U000794 «Дослідження впливу промислових
агломерацій на водні екосистеми та радіаційно-токсикологічний стан довкіл-
ля»; № 0109U000140 «Розробка кадастру і створення Червоного списку тва-
ринного світу промислового степового Придніпров'я».

Мета і завдання дослідження. *Мета:* встановити закономірності ди-
наміки та різноманіття угруповань амфібій лісових біогеоценозів долини
р. Самара, оцінити показники стійкості угруповань та визначити сутність пе-
дотурбаційної динаміки едафічних властивостей унаслідок ріючої діяльності
амфібій.

Для досягнення поставленої мети були поставлені наступні *завдання:*

- встановити закономірності динаміки різноманіття угруповань амфібій лісових біогеоценозів в заплаві та арені долини р. Самара;
- оцінити роль парцелярної структури біогеоценозу, фактору сезонності та міжрічних коливань у формуванні індексів різноманіття угруповань амфібій;
- оцінити стійкість угруповань амфібій за критеріями Мея та Ляпунова;
- встановити роль біогеоценотичного різноманіття у формуванні стійкості угруповань амфібій;
- визначити механізми впливу зоогенних педотурбацій на динаміку едафічних властивостей;
- оцінити регулюючий вплив риучої діяльності *Pelobates fuscus* на варіабельність едафічних властивостей;
- визначити динамічні особливості зоогенних компонент педотурбації.

Об’єкт дослідження – угруповання безхвостих амфібій лісових біогеоценозів долини р. Самара.

Предмет дослідження – динаміка, різноманіття та стійкість угруповань та їх роль в педотурбаційній трансформації едафічних властивостей.

Методи дослідження. Біогеоценотична характеристика місць проведення досліджень здійснена на основі типології лісів степової зони України (за О. Л. Бельгардом [9]); облік амфібій проведено на пробних ділянках за допомогою траншейного методу обліку [16]; оцінка впливу педотурбаційної активності *Pelobates fuscus* на едафічні властивості здійснена на основі результатів польового експерименту; для встановлення залежності різноманіття від комплексу факторів середовища, просторових або часових предикторів була застосована процедура MDM-аналізу (*multinomial diversity model* – мультиноміальна модель різноманіття) [144]; визначення загального складу гумусу проведено за Тюрінім, визначення нітратного азоту проводилось дисульфофеноловим методом, для визначення доступних для живлення рослин форм сполук фосфору використано метод Чірікова, доступні форми сполук калію визначали полум’яно-фотометричним способом [2]; для

приведення до нормального закону розподілу експериментальні дані по чисельності амфібій було трансформовано за допомогою перетворення Бокса–Кокса. Параметр λ трансформації було обраховано для кожної популяції окремо за допомогою пакету AID [87]. Корекція для множинного порівняння була проведена за допомогою пакету lsr за методом Хольма [252]. За допомогою цього пакету було обраховані кореляційні матриці з коефіцієнтами кореляції Пірсона та Спірмена. За основу опису динаміки угруповання взяті каскадні рівняння Лотки–Вольтерра [129]. Оцінка стійкості угруповання проведена за Мейєм [60] та Ляпуновим [74]. Статистичні розрахунки проведені за допомогою програми Statistica 7.0 та статистичної оболонки R [285] та R пакету MDM [144]. Назви видів наведені за базою даних *Fauna Europaea* (<http://www.faunaeur.org/>).

Наукова новизна отриманих результатів полягає у комплексному біогеоценотичному дослідженні різноманіття, динаміки та стійкості угруповань безхвостих амфібій лісових біогеоценозів р. Самара. Основними результатами, за якими можна визначити ступінь новизни є:

вперше:

встановлено закономірності динаміки чисельності та різноманіття угруповань амфібій лісових біогеоценозів долини р. Самара; кількісно оцінена роль факторів сезонності, парцелярної структури біогеоценозу та року в динаміці різноманіття угруповань амфібій; доведено тотальну стійкість угруповань амфібій та їх локальну реактивність у біогеоценотичному контексті або у сезонному аспекті; доведена складна природа педотурбаційного впливу ріючої діяльності *Pelobates fuscus* на динаміку едафічних властивостей; надано якісної оцінки зоогенних тенденцій змін профільного розподілу едафічних характеристик; показаний регулюючий вплив педотурбаційна активність амфібій на протікання ґрунтотворних процесів, відкриті закономірності динаміки у часі компонент зоогенної динаміки ґрунтових властивостей;

удосконалено:

методичні підходи для кількісної оцінки стійкості угруповань за Мейєм та Ляпуновим;

набули подальшого розвитку:

вчення про функціональну зоологію В. Л. Булахова, вчення про функціональну організацію біогеоценоза В. М. Сукачова.

Практичне значення отриманих результатів. Отримані в ході дисертаційного дослідження наукові результати надають обґрунтування кількісної оцінки стійкості угруповань амфібій, що є основою корекції існуючих програм та підходів моніторингу біологічного різноманіття. Дані по чисельності та різноманіттю угруповань амфібій можуть виступати у якості еталонних значень для проведення екологічних експертиз стану екосистем, які знаходяться в умовах антропогенного впливу.

Матеріали дисертації застосовуються при викладанні дисциплін в Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара «Системний аналіз в екології», «Моніторинг», «Заповідна справа», «Управління популяціями тварин». На основі матеріалів дисертації проводяться роботи екологічного та природоохоронного спрямування, в тому числі в рамках освітньої діяльності серед слухачів Малої академії наук, школярів та студентів.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є узагальненням результатів наукової роботи, проведеної здобувачем в період з 2002 по 2015 рр. Під час досліджень були самостійно розроблені плани, відібрані методики, які використовувались під час роботи. Безпосередньо дисертантом було зібрано матеріал, проведена обробка отриманих даних та зроблені відповідні висновки.

Апробація результатів дисертації. Результати проведених досліджень доповідались на таких конференціях: друга Всеукраїнська науково-практична конференція "Україна наукова". Дніпропетровськ, 2002; Международная научно-практическая конференция "Актуальные проблемы экологии". Караганда, 2002; Чтения памяти А.А.Браунера. Одесса, 2003; Международная науч-

ная конференция «Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах». Днепропетровск: ДНУ, 2003, 28-31 октября; Всеукраїнської науково-практичної конференції “Біологічні основи охорони природи та раціонального використання тваринного світу”. Дніпропетровськ, 2003; Научно-практическая конференция, посвященной 80-летию Крымского природного заповедника «Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины, их изучение и охрана». Алушта, 2003; Всеукраїнська наукова конференція «Наукові читання, присвячені 170 річчю заснування кафедри зоології та 100- річчю з дня народження проф. О.Б. Кістяківського», м. Київ, 2004; III міжнародний симпозіум з біоетики «Глобальна біоетика: сучасні вимири, проблеми, рішення». Київ: Сфера, 2004; Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства – К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2005; 13th Ordinary General Meeting «Societas Europae Herpetologica (SEN)», Bonn, Germany, 2005; XIX-th international congress of zoology, Beiying, China, 2005; Международная научная конференция «Экология и биология почв», Ростов-на Дону, 2005; Материалы V международной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах», Дніпропетровськ, 2009.

Публікації. За результатами досліджень опубліковано 22 наукових праць, у тому числі: 6 статей, з яких 1 – у виданнях України, які включені до міжнародних наукометричних баз, 5 – у наукових фахових виданнях України, 16 – матеріали конференцій.

РОЗДІЛ 1. ФУНКЦІОНАЛЬНА ЗООЛОГІЯ ЯК КОНЦЕПТУАЛЬНА ОСНОВА РОЗВ'ЯЗАННЯ ПИТАННЯ СТІЙКОСТІ ТА РІЗНОМАНІТТЯ ЕКОСИСТЕМ (АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД)

1.1. Різноманіття та функціонування екосистем

Багато вчених вважають, що зараз відбувається шосте глобальне масове вимирання видів [95, 248, 330, 336]. З викопних свідчень очевидно те, що сучасна швидкість вимірювання значно перевищує базовий рівень [95, 235, 292]. Серед хребетних, амфібії знаходяться у найбільшій небезпеці: близько 41 % з більш ніж 7000 видів амфібій зазнають зникнення [131, 185, 332]. Зникнення видів амфібій відбувається внаслідок хвороб, зникнення або змін оселищ, як результат застосування мінеральних добрив або пестицидів [178, 210, 330]. На фоні інших факторів значної причиною зниження чисельності та зникнення видів амфібій є глобальне потепління [239, 283, 298, 330].

Видове різноманіття є ключовою концепцією для розуміння та менеджменту екосистем [66]. Воно визначається як ефективна кількість видів (або родів, родин та ін.), яка представлена в серед певної кількості особин [144]. Різноманіття залежить від кількості видів та їх пропорційної чисельності [223]. Різноманіття збільшується при збільшенні кількості видів та вирівнянності розподілу їх чисельності [273]. Різноманіття представлене як ефективна кількість видів, тобто така кількість однаково представлених видів, різноманіття яких дорівнює різноманіттю угруповання зі спостережуваними значеннями чисельності [66].

Зниження чисельності амфібій може бути індикатором зменшення екосистемних функцій прісноводних екосистем, що насуваються, на глобальному рівні [131, 201]. Зниження чисельності амфібій може призвести також до зменшення інших екосистемних функцій [309].

Екосистемні сервіси – це умови та процеси, завдяки яким природні екосистеми та види, які їх складають, підтримують та забезпечують життя людини [139]. Установлені чотири категорії екосистемних сервісів: підтри-

муючі (*Supporting services*) – необхідні для виконання всіх інших екосистемних сервісів (грунтоутворення, кругообіг поживних речовин, первинна продуктивність); ті, що забезпечують (*Provisioning services*) – продукти, які можуть бути одержані від екосистем (продукти, вода, а також генетичні ресурси); регуляторні (*Regulating services*) – регуляція клімату, розкладання забруднюючих речовин, контроль шкідників та хвороб, запилення; культурні (*Cultural services*) – нематеріальні вигоди, які одержують люди від природи (рекреація та екотуризм, освіта та ін.) [323]. Відповідно до Стратегії Біорізноманіття Євросоюзу (Ціль 2, Дія 5) стан екосистем та екосистемні сервіси країнах-членах Європейського союзу повинні бути визначені та позначені картографічно [324]. Економічне значення екосистемних сервісів також повинно бути встановлене та інтеграція таких оцінок повинна враховуватися як на рівні ЕС, так і на національних рівнях [116].

Економічна оцінка екосистемних сервісів – найважливіша практична та теоретична проблема у сучасній науці. Оцінка запилення як екосистемної функції на глобальному рівні дало цифру 153 білліонів євро на рік [163]. У межах Європейського союзу ця оцінка становить 14,6 білліонів на рік [206]. В Сполучених Штатах Америки екосистемний сервіс контролю шкідників природними популяціями комах (карабіди, павуки, та ін.) оцінюється в 13,6 білліонів на рік [216]. Не дивлячись на фундаментальну важливість ґрунту у сільському господарстві економічні оцінки негативного впливу на ґрунт обмежуються переважно ерозією та забрудненням, при цьому значення біологічного різноманіття ґрунтової біоти майже не досліджено [275]. Значення діяльності ґрунтової біоти в ґрунотвірному процесі оцінено у 5 білліонів на рік в США та 25 білліонів у глобальному масштабі [139, 275, 154].

Відомим засобом розширення уявлення про різноманіття є визнання впливу ефекту гетерогенності місцеперебувань на біорізноманіття і розподілення загального різноманіття на різноманіття усередині місцеперебування і між місцеперебуваннями [332–335]. Виділяються три рівні різноманіття: альфа, бета і гамма [66].

Інформація про видове багатство і відносну численність видів у межах деякого регіону, або загальне різноманіття (γ -різноманіття), може бути кількісно оцінена шляхом обчислення ентропії Шеннона для всіх місцеперебувань регіону, об'єднаних разом. Різноманіття усередині місцеперебувань (α -різноманіття) обчислюється як середнє значення ентропії Шеннона, обчислене для місцеперебувань регіону [47].

Різноманіття у межах місцеперебування відповідає альфа-рівню. Якщо за міру різноманіття прийняти кількість видів, то альфа-різноманіттям буде кількість видів, виявлена в межах однорідного місцеперебування. Розмір місцеперебування впливає на кількість видів у ньому через відношення кількості видів до площі [165, 197, 221, 232, 295, 331]. Альфа-різноманіття є дрібномаштабною мірою різноманіття в тому розумінні, що є мірою різноманіття малого за площею однорідного місцеперебування. Крім того, альфа-різноманіття є чутливим до визначення меж місцеперебування [66]. Для інтегральної характеристики угруповань живих організмів найчастіше використовується такий параметр як кількість видів, або деякі інші міри видового розмаїття – індекс Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера та ін. (α -розмаїття) [197, 223].

Різноманіття, що виникає між місцеперебуваннями, відповідає бета-рівню та відбиває різноманіття, пов'язане зі зміною складу угруповання уздовж градієнта умов навколишнього середовища. Бета-різноманіття віддзеркалює обертання видів у гетерогенних регіонах. Бета-різноманіття важко виміряти, але його можна оцінити, якщо поділити гамма-різноманіття на альфа-різноманіття [200, 291, 327, 334]. Коли однакові види зустрічаються в різних місцеперебуваннях регіону, то гамма- й альфа-різноманіття рівні і тому бета-різноманіття дорівнює одиниці. Бета-різноманіття є мірою обороту видів при переміщенні з одного місцеперебування до іншого. Воно демонструє гетерогенність типів місцеперебувань [66] та може бути використана для оцінки навколишнього середовища, тому що вказує на ступінь розподілу місцеперебувань між видами [46, 223, 273, 291, 327, 336].

Гамма-різноманіття відбиває розбіжності поміж зразками під час їх об'єднання в один зразок. Гамма-різноманіття є мірою ландшафтного різноманіття. Якщо за міру різноманіття прийняти кількість видів, то гамма-різноманіття – це кількість видів, що живе в гетерогенному регіоні, або кількість видів, виявлених в усіх місцеперебуваннях у межах географічної території [66].

У межах типу біогеоценозу формується певний склад консортів, видове різноманіття яких, кількісні показники та структура домінування в угрупованні залежить від фітоценозу як трофічної основи для їх розвитку, ґрунтово-гідрологічних і кліматичних умов як передумови розвитку тих чи інших видів тварин і їх таксономічних груп. Зміна будь-якого компонента біогеоценозу (фітоценозу, умов зволоження чи трофності тощо) призводить до змін видового різноманіття консортів, структури їх домінування в угрупованні, кількісних характеристик. Все це призводить і до змін у ценотичних взаємозв'язках між живими організмами [46].

Різноманіття також характеризується порядком, який є відносною вагою чисельності видів [66, 144]. Взважування чисельності може бути здійснене возведенням частки виду p_i у ступінь q , яка називається порядком різноманіття. Порядок може приймати будь-яке значення, найчастіше його приймають рівним 0, 1 та 2 а відповідні різноманіття є кількість видів (видове багатство), Шеннона та Сімпсона [66].

Індекси, що використовуються найчастіше, засновані на видовому багатстві і відносній кількості видів – це індекс Сімпсона, ентропія Шеннона–Вінера й індекс Бергера–Паркера [223, 273, 274]. Як було зазначено Хіллом [177], ці індекси можуть розглядатися як особливі випадки більш загальної формальної міри ефективного числа видів, що була введена в теорію інформації Рені [292]:

$$v_a(n, p) = \left(\sum_{i=1}^n p_i^a \right)^{\frac{1}{1-a}},$$

де $v_a(n,p)$ – функція різноманіття від n – кількість видів, p – частка кожного виду від сумарної чисельності угруповання, $a \geq 0$. Рені показав, що $H_a = \ln v_a(n,p)$ задовольняє усім властивостям генералізованої ентропії, тому називається ентропією порядку a розподілу ймовірностей p . Для цілей характеристики екосистеми в термінах ефективного числа видів зручніше розглядати безпосередньо $v_a(n,p) = \exp H_a$ [66].

Для різних $a \geq 0$ можна з вищенаведеного рівняння одержати різні добре відомі індекси різноманіття як особливі випадки генералізованої ентропії. Сукупність індексів різноманіття для різних $a \geq 0$ складає профіль різноманіття Хілла. Очевидно, $v_0(n,p) = n$. Це свідчить про те, що ентропія розподілу нульового порядку дорівнює просто числу видів. Цей індекс обчислюється без обліку відносної чисельності видів. В міру наближення параметра a до нескінченності, $v_a(n,p)$ прагне до $1/p_1$ – зворотної відносної чисельності найбільш звичайного виду. Цей індекс $v_\infty(n,p)$ також відомий як індекс Бергера–Паркера [102]. Він може бути інтерпретований таким чином, що дає еквівалент кількості однаково численних видів, з тією ж відносною чисельністю, що і найбільш численний вид в угрупованні. Або інакше, індекс вказує, яку кількість видів могло б вміщувати угруповання, якби частка кожного з його видів дорівнювала частці домінантного виду. Зрозуміло, що індекс Бергера–Паркера приділяє увагу відносній чисельності тільки найбільш звичайного виду, зневажаючи всіма іншими [66].

Загалом, для $0 < a < +\infty$ генералізована ентропія знаходить своє відображення в індексах ефективного числа видів, що беруть до уваги як видове багатство n , так і гетерогенність розподілу відносної кількості p . Індекси $v_a(n,p)$ розрізняються тим, наскільки вони включають або виключають відносно рідкісні види. Ніж менший параметр a , тим більш рідкісні види включаються в міру ефективного числа видів. Випадок n_0 є екстремальним, при якому враховуються усі види однаково. Ніж більший параметр a , тим більше уваги приділяється більш звичайним видам в угрупованні, при $v_\infty(n,p)$ ми маємо та-

кож екстремальний випадок, коли до уваги приймається тільки один найбільш звичайний вид [66].

Для $a=1$ і $a=2$ ми одержуємо два індекси різноманіття, що найширше застосовуються в екології, окрім видового багатства – індекси Шеннона–Вінера і Сімпсона.

Для визначення ширини реалізованої складової трофічної ніші популяцій безхвостих амфібій Присамар'я застосований індекс Шеннона [7]. Встановлено, що при розгляді трофічних зв'язків тварин і показників ширини трофічного потенціалу виявляли переваги у живленні амфібій. Ставкова жаба (*R. lessonae*) споживає представників 8 систематичних груп: Mollusca (16 %), Aranei (5 %), Orthoptera (1 %), Homoptera (5 %), Hymenoptera (19 %), Coleoptera (16 %), Diptera (20 %). Як випадковість зустрілося одне жабеня звичайної часничниці (1 %). Як постійна складова раціону в усіх жабах зустрічаються рослинні залишки (18 %). Гостроморда жаба споживає представників 9 систематичних груп: Mollusca (1 %), Aranei (3 %), Coleoptera (29 %), Raphidioptera (7 %), Hymenoptera (4 %), Mecoptera (3 %), Lepidoptera (1 %), Diptera (50 %), Orthoptera (2 %). Для ставкової жаби показник ширини трофічної ніші набуває значення 96,2 %, для гостромордої жаби – 105,7 %, для озерної жаби – 107,4 %. Різниця показників трофічних потенціалів свідчить про несхожість у використанні трофічної бази трьома різними екологічними групами жаб. Максимальне значення ступіня різноманіття трофічного ресурсу має гостроморда жаба (1,4), ставкова жаба має середній (1,1), озерна жаба – найменший показник (0,8) [7].

Безхвості амфібії надзвичайно вразливі щодо згубної дії багатьох шкідливих факторів природного та антропогенного походження. Саме тому знищення лісів, осушення боліт, глобальні зміни клімату, глобальне та локальні забруднення навколишнього середовища призводять до повного зникнення або різкого зменшення чисельності багатьох видів амфібій, скорочення та фрагментації їх ареалів, підвищення різноманіття та загальної частки морфологічних аномалій у природних популяціях цієї групи тварин. Останнім ча-

сом дослідження морфологічних змін амфібій все частіше використовуються для оцінки стану природного стану їх популяцій та якості середовища їх існування [237]. В біогеоценозах, що знаходяться в умовах трансформації залишається невелика кількість хребетних, придатних до моніторингових досліджень. Враховуючи це, амфібії мають значну кількість переваг щодо їх життєдіяльність, швидкості розмноження, еврибіонтності та інше [85].

Слід відмітити з вищесказаного, що вплив зооценозу, наприкладі ссавців [23], на рівень біорізноманіття та стан екосистем Степового Придніпров'я вивчено досить ретельно, а вплив представників класу земноводних залишається не розкритим повністю [137].

Одним із ключових показників успішного існування популяції є їх самовідновлення. Самовідновлення популяцій, підтримання стійкості та збереження біорізноманіття є важливими характеристиками, що вказує на здатність її до тривалого існування.

1.2. *Різноманіття та стійкість екосистем*

Теоретичні моделі вказують на те, що багатовидові угруповання з сильними взаємодіями між видами не можуть бути стійкими [231]. Для визначення сили взаємодії між видами розроблено декілька підходів. Найбільш рані техніки застосовували оцінку перекривання ніш [222], порівняння морфологічних особливостей [297] та статичну регресію чисельності видів між собою в різних сайтах [276]. Ці підходи зазнали критики як такі, що не надають припущень, які підтверджуються експериментально. Значну результативність показав динамічний регресійний аналіз, при якому досліджуються часові ряди даних по чисельності видів, при цьому залежною змінною виступає швидкість зміни чисельності видів [330].

Для оцінки стійкості екологічного угруповання Р. Мейем [230, 231] запропоновано підхід, який ґрунтується на застосуванні коефіцієнтів кореляції

між чисельністю видів в угрупованні. Середня сила статистичного зв'язку між компонентами системи R (середній показник коефіцієнту кореляції) може розглядатися як показник її жорсткості та організованості. При розрахунку жорсткості можуть застосовуватися як коефіцієнти кореляції Пірсона, так і Спірмена [60]. За Р. Мейем [230, 231] стійкість екосистеми може бути встановлена за наступним критерієм:

$$R < (SC)^{-1/2}, \quad (1)$$

де R – жорсткість системи; S – кількість елементів в системі; C – зв'язність (кількість ребер графу, яка віднесена до максимально можливої їх кількості $S*(S-1)/2$).

Показники, що характеризують стан популяцій та угруповань є інформаційно цінними з точки зору оцінки стану біоценозів у цілому та їх динаміки в процесі існування [298]. Під впливом чинників різного походження змінюється склад біосистем на всіх рівнях організації. На популяційно-видовому рівні відбуваються зміни структури популяції, які пов'язані з чисельністю особин та ареалом їх існування. Одним із найважливіших чинників для самовідновлення популяцій тварин є їх здатність до переміщення у просторі. Найбільш характерними переміщеннями тварин у просторі, зокрема хребетних, є сезонні міграції [194]. Саме під час міграцій особини стикаються з багатьма екологічними обставинами – як природними, так і антропогенними, частина з яких може мати вирішальне значення для самовідновлення популяцій [198].

Функціональні наслідки біорізноманіття визначаються такими факторами, як трофічна складність угруповання [45, 286], часовий масштаб [266] і просторовий масштаб [213]. В останні роки все більше уваги приділяється питанню, чому різноманіття відіграє важливу роль у функціонуванні екосистем та який компонент біорізноманіття є функціонально значущим [148]. Увага сконцентрована на концепції функціонального різноманіття [249], яке Тільман визначив як «компонент біорізноманіття, що впливає на те, як екосистема діє і функціонує» [326]. Теорія передбачає, що зростання функціона-

льного різноманіття буде підвищувати функціонування екосистеми завдяки більшій компліментарності використання ресурсів видами локального угруповання [188; 266]. Така теорія близько співвідноситься з моделлю ніші, відповідно до якої розподіл простору ніш дозволяє співіснувати різним видам через відсутність конкуренції за подібні ресурси [45, 66, 219].

Екологічні системи зазнають впливу факторів зовнішнього середовища. Їх реакція на пертурбації характеризується якісно поняттям «стабільність», що відбиває відповідь системи на пертурбації (повертається система у вихідний стан після пертурбації чи ні?). Крім того, існує кількісна характеристика – еластичність системи, що вимірює, як швидко відбувається повернення у вихідний стан після пертурбації [98, 142, 175, 186, 276, 277]. Теоретичні та експериментальні роботи в екології були спрямовані на вивчення впливу на еластичність екосистемних характеристик, таких як потік енергії [142, 258], кількість і кругообіг поживних речовин [136, 142, 214], стохастичність умов навколишнього середовища [193], довжина трофічних ланцюгів [126, 136, 142, 276, 328], вплив фітофагів [204] і тварин із широкими трофічними режимами [45, 74, 276, 277].

Запропоновано велику кількість індексів для вимірювання еластичності екосистем [142, 196, 276]. Найчастіше зустрічається і досить просто може бути обчислений індекс, що ґрунтується на власних числах матриці, яка характеризує динаміку системи поблизу рівноваги [253].

Розглянемо лінійну систему:

$$\frac{dx}{dt} = A * x, \quad x(0) = x_0, \quad (2)$$

яка може представляти лінійну систему або лінеаризацію нелінійної системи поблизу точки рівноваги. Рівняння (1) має єдине рішення:

$$x(t) = e^{tA} x_0. \quad (3)$$

Якщо власне число матриці A є негативним, то $e^{At} \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, а рівноважне рішення $x^* = 0$ є асимптотично стабільним [45, 253].

Через те, що швидкість асимптотичного зменшення x пропорційна степені $1/e$ в часовому інтервалі $-1/\operatorname{Re}(\lambda_1(A))$, Pimm і Lawton [276] використали зазначений інтервал як міру часу повернення до стаціонарного рівноважного стану. Таким чином, еластичність (*Resilience*) визначається як:

$$\text{Resilience} \equiv -1/\operatorname{Re}(\lambda_1(A)), \quad (4)$$

є асимптотичною апроксимацією швидкості згасання пертурбації лінійної системи (1). При більшій еластичності пертурбації загасають швидше. Еквівалентна версія для дискретної системи (3) широко використовується в екологічних дослідженнях [86, 98, 142, 176, 276–279, 328].

Еластичність, обчислена за допомогою найбільшого за модулем власного числа матриці A (4), є асимптотичною властивістю, що відбиває швидкість загасання пертурбації із часом [45]. Короткочасна поведінка системи відразу після пертурбації при цьому ігнорується. Виникає питання, чи відбиває адекватно асимптотична поведінка відповідь на вплив? Через коротку тривалість більшості екологічних експериментів швидкоплинні ефекти переважають при спостереженнях за реакцією екосистем на пертурбації. Крім того, швидкоплинні реакції системи можуть бути так само важливі, як і тривала асимптотична поведінка [74]. Навіть стабільна еластична система в перший період після пертурбації може поводитися досить драматично і контрінтуїтивно. Навіть якщо пертурбація згодом загасає, її розмір може швидко збільшуватися в початковий період реакції системи. Швидкоплинні зміни не є результатом нелінійності системи, хоча нелінійність може підсилювати ефект [253].

Показник швидкості зміни чисельності популяції вказує на тренд динаміки популяції у перспективі та може бути обчислений за ретроспективними даними.

Кліматичні зміни в Європі є наслідком глобального потепління. З 1901 по 2005 рр. середня температура по континенту збільшилась на $0,9^\circ\text{C}$ разом зі змінами у режимі опадів, напрямку та інтенсивності вітрів та збільшенням частоти екстремальних подій [81]. Зміни клімату стають найважливішим

драйвером зникнення видів [159]. Як частина глобального біорізноманіття амфібії також постають перед загрозою зникнення [108]. З початку 1970-х років спостерігається чітко визначена тенденція до зниження чисельності популяцій амфібій [283, 294, 337] та збільшення випадків морфологічних аномалій під час індивідуального розвитку [105, 138]. Біля 41 % видів амфібій знаходиться під загрозою, що є найвищим показником серед хребетних тварин [92]. Однак не існує єдиного фактору, який спричиняє зниження чисельності популяцій амфібій. До комплексу негативних чинників поряд з глобальним потеплінням належать зникнення оселищ, хвороби, інвазивні види, хімічне забруднення, надмірна експлуатація угідь [58, 82, 131, 277, 322].

Ультрафіолетова радіація (UV-B, 280–315 нм) здатна пошкоджувати розвиток амфібій на всіх фазах життєвого циклу [105]. Збільшення ультрафіолетового опромінення відбувається внаслідок стратосферного витончення озонового шару [238] розглядається як суттєвий фактор зниження чисельності деяких видів амфібій [105].

Важливим завданням природоохоронної біології є визначення факторів, які впливають на розподіл та чисельність видів у широких межах та тривалого періоду часу. Без таких знань неможливо відрізнити природні флуктуації популяцій від реального зниження чисельності від антропогенного впливу або інших причин [257]. Не дивлячись на те, що значну увагу привертає проблема глобального зниження чисельності популяцій амфібій [190], існує значна невизначеність щодо механізмів, які відповідають за це зниження [302]. Для динаміки чисельності амфібій притаманні значні флуктуації чисельності, тому дуже важливо досліджувати процеси, які впливають на динаміку популяцій на локальному рівні, так, щоб можна було прогнозувати розподіл тварин протягом значного періоду часу [315]. Тільки коли відомі фактори, які регулюють чисельність популяцій амфібій, які знаходяться під загрозою зникнення, можна розуміти, чому вони знижують чисельність та що обмежує їх просторовий розподіл та подальше розселення. Такі знання необхідні для результативних зусиль по охороні природи [257].

Природні і штучні лісові екосистеми степового Придніпров'я є цінними об'єктами, що можуть бути використані при створенні екомережі як ключові території, буферні зони, екологічні коридори та відновлювальні території. Вони потребують постійного проведення ретельних моніторингових досліджень процесів кругообігу органіко-мінеральних речовин з метою розробки теоретичних засад та здійснення практичних заходів степового лісорозведення та догляду за лісовими насадженнями різного призначення у степовій зоні [5].

Метапопуляційна модель, у якій популяції розглядаються у межах мозаїки місцеперебувань, відповідає особливостям популяцій амфібій [228, 264]. У таких популяцій, локальне зникнення може компенсуватися реколонізацією, внаслідок чого не відбувається негативних наслідків для мета популяції у цілому [125]. Зниження чисельності популяцій амфібій у відносно непорушених територіях може бути спричинено факторами, які стосуються їх здатності до реколонізації [105]. Багато амфібій можуть бути суттєво чутливими до локального зникнення у зв'язку з їх низькою здатністю до реколонізації з фізіологічних причин, відносно низькою мобільністю та зв'язністю з місцями існування. Також фізичні бар'єри можуть впливати на здатність до реколонізації [179].

У дослідженнях О. О. Марченковської встановлено, що послідовні етапи локально-катастрофічних сукцесій супроводжуються зменшенням видового різноманіття угруповань амфібій. За кількістю видів амфібій та індексами видового різноманіття (за Шенноном і Маргалєфом) серед досліджених екосистем Придніпров'я на першому місці знаходиться Дніпровсько-Орільський природний заповідник, за яким слідує р. Оріль і біотопи її заплави; канал Дніпро-Донбас і біотопи прилеглої території; біотопи Діївських плавнів. Катастрофічні біогеоценози у зоні впливу промислових підприємств характеризуються найменшим видовим багатством [56]. Популяційний аналіз дозволив встановити, що чисельність молоді амфібій змінюється залежно від типу і рівня антропогенного впливу. У біотопах, які зазнають найбільшого впливу

урбанізації та рекреації, в угрупованнях амфібій на першому місці знаходиться синантропний вид – зелена ропуха. У зоні забруднення тільки у озерної жаби присутня в популяції молодь, мігруюча сюди восени [56].

Дослідження вікової динаміки морфофізіологічних показників амфібій показує, що найвищими показниками відносної ваги печінки, нирок, серця і легень характеризуються амфібії молодших вікових груп, тоді як у тварин з катастрофічних БГЦ найвищі показники встановлені у самок семирічного віку [57].

Порівняльний аналіз біохімічних параметрів організму амфібій (вміст в органах і тканинах білка, ліпідів, глікогену) показав видові відмінності у вмісті білку, ліпідів і вуглеводів, а також їх зміни, пов'язані з впливом різних біотичних, абіотичних і антропогенних чинників [56, 58]. У всіх видів амфібій в досліджених біотопах найвищий уміст білку встановлено в селезінці, а ліпідів і глікогену – в жирових тілах і печінці відповідно. Токсичний вплив призводить до зниження вмісту білку в більшості органів і тканин амфібій. Встановлено підвищення рівню глікогену в печінці у особин озерної жаби, червоночеревої кумки і звичайної часничниці. Усі види амфібій з катастрофічних БГЦ характеризуються низьким рівнем білку в жирових тілах і гонадах, що свідчить про уповільнення їх розвитку або про недорозвинення гонад. Це підтверджується відсутністю у водоймищах кладок ікри і личинок амфібій у весняний період [57].

Між біохімічними показниками органів і тканин амфібій існують позитивні та негативні кореляційні зв'язки. Важливою ознакою лінійної компоненти інтегративного статусу біохімічних процесів є кількість статистично вірогідних коефіцієнтів кореляції у відповідній матриці. Найбільшу інтегративну роль у біохімічних процесах амфібій відіграють вміст у органах і тканинах білку та ліпідів. Найменша кількість кореляційних зв'язків встановлена між біохімічними параметрами амфібій, що мешкають в зоні катастрофічних етапів сукцесії. Це свідчить про дезінтеграцію метаболізму і нестабільність діяльності фізіолого-біохімічних систем організму тварин [54–59].

1.3. Середовищеперетворююча активність тварин в біогеоценозах

Функціональна зоологія як науковий напрям досліджує роль тварин у функціонуванні екосистем і біосфери. Об'єктами вивчення є популяції різних видів тварин і екологічні угруповання, які беруть участь у біогеоценотичних процесах. У найпростішому визначенні і розумінні функціональна зоологія є своєрідним поєднанням головних понять зоології, аутоекології і синекології і вивчає такі питання: роль тварин у процесі еволюції біосфери, формуванні різних природних середовищ; значення і роль тварин в утворенні і формуванні біотичних зв'язків: консортивних, трансбіотичних, парцелярних, біогеоценотичних, міжекосистемних, трансконтинентальних і біосферних; участь екологічних угруповань у біопродукційному процесі, енергетичному балансі, у матеріальному та енергетичному обміні в екосистемах і біосфері; участь тварин у ґрунтотвірних процесах; значення тварин і їх угруповань у формуванні гомеостазу в екосистемах при різних антропогенних навантаженнях; можливість використання проявів функціональної ролі тварин у створенні людиною штучних екосистем, в екологічній реабілітації трансформованих екосистем, в різних очисних спорудах для очищення стічних вод промислових, сільськогосподарських та комунальних підприємств [30].

У результаті вивчення впливу ріючої діяльності сліпака на електропровідність ґрунтів показана ефективність ГІС-технологій для оцінки впливу педотурбаційної активності на створення гетерогенності ґрунтової поверхні. Запропоновано метод перетворення одновимірного просторово координованого масиву даних у матричну форму для подальшої обробки методами багатовимірної статистики. Характеристика ґрунту в межах ритвин сліпака за допомогою ландшафтних показників складності та різноманіття дозволила кількісно оцінити роль ріючої активності сліпака у створенні різноманіття умов на рівні нанорельєфу [64].

Комплексний характер впливу дощових черв'яків на ґрунт як середовище існування знайшов своє вираження в такій понятті, як дрилосфера [75, 112].

Під дрилософерою розуміють систему ходів, копроліти та стінку ґрунтового ходу товщиною кілька міліметрів. Показано, що застосування аналогічного поняття правомірно стосовно діяльності риючих ґрунтових ссавців [44]. Частина ґрунтового покриву, що зазнає на собі вплив ґрунтових ходів і надґрунтових викидів ссавців, що риють, визначена як *фодересфера* [44]. Екологічний простір фодересфери не обмежується границями системи ходів і пориїв землерийів. Масштаб фодересфери визначається тривалим періодом загасання наслідків активного впливу, яким є педотурбаційна діяльність ґрунтових ссавців. Повернення екологічної системи до споконвічного стану може протікати не по гладкій асимптотичній траєкторії, а у вигляді загасаючих коливань із чітко вираженою нелінійною поведінкою. Як вираження цього процесу на рівні екологічних властивостей, відбувається збільшення розмаїтості системи і її екологічного обсягу [44].

Фодересфера відрізняється динамічністю ґрунтових властивостей, мікробіологічних процесів, структури та різноманіття тваринного населення та рослинного покриву [43]. У географічному просторі спостерігається збільшення мозаїчності ґрунтового покриву, що по масштабах значно перевершує довжину тільки системи ходів і пориїв ссавців [44]. Педотурбаційна активність ґрунтових ссавців призводить до формування складно організованої просторової ґрунтової структури, у якій сполучаються механічно стійкі конструкції із твердого ґрунту, проміжки між якими зайняті менш щільною ґрунтовою масою. Така організація ґрунтового тіла володіє вигідним сполученням властивостей твердої й менш твердої ґрунтових мас. Важливою особливістю такої організації є тривалий позитивний ефект від педотурбаційної активності ссавців для інших компонентів екосистеми – ґрунтових безхребетних, мікроорганізмів і рослин [50]. Ґрунтові викиди, які виникають у результаті риючої діяльності сліпаків, характеризуються меншою електричною провідністю, ніж навколишній ґрунт. Цей ефект обумовлений зміною питомої щільності ґрунту в пориї та зменшеною вологістю порівняно з оточуючим непорушеним ґрунтом. Установлено, що масштаб впливу риючої актив-

ності сліпаків на електропровідність ґрунту не обмежується геометричними межами пориїв. Пориї оточені ореолом з радіусом 1-1,5 м, який характеризується підвищеною електричною провідністю ґрунту. Розмір ореола збільшується з віком пориїв і при агрегованішому їх взаємному розташуванні [44].

Аналітичний огляд сучасної наукової літератури дозволив нам обґрунтувати необхідність висвітлення наступних питань в нашій дисертаційній роботі:

- встановити закономірності динаміки різноманіття угруповань амфібій лісових біогеоценозів в заплаві та арені долини р. Самара;
- оцінити роль парцелярної структури біогеоценозу, фактору сезонності та міжрічних коливань у формуванні індексів різноманіття угруповань амфібій;
- оцінити стійкість угруповань амфібій за критеріями Мея та Ляпунова;
- встановити роль біогеоценотичного різноманіття у формуванні стійкості угруповань амфібій;
- визначити механізми впливу зоогенних педотурбацій на динаміку едафічних властивостей;
- оцінити регулюючий вплив риучої діяльності *Pelobates fuscus* на варіабельність едафічних властивостей;
- визначити динамічні особливості зоогенних компонент педотурбації.

РОЗДІЛ 2. ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Характеристика пробних площ

Комплексні системні дослідження проводились на основі вчення В. М. Сукачова [73] про біогеоценоз та типології природних і штучних лісових екосистем степової зони України О. Л. Бельгарда [5, 6].

Матеріал даної роботи зібрано за сезонами у 2002–2004 роках на екологічному профілі ННЦ ДНУ імені Олеся Гончара «Присамарський біосферний стаціонар імені О. Л. Бельгарда» у складі Комплексної експедиції Дніпропетровського університету [48].

Липово–ясенева свіжа діброва у центральній заплаві (пробна площа 209 Присамарського біосферного стаціонару) [4].

Тип лісорослинних умов – суглинок свіжий. Тип світлової структури напівтіньовий, III вікового ступеня. Вік насадження 80–100 років, зімкнутість деревостану 0,8–0,9. Висота дерев 15–18 м, середній діаметр стовбурів 28–36 см. Травостій розвитий слабо, несе відбиток синузіальної структури. Тут панує зірочник ланцетовидний, розхідник звичайний, бугчила лісова, купина багатоквіткова, кропива дводомна та ін. [4]. Підстилка двошарова, переривчаста, пухка, потужністю 3 см. Запас підстилки 11,3 т/га. Швидкість розкладання 37,7%, кількість опада 3,35 т/га [80]. Ґрунти заплавно–лучно–лісові, середньогумусні, середньовилужені, суглинні, на алювіальних відкладеннях. Ґрунтові води розташовані на глибині 3,65 м. Зволоження атмосферно–ґрунтове. Поверхневий горизонт ґрунтів центральної заплави представлений легкою глиною, супісок починається на глибині 200–210 см. Лісолучний ґрунт багатий на гумус (4–9%), причому кількість його вниз по профілю поступово зменшується. Реакція ґрунтового розчину лісолучного ґрунту варіює в межах 6,4–7,5 [76, 77].

$$Д \frac{СГ_2}{стенкIII} 4Д.ч.3Яс.з.2Кл.ос [80]$$

Макроморфологічна будова профілю заплавних лучно–лісових ґрунтів Присамар'я (ПП 209–Н–1) Дас₂ – свіжа липово–ясенева діброва із зірочником за Н.А.Бєловою та А.П.Травлєєвим [4].

Н₀₁ 3–4 см. Лісова підстилка з напіврозкладеного листя дуба, липи, ясена, клена польового.

Н₀₂ 0–2 см. Трухоподібна маса, що легко відокремлюється від ґрунту.

Н₁ 0–10 см. Гумусований, темно–сірий, майже чорний, свіжий, зернистої структури, суглинний, насичений корінням.

Н₂ 10–37 см. Гумусований, темно–сірий, майже чорний, вологий, дрібнозернистої структури з чітко вираженими гранями. На гранях помітні кристали. Інтенсивно насичений корінням.

Н₃ 37–58 см. Темно–сірий, гумусований, свіжий, зернистої структури, ущільнений, насичений корінням слабкіше попереднього горизонту. Щільність зростає. Помітна присипка SiO₂.

Н₄ 58–105 см. Гумусований, горіхувато–зернистої структури, суглинок важкий і щільний. Насиченість корінням слабка.

Н_p 105–200 см. Поступовий перехід у ґрунтоутворюючу (алювіальну за походженням) супіщану породу, добре гумусовану, безструктурну, темно–сіру з бурым відтінком. Насиченість корінням слабка.

Р 200–210 см. Материнська порода, супісок алювіального походження, сирий, злегка оглєсний.

D₁ 210–300 см. Породу, що підстиляє, пісок дрібно–, середньозернистий.

D₂ 300–400 см. Пісок середньо– і дрібнозернистий.

D₃ 400–850 см. Пісок чорний з буруватим відтінком, середньо– і дрібнозернистий, водоносний.

D₄ 850–900 см. Глина темно–сіра, в'язка.

Мікроморфологічна будова (за Н.А.Бєловою та А.П.Травлєєвим [4]).

Горизонт 0–10 см.

Забарвлення – від темного до темно-бурого, у деяких місцях – чорне. Колір визначається гумусом, рівномірно розподіленим по всьому горизонту. Елементарна мікробудова плазмено-піщана, наведена рихло розташованими зернами 0,1–0,3 мм. Між ними знаходиться плазма у вигляді коагульованих згустків з органічного матеріалу. Кістяк складається з зерен кварцу, польових шпатів, циозиту. Зерна кварцу непрозорого кольору. У результаті вивітреності втратили променезаломлюваність і в проникаючому світлі стали темно-сірими, малопрозорими. Біотит і рогова обманка зеленого і бурого кольору. Зерна кварцу мають кутасту форму. На поверхні великих зерен чітко проглядають тріщини. В основному всі мінерали мають уламкову форму. Плазма за своїм забарвленням неоднорідна – від темно-бурого до чорного, гумусо-глиниста. У її склад входять дрібні частки органічної речовини. Гумони чорного кольору, розмір 5–6 мм, круглої форми як у загальній масі, так і в скупченнях. Пори складають 30% від усієї площі шліфа. Дуже багато великих пор складного упакування, утворених між агрегатами. Їх форма дуже різноманітна: від овальної, круглої до неправильних форм, що поєднуються між собою. У каналоподібних порах багато екскрементів ґрунтової фауни, раковинних амеб, а також зерен мінералів. У порах біогенного походження округлої форми дуже багато залишків коріння з добре помітною збереженою клітинною будовою. Також дуже багато агрегатів – екскрементів ґрунтової мезофауни. Ґрунтова структура завдяки викидам дощових черв'яків добре агрегована, утворює зоогенний структурований горизонт. Органічна речовина представлена рослинними залишками різного ступеню розкладу.

Горизонт 20–30 см.

Характеризується неоднорідним забарвленням від темного до темно-сірого. Елементарні мікродомішки – плазмено-піщані. Горизонт добре агрегований. Можна виділити агрегати декількох порядків.

Мінеральний кістяк і алювіальні відкладення формуються переважно з кварцу, польових шпатів, слюд. Зерна мінералів щільно упаковані в агрегати зернистої і дрібнозернистої структури. Плазма – гумусно-глиниста, чорного кольору від бурувато-чорного кольору гумусу. Гумони розсіяні, є вуглеподібні частки в загальній масі. Простір шпар із просуванням униз по профілю зменшується, хоча в цьому горизонті він складає 25–30% від усієї поверхні шліфа. У цьому горизонті помітні сліди діяльності ґрунтової мезофауни. Стінки шпар ущільнені проходженням дощових черв'яків та помітні екскременти ґрунтових безхребетних. Дуже багато в порах корінців деревних і трав'янистих рослин. Органічна речовина і рослинні залишки знаходяться в напіврозкладеному стані.

Горизонт 40–60 см.

За забарвленням в шліфі цей горизонт темно-бурого кольору, що свідчить про наявність гумусу. Елементарна мікробудова – плазменно-піщана, пухка, із просуванням униз – шарувата. У ґрунтах заплави чітко виділяється різнорідна за гранулометричним складом шарувата мікробудова. З появою шаруватості округлих шпар стає менше. Пори і тріщини помітні по всій площі шліфа. У деяких порах знаходяться екскременти ґрунтової мезофауни. Насиченість корінням у порах і порожнинах слабшає. Органічна речовина наведена гумінами, зануреними в ґрунтову масу.

Свіжий субір займає позиції в зниженні рельєфу на другій піщаній терасі р. Самари (пробна площа 212 Присамарського біосферного стаціонару) [72].

Перевищення над рікою становить + 7,5 м. Типологічна формула:

$$B \frac{СП_2}{H / осв.ч. - III} 7Cзв.2Дзв.1Б.n$$

де Б.п. – береза повисла.

У першому ярусі біогеоценозу сосна звичайна (*Pinus silvestris* L.), у другому – дуб звичайний (*Quercus robur* L.), береза повисла (*Betula pendula* Roth). Одиначно у підліску зустрічаються клен гостролистий (*Acer platanoides* L.), липа серцелиста (*Tilia cordata* Mill.), скумпія (*Cotinus coggygria* Scop.), бересклет європейський (*Euonymus europaeus* L.). Деревостан – природного походження, переважно насінєвого відновлення. За показниками первинної біологічної продуктивності, це найбільш продуктивні соснові біогеоценози. Дерева сосни звичайної у досліджуваному суборі відносяться до високих класів бонітету (II, іноді I). Середня висота дерев сосни – 31 м, середній діаметр – 39 см, кількість стволів – 409 шт/га. Середня висота дуба – 15 м, діаметр – 17 см, кількість стволів на площі – 44 шт/га.

Неоднорідність деревостану за щільністю крони створює парцелярну структуру біогеоценозу. Основними парцелями є: дубово-конвалійна, дубово-сосново-купенова, сосново-різнотравно-злакова. Трав'янистий покрив складається з лісових видів з незначною домішкою рудерально-лісових та лучних: *Polygonatum multiflorum* L., *Convallaria majalis* L., *Poa nemoralis* L. та ін. Загальне покриття – 35 %. Свіжий субір оточений березовим і осиковим колками в знижених місцеперебуваннях, у підвищених – сосновим бором.

Лісова підстилка, за А. О. Дубиною [цит. за 80], тришарова, суцільна, пухка, трухлявоподібної структури. Запас підстилки 12,0 т/га, потужність – 2,47. Загальна кількість опаду 2,89 т/га. Опадово-підстилочний коефіцієнт, за Н. М. Цветковою [80], дорівнює 6,6–2,8 із середньою зольністю опаду 5,5 %.

Глибина спостережної свердловини – 4,5 м. Ґрунтова товща представлена дрібнозернистими пісками алювіального походження, верхньо- та середньочетвертинного віку. В якості водопідпору слугують поклади Харківського ярусу палеогену. Рівень ґрунтових вод – з 1,5 м. Тип лісорослинних умов – супісок свіжий. Зволоження – атмосферно-ґрунтове [4].

Макроморфологічна будова ґрунтового профілю ПП 211 [72]

H_0 (0–3 см) – лісова підстилка, складається з трьох шарів, поступово переходить в гумусовий горизонт, пухкий.

H_d (3–5 см) – гумусовий, дерновий, вологий, чорний, рясно корененасичений, супіщаний, свіжий. В матеріалі горизонту переважають рослинні рештки по відношенню до мінеральних часток, рештки різного ступеня руйнації.

H_r (5–11 см) – перехідний, темно-сірий, вологий, неоднорідно забарвлений, пухкий, структура пилювато-грудкувата, не міцна, рясно корененасичений.

H_n (11–22 см) – перехідний горизонт, вологий, неоднорідно забарвлений, світло-сірого кольору, пухкий, структура пилювато-грудкувата, не міцна, рясно корененасичений.

$Ph_1 G_0$ (22–43 см) – брудно-сірого кольору з охристими плямами заліза по ходах коренів, безструктурний, наявні лише слабо оформлені агрегати, оглеєний.

$Ph_2 G_0$ (43–59 см) – перехідний горизонт, світло-сірий, безструктурний, корененасичений, оглеєний.

$P_1 G_0$ (59–94 см) – материнська порода, дуже щільний горизонт, неоднорідний, забарвлення сформоване мікронами оглеєння, сірого, сизого, синього кольорів та мікронами окиснення, навіть в охристе забарвлення, глеєвий. Загальний фон забарвлення – сірий.

$P_2 G_0$ (94–121 см) – однорідно забарвлений горизонт, сірувато-сизий, глеєвий, дуже щільний.

> 121 см – ґрунтові води.

Ґрунт – дерново-боровий, малогумусовий, середньовилужений, супіщаний, слаборозвинений на древньоалювіальних відкладеннях.

Мікроморфологічна характеристика профілю ґрунтів субору РН (11–22 см) [72]

Світлий за кольором з темними плямами гумусу або розкладеними рослинними рештками, щільний, не агрегований горизонт. Мікроустрій плазмово–піщаний. Вміст зерен скелету складає 90 %. Складений в основному зернами кварцу, польових шпатів, циозиту, слюд, циркону. Зерна розміщені рівномірно, без орієнтування. Всі носять ознаки переносу, кути в більшості дещо згладжені, деякі з тріщинами, мутніють та втрачають двозаломлення. Основні форми, які характерні для зерен: ізометрична, таблитчаста, призматична. В основному, окатаної та добре окатаної форми. Горизонт складений середніми за розмірами зернами, менше дрібної фракції і незначною кількістю представлених зерна крупної фракції. Плазма - глинисто–гумусна. Доля глинистої частини незначна, розміщується в основному по великих зернах тонкою плівкою. Гумусна частина представлена бурим гумусом та рослинними рештками. Бурий гумус аморфний, нерівномірно промощує матеріал основи, в основному, розташовується плівками навколо зерен та тяжами. Рослинні залишки на різних стадіях розкладання, є свіжі зрізи, напіврозкладені, сильно розкладені з повною втратою клітинної структури, зустрічаються у вигляді аморфних плям чорного та темно коричневого кольору. Мікроскладення щільне, представлене міжскелетними пустотами [72].

У межах липово–ясеневі діброви розрізняють декілька парцелярних структур: мертвопокровна, мокрицева та яглицева парцели, які займають 20, 40 та 30 % від площі біогеоценозу відповідно [4]. Мокрицева мезофільна (свіжа) парцела пов'язана з підвищеними позиціями під ясенем та кленом польовим. Мертвопокровна парцела розташована під пологом щільнокронних порід (дуба, клена гостролистного, клена польового) з зімкнутістю крони 0,9. Яглицева мезо–гігрофільна (волога) парцела пов'язана зі зниженими рельєфними позиціями [72].

2.2. Кількісний облік амфібій в лісових біогеоценозах

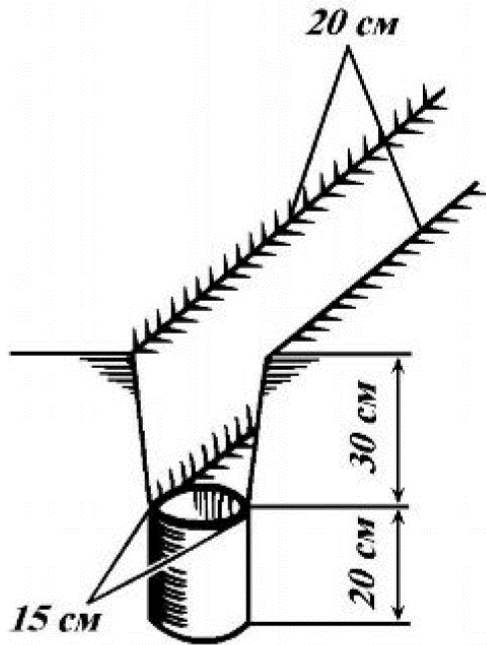


Рис. 2.1. Фрагмент ловчої траншеї

Облік амфібій проведено на пробних ділянках за допомогою траншейного методу обліку. Ловчі траншеї мали кільцеву форму [16, 38]. Діаметр траншеї складав 5,2 м, глибина – 0,3 м, ширина – 0,2 м (рис. 2.1). У кожній частини кола, яка відповідає півночі, півдню, заходу та сходу були розташовані ловчі циліндри (діаметр 0,15 м, та висоту 0,2 м). Циліндри було вкопано у кільцевій траншеї так, що верхня частина циліндра співпадала з дном траншеї. Вибирання тварин відбувалося вранці кожного дня протягом періоду спостережень.

У 2002 році обліки проведені влітку – з 1 по 10 липня, восени – з 16 по 25 вересня; в 2003 році – навесні – з 12 по 21 травня, влітку – з 1 по 10 липня, восени – з 16 по 25 вересня; в 2004 році – навесні – з 12 по 23 травня, влітку – з 1 по 10 липня, восени – з 16 по 25 вересня (деталі – [47]). Загальна кількість дат обліку становить 237. У центральній заплаві було спіймано *Bufo bufo* (Linnaeus 1758) – 562 шт, *Bombina bombina* (Linnaeus 1758) – 1157 шт, *Rana arvalis* Nilsson 1842 – 1465 шт, *Pelobates fuscus* (Laurenti 1768) – 1629 шт. На арені було спіймано *Bufo bufo* – 106 шт, *Bombina bombina* – 85 шт, *Rana arvalis* – 159 шт, *Pelobates fuscus* – 183 шт.

2.3. Організація експерименту оцінки впливу педотурбаційної активності *Pelobates fuscus* на едафічні властивості

Для оцінки впливу рилючої діяльності амфібій на хімічні властивості ґрунту відловлені особини *Pelobates fuscus* утримувалися в ящиках. Експериментальні ділянки були утворені в двох типах лісових біогеоценозів: заплавної липо-ясеневій діброві та суховатому борі на арені. У кожному дослі-

дженому типі біогеоценозу було закладено 24 пробних боксів, які мали розмір 25×25 см та обмежувалися ребрами з ДСП. Ребра були вкопані в ґрунт на глибину 45 см. У 12 експериментальних боксів (в заплаві та арені відповідно) висаджувалися тварини у кількості 2 особин виду *Pelobates fuscus*. Інші 12 боків виконували функцію контролю. Зверху бокс накривався сіткою. У межах дослідного полігону контрольні та експериментальні бокси були розташовані випадково. Випадковим був порядок відбору проб з них. Тривалість експерименту складала рік. Проби з трьох боксів контрольних та трьох боксів експериментальних (в заплаві та арені відповідно) відбиралися через 1, 3, 6 та 12 місяців. Проби ґрунту відбиралися з шарів 0–10, 10–20, 20–30 та 30–40 см.

2.4. Оцінка різноманіття угруповань амфібій

Параметричні ентропія (1H) та різноманіття (1D) N сайтів та S видів з пропорційною чисельністю p_{ij} та параметрами π_{ij} визначено наступним чином:

$${}^1H = -\sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^S p_{ij} \ln \pi_{ij}; \quad {}^1D = \exp({}^1H)$$

Ентропія є адитивною величиною, а різноманіття є експоненціальною ентропією, тому є мультиплікативною величиною. Різноманіття 0D є кількістю видів, а 2D є різноманіття, яке базується на індексу Сімпсона. Різноманіття має α , β та γ -ієрархію. За допомогою MDM-процедури (*multinomial diversity model* – мультиноміальна модель різноманіття) встановлена залежність різноманіття від комплексу факторів середовища, просторових або часових предикторів [144].

У якості предикторів в роботі розглянуто: фактор року (рівні фактору – 2002, 2003 та 2004 рр.); парцелярна структура біогеоценозу (рівні фактору – мертвопокровна, яглицева та мокрицева парцели); сезон року (весна, літо, осінь). У 2002 році обліки проведені влітку – з 1 по 10 липня, восени – з 16 по 25 вересня; в 2003 році – навесні – з 12 по 21 травня, влітку – з 1 по 10 липня,

восени – з 16 по 25 вересня; в 2004 році – навесні – з 12 по 23 травня, влітку – з 1 по 10 липня, восени – з 16 по 25 вересня.

Розрахунки виконані за допомогою статистичної оболонки *R* (R Core Team, 2013) та *R* пакету MDM [144]. Назви видів наведені за базою даних *Fauna Europaea* (<http://www.faunaeur.org/>).

2.5. Оцінка стійкості угруповань амфібій

Для приведення до нормального закону розподілу експериментальні дані по чисельності амфібій було трансформовано за допомогою перетворення Бокса–Кокса. Параметр λ трансформації було обраховано для кожної популяції окремо за допомогою пакету AID [87].

Корекція для множинного порівняння була проведена за допомогою пакету lsg за методом Хольма [252]. За допомогою цього пакету було обраховані кореляційні матриці з коефіцієнтами кореляції Пірсона та Спірмена.

Для розрахунку жорсткості угруповання *R* було знайдене середнє значення статистично вірогідних парних коефіцієнтів кореляції Спірмена. Кількість елементів у системі відповідає видовому багатству та у нашому випадку дорівнює $S = 4$. Зв'язність C обчислюється як відношення кількості статистично вірогідних кореляційних зв'язків до максимально можливого $S*(S-1)/2$. За Г. Міхайловським [60] критерій стійкості Мея переписано у вигляді:

$$R(SC)^{1/2} < 1.$$

Динамічну поведінку популяції можна охарактеризувати за допомогою швидкості зміни чисельності, яка може бути встановлена через чисельне диференціювання ряду чисельностей 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 склав 1 добу, що відповідає інтервалам часу між вибиранням проб з ловчих циліндрів.

Для дослідження динаміки угруповання на предмет стійкості за Ляпуновим необхідні наступні етапи [74]. 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.

За основу опису динаміки угруповання взяті каскадні рівняння Лотки–Вольтерра, що у загальному мають вигляд [129]:

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

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 негативним; 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. [129].

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 гарний формальний опис явища, але таке рішення буде складно інтерпретувати якісно.

Для опису кількісної динаміки структури угруповання амфібій застосовані каскадні моделі Лотки–Вольтерра [129]:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \cdot (r_i + a_1 \cdot x_1 + \dots + a_4 \cdot x_4 + a_5 \cdot x_1^2 + \dots + a_8 \cdot x_4^2 + a_9 \cdot x_1 \cdot x_2 + \dots + a_{14} \cdot x_3 \cdot x_4),$$

де $a_1 \dots a_{14}$ – коефіцієнти, які вказують на ступінь впливу чисельності видів (лінійні компоненти) та взаємодії між видами (компоненти другого ступеню). 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, так як регресійні залишки характеризувались значною асиметрією.

Система рівнянь другого ступеня має два рішення, які відповідають стаціонарним станам динамічної системи. В околицях цих станів система може бути ліанерізована і таким чином представлена у вигляді Якобіану (умовно позначається як A), власне число якого вказує на стійкість або нестійкість стаціонарного стану [74].

Швидкість відхилення системи від стаціонарного стану внаслідок впливу характеризується таким поняттям, як реактивність. Вона може бути обчислена в такий спосіб [253]:

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

де A – Якобіан. 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 неврівноваженому 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.

РОЗДІЛ 3. РІЗНОМАНІТТЯ ТА ДИНАМІКА УГРУПОВАНЬ БЕЗХВОСТИХ ЗЕМНОВОДНИХ В НАЗЕМНИХ ЕКОСИСТЕМАХ ДОЛИНИ Р. САМАРА

Змістовний огляд досліджень по видовому складу та динаміки чисельності амфібій степового Придніпров'я та у заплаві р. Самара наведено в монографії В. Л. Булахова та соавторів [16]. Встановлені закономірності формування чисельності та різноманіття угруповань земноводних від типів екосистем, типологічних особливостей лісів [9–30, 51–53, 76, 77]. Найбільше видове різноманіття спостерігається у сирих і мокрих стаціях екосистем, в екологічних структурах деревостану з тіньовою та напівтіньовою структурами, при максимальній зімкненості крон із 50 % покриттям території травостоем. Як загальна закономірність спостерігається різке зростання видового складу пропорційно до зростання показників зволоження ґрунтів, відповідним змінам екологічної структури деревостану. Залежність різноманіття видового складу земноводних від ступеня покриття території травостоем має прямий зв'язок при показниках покриття до 50 % і зворотний – при збільшенні заростання (від 50 до 100 %) [16].

Слід відзначити малу кількість власне моніторингових досліджень, у яких були б наведені дані про динаміку чисельності амфібій за значний період часу.

Метою цієї частини нашої роботи є оцінити статистичні параметри динаміки чисельності популяцій амфібій та показники різноманіття їх угруповань в лісовому біогеоценозі центральної заплави р. Самара–Дніпровська.

3.1. Видове різноманіття та динаміка угруповання безхвостих амфібій центральної заплави р. Самара

У результаті власних проведених досліджень, а також літературних даних за допомогою комбінації різних способів обліку амфібій, встановлено, що в центральній заплаві р. Самара мешкають наступні види земноводних:

Pelobates fuscus (Laurenti 1768), *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), *Rana arvalis* Nilsson 1842, *Bombina bombina* (Linnaeus 1758), *Bufo bufo* (Linnaeus 1758), *Triturus vulgaris* (Linnaeus 1758) [12, 34]. За даними В. Л. Булахова [12], середньорічна маса амфібій у енергетичному еквіваленті у степових лісах дорівнює 3,9 тис. ккал/га. Максимальна біомаса угруповань амфібій характерна для короткозаплавних лісів і притерасся, та на понижених ділянках судібров (8,5 тис. ккал/га), дещо менший цей показник для короткозаплавних вузькодолинних лісів (6,9 тис. ккал/га) та у борах (6,5 тис. ккал/га).

За показниками абсолютної чисельності у лісових біогеоценозах запла- вних угруповань, судіброви та суховатому бору домінує *Pelobates fuscus* з чисельністю $1919,8 \pm 139,8$, $1713,8 \pm 128,4$ та $1496,3 \pm 132,8$ екз./га відповідно [34]. Значно домінанту поступається наступний вид в угрупованні – *Pelophylax ridibundus* з чисельністю $160,7 \pm 5,1$, $85,8 \pm 9,1$ та $20,6 \pm 1,7$ екз./га відповідно. Чисельність інших види становить 0,03–1,7 % від загальної чисельності у абсолютних одиницях [34].

Найбільша біомаса в усіх типах лісу відмічається влітку, після масового метаморфозу личинок, виходу цюголіток у наземне середовище та міграції їх до основних місць помешкання. Восени біомаса амфібій знижується в 1,5–3,5 раза за рахунок значного відходу молодих тварин. У цей період амфібії – основний об'єкт живлення багатьох птахів і хижих тварин. У борах осіннє зниження біомаси амфібій мінімальне (у 1,2 раза); воно пояснюється притоком на зимівлю амфібій з вільшаників. Величина зменшення біомаси навесні, порівняно з осінньою, характеризує природний відхід тварин за період зимівлі, а також їх міграцію з сухих стацій до місць розмноження. Значне збільшення біомаси у літній період відмічається в найбільш зволжених місцях помешкання – у заплаві та притерасі (у 8,2–11,7 раза) [34].

Результати досліджень чисельності та видового складу угруповань земноводних у наземних стаціях в центральній заплаві р. Самара викладено у ряді наших публікацій [34, 47]. Дослідження дозволили встановити показники динамічної чисельності угруповання за три роки (табл. 3.1).

**Статистичні характеристики динамічної чисельності амфібій в
центральному заплаві р. Самара (2002–2004 рр., в екз./10 діб)**

Вид	Середня ± ст. по- милка	CV, %	Довірчий інтервал		Асиметрія ± ст. поми- лка	Ексцес ± ст. помил- ка
			–95 %	+95 %		
<i>Bufo bufo</i>	2,34±0,10	66,90	2,14	2,54	0,96±0,16	1,19±0,31
<i>Bombina bombina</i>	4,94±0,18	56,32	4,58	5,29	0,46±0,16	0,04±0,31
<i>Rana arvalis</i>	6,28±0,18	45,05	5,92	6,64	0,74±0,16	0,83±0,31
<i>Pelobates fuscus</i>	7,00±0,20	45,02	6,59	7,40	0,76±0,16	0,88±0,31

За допомогою траншейного способу обліку амфібій встановлено, що домінантом в угрупованні земноводних є *Pelobates fuscus*. Часничиця (*Pelobates fuscus*) – вид амфібій, який поширений майже скрізь на території України, за винятком гірських районів Карпат [67]. Цей вид значно поширений у Європі, але його чисельність скорочується драматично, особливо у північних країнах [257] – Данії [160] та Швеції [103]. В період 1945–1990 рр. в Данії зникло 98 % відомих нерестових водоймищ [160]. Моніторинг розподілу часничиці проводиться в Швеції з 1959 р. До 1975 р. зникло понад 90 % відомих нерестових водоймищ, а в 1993–1997 рр. скорочення склало 99 % [103]. Було висунуто декілька гіпотез, які пояснюють причини скорочення – порушення місць нересту та фрагментація місцеперебувань [135]. Але задокументовано зникнення *Pelobates fuscus* також в умовах непорушених місцеперебувань [103]. Деякі зміни можуть бути обумовлені інтродукцією риб або річкових раків, евтрофікацією нерестових водойм та сільськогосподарською інтенсифікацією [103, 135, 160]. Амфібії обирають місяця нересту з урахуванням характеристик наземного та водного середовища [99, 192, 212, 227, 329]. Автомобільний транспорт є значним фактором скорочення чисельності амфібій [155, 179, 329]). Часничиці надають перевагу великим постійним водоймам з високою температурою навесні. Такі водоймища повинні мати

високу концентрацію фосфору, високу концентрацію розчиненого кисню та берегову лінію з високою пропорцією різких берегів [257, 321].

Чисельність *Pelobates fuscus* становить у середньому за період досліджень $7,00 \pm 0,20$ екз./10 діб. Найчастіше землянки зустрічаються в різних типах дібровних насаджень і їх чисельність тут коливалася від 37,1 до 60,4 в ос./10 циліндро-діб [20]. Звичайно, часничниці не розселяються далі, ніж 600 м від нерестового водоймища [104] або 500–1000 м [179, 255]. За нашими даними, чисельність *Pelobates fuscus* досягає в заплавах дібров від 2,2–5,3 тис. /га, у судібровах – 1–4 тис./га, у борах 0,8–1,8 тис./га, байрачних дібровах 0,6–1,2 тис./га, плакорних лісонасаджень 0,5–0,9 тис./га [29].

Найважливішим і визначальним для мешкання часникової жаби чинником є зволоження місцеперебувань. Сприятливі для її існування ґрунти складені із легких суглинків різноманітного механічного складу. Головна якість ґрунту, яка в найбільшій мірі відповідає екологічним вимогам часничниці, – пухкість, але не сипучість [16].

Цьому виду за чисельністю дещо поступається вид *Rana arvalis* (відмінності чисельності статистично вірогідні $t = -2,61$, $p = 0,01$), чисельність якого становить $6,28 \pm 0,18$ екз./10 діб. У долині ріки Орель чисельність *R. arvalis* у сезон активності коливалася в різних типах біотопів від 0,3 до 6,1 ос./10 діб [20]. У степовому Придніпров'ї чисельність гостромордих жаб становить 19,0–53,0 ос./га, хоч у деструктивних біотопах (рудно-вугільні відвальні техногенні ландшафти) щільність знижена до критичного рівня 0,6–3,1 ос./га [9]. Дані обліку в Дніпровсько-Орільському заповіднику в 1999 р. (після закінчення сезону розмноження) свідчать про наявність гостромордих жаб як у заплавах лісових ділянок, так і на відкритому заплавному лузі і їх чисельність становила 5–10 ос./100 м маршруту [67].

Підлегле положення в угрупованні займають *Bombina bombina* та *Bufo bufo* з чисельністю $4,94 \pm 0,18$ та $2,34 \pm 0,10$ екз./10 діб відповідно.

Слід відзначити, що міграційна активність червонобрюхої жерлянки незначна. Звичайно ці тварини не відходять від водойм далі, ніж на 20–50 м

[67]. В середньому Придніпров'ї було встановлено, що чисельність жерлянок біля водойм становить 10,1 ос./10 циліндро/добі, при видаленні від водойм на 10 м – 8,1, на 50 м – 1,0; на більшій відстані ці тварини в ловчі циліндри взагалі не попадалися [20]. Проте, щорічні переміщення, загалом, можуть становити близько 300 м [67]. Разом з тим, відзначена здатність цих тварин колонізувати нові ставки на відстані 500–1000 м [114]. При підвищеній вологості відзначали міграції до 700 м [67].

Порівняння характеру розподілу сірих жаб залежно від наявності водойм показало, що така залежність швидше за все відсутня, або виражена слабо. У всякому разі чисельність тварин у водойми становила 3,2, а при відстані від нього на 10, 50, 100 і 1000 м – становили 3,8, 3,9, 2,7 і 3,1 ос./10 циліндро/добі відповідно [20].

Варіабельність чисельності має зворотній характер: найбільшим коефіцієнтом варіації характеризується чисельність найменш чисельного виду. Так, коефіцієнт варіації для чисельності *Bufo bufo* становить 66,90 %, а для *Pelobates fuscus* – 45,02 %. Слід відзначити, що коефіцієнти варіації чисельності *Pelobates fuscus* та *Rana arvalis* дуже подібні.

Статистичні розподіли чисельності для всіх популяцій амфібій асиметричні зі зсувом у лівий бік. Спостережувані розподіли були апроксимовані законом Пуассона (рис. 3.1).

Розподіл Пуассона застосовується для моделювання випадкового потоку [68, 78]. Відхилення від цього розподілу свідчить про не випадковий характер динаміки чисельності популяції. Для всіх видів візуально спостерігається принципова відповідність спостережуваного розподілу теоретичному, але статистичні критерії свідчать що тільки динаміка популяції *Bufo bufo* статистично вірогідно може бути описана законом Пуассона. Слід відзначити, що цей вид найменший за чисельністю серед всього угруповання. Одержаний результат свідчить про те, що чисельність як така не вказує безпосередньо на ступінь преференції біотопу тим чи іншим видом. Випадковий характер ди-

наміки формується за умов відсутності лімітуючих факторів, дія яких призводить до відхилення розподілу чисельності від випадкового характеру

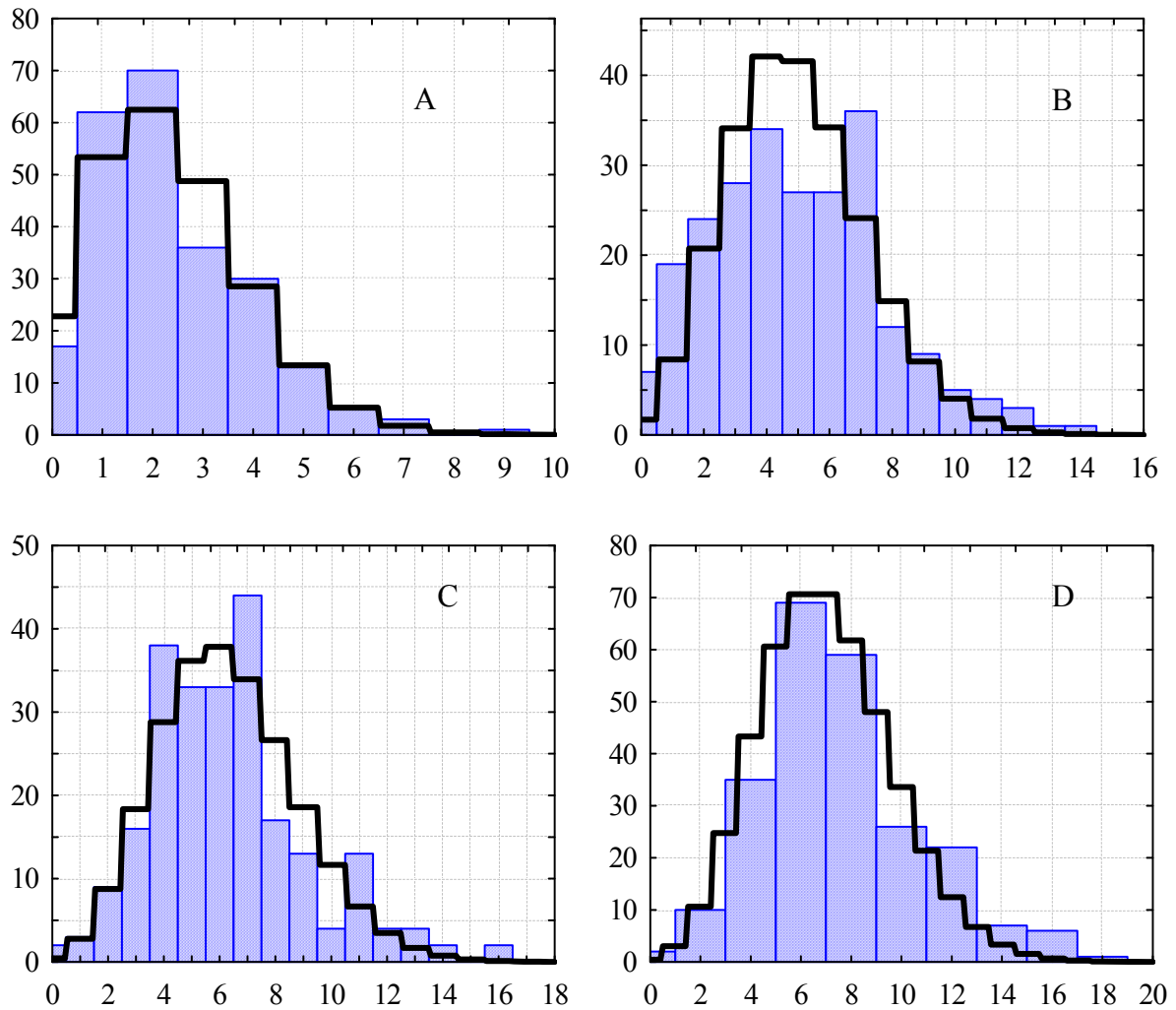


Рис. 3.1. Статистичний розподіл чисельності амфібій

Умовні позначки: лінія вказує гіпотетичний розподіл Пуассона; А – *Bufo bufo* ($\Lambda = 2,34$, тести відповідності розподілу Пуассона: Колмогорова–Смірнова $d = 0,04$, $\chi^2 = 7,44$, $df = 5$, $p = 0,19$); В – *Bombina bombina* ($\Lambda = 4,94$, $d = 0,08$, $p < 0,10$, $\chi^2 = 48,28$, $df = 8$, $p = 0,00$); С – *Rana arvalis* ($\Lambda = 6,28$, $d = 0,05$, $\chi^2 = 28,52$, $df = 9$, $p = 0,00$); D – *Pelobates fuscus* ($\Lambda = 7,0$, $d = 0,05$, $\chi^2 = 20,49$, $df = 5$, $p = 0,01$).

Графічний аналіз розбіжностей теоретичного та спостережуваного розподілів дозволяє встановити причини не випадкового характеру динаміки. Так, для *Bombina bombina* елімінуються максимальні чисельності популяції, внаслідок чого розподіл чисельності цього виду не випадково «зрізаний» зверху. Така конфігурація може бути наслідком дії лімітуючих факторів. Подібна конфігурація характерна також для *Rana arvalis*. Для *Pelobates fuscus* відхи-

лення від випадкового розподілу обумовлене стабілізацією чисельністю як справа, так и зліва від модальних значень. Таким чином, для чисельних компонентів угруповання амфібій досліджуваного біогеоценозу характерне відхилення від випадкового статистичного розподілу внаслідок дії регулюючих (лімітуючих) факторів. У чисельності амфібій відбувалися зміни протягом років спостереження (рис. 3.2).

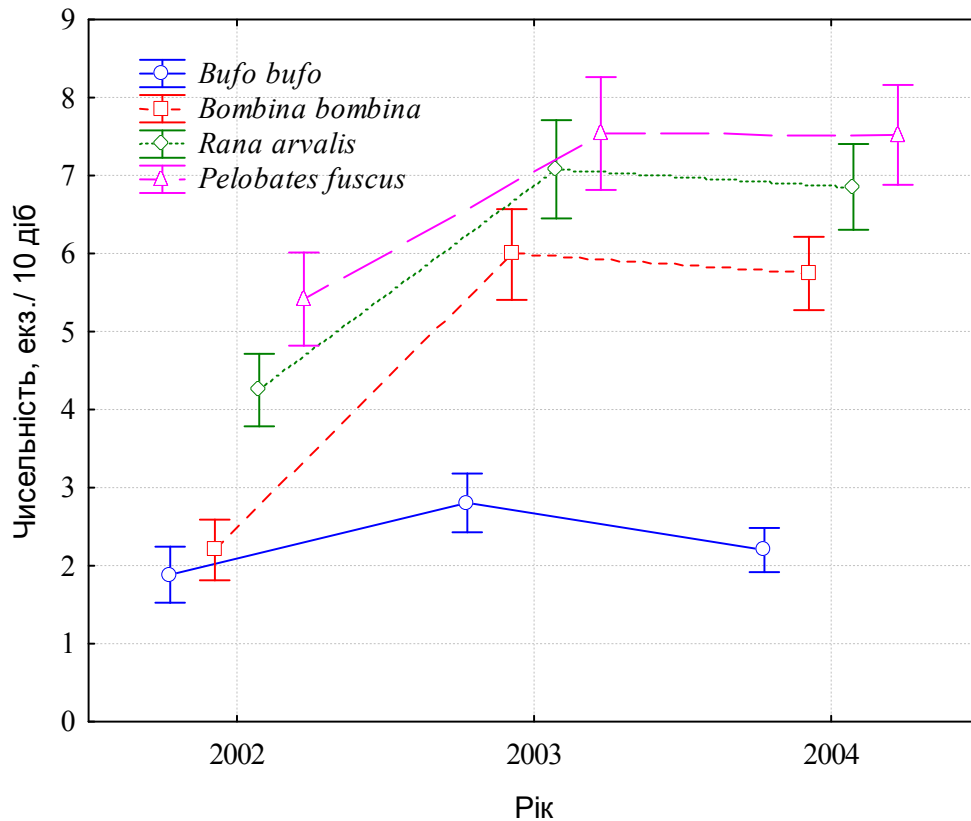


Рис. 3.2. Динаміка чисельності амфібій за роками. Наведені середні значення та 95 % довірчий інтервал

Характерною особливістю динаміки угруповання амфібій є інваріантне співвідношення компонентів угруповання: порядок домінування популяцій завжди залишається постійним. Порівняно з 2002 р. у 2003 р. відбулося значне зростання чисельності *Bombina bombina* та *Rana arvalis* (у 2,72 та 1,67 разів відповідно). Чисельність *Bufo bufo* та *Pelobates fuscus* демонструвала повільніше зростання (у 1,49 та 1,39 разів відповідно). У 2004 р. спостерігалось зменшення чисельності *Bufo bufo*, у той час як для інших видів зменшення або не було зовсім (*Pelobates fuscus*), або було дуже незначне.

Дисперсійний аналіз підтвердив статистично вірогідний вплив фактору року на чисельність амфібій (табл. 3.2).

Таблиця 3.2

Дисперсійний аналіз впливу фактору року на чисельність амфібій

Види	Сума квад- ратів ефекту	Сту- пені волі ефекту	Сере- дне зна- чення ефекту	Сума квадра- тів по- милки	Сту- пені волі поми- лки	Сере- дня поми- лка	F- від- но- шення	p- рі- вень
<i>Bufo bufo</i>	33,05	2	16,53	546,26	234	2,33	7,08	0,00
<i>Bombina bombina</i>	604,34	2	302,17	1219,71	234	5,21	57,97	0,00
<i>Rana arvalis</i>	332,81	2	166,41	1554,81	234	6,64	25,04	0,00
<i>Pelobates fuscus</i>	200,35	2	100,17	2140,65	234	9,15	10,95	0,00

Таким чином, варіабельність чисельності амфібій має статистично вірогідну компоненту мінливості за роками. Також можна припустити стабільність (інваріантність) структури метаугруповання амфібій. Кількісно структура може бути відображена в термінах показників різноманіття – кількість видів, індекси Шеннона та Сімпсона.

Показники динамічної чисельності амфібій в залежності від пори року та парцели наведені в таблиці 3.3.

Чисельність *Bufo bufo* в мокрицевій та мертвопокровній парцелях звичайно найбільша навесні, а найменша – влітку. В яглицевій парцелі найбільша чисельність цього виду спостерігається восени, а найменша – влітку. Дисперсійний аналіз свідчить про те, що фактори сезону та парцелярної структури біогеоценозу статистично вірогідно не впливають на чисельність *Bufo bufo* (табл. 3.4).

Аналіз гістограми розподілу чисельності цього виду вказує на особливості стану популяції цього виду в залежності від парцелярної структури біогеоценозу. Так, розподіл чисельності в умовах мертвопокровної

парцели значно більш асиметричний порівняно з розподілом в мокрицевій та яглицевій парцелах.

Таблиця 3.3

Динамічна чисельність амфібій в центральній заплаві р. Самара в парцелах та сезонах року (2002–2004 рр., в екз./10 діб $\pm$ ст. помилка)

Парцела	Сезон	<i>Bufo bufo</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Pelobates fuscus</i>
Мокрицева	Весна	2,53 $\pm$ 0,50	6,26 $\pm$ 0,51	7,53 $\pm$ 0,60	9,00 $\pm$ 0,93
	Літо	2,23 $\pm$ 0,27	5,70 $\pm$ 0,66	7,83 $\pm$ 0,68	8,90 $\pm$ 0,71
	Осінь	2,37 $\pm$ 0,27	4,27 $\pm$ 0,37	5,33 $\pm$ 0,28	5,80 $\pm$ 0,29
Мертвопокровна	Весна	2,26 $\pm$ 0,38	5,47 $\pm$ 0,50	6,58 $\pm$ 0,66	8,00 $\pm$ 0,75
	Літо	1,97 $\pm$ 0,29	5,47 $\pm$ 0,63	7,83 $\pm$ 0,50	8,47 $\pm$ 0,56
	Осінь	2,40 $\pm$ 0,25	3,07 $\pm$ 0,25	4,23 $\pm$ 0,26	4,53 $\pm$ 0,34
Яглицева	Весна	2,47 $\pm$ 0,35	5,79 $\pm$ 0,52	7,32 $\pm$ 0,48	7,47 $\pm$ 0,52
	Літо	2,03 $\pm$ 0,23	5,53 $\pm$ 0,61	6,20 $\pm$ 0,53	7,00 $\pm$ 0,44
	Осінь	2,90 $\pm$ 0,30	3,87 $\pm$ 0,34	4,60 $\pm$ 0,35	5,07 $\pm$ 0,35
Всього		2,34 $\pm$ 0,10	4,94 $\pm$ 0,18	6,28 $\pm$ 0,18	7,00 $\pm$ 0,20

Розподіл чисельності *Bufo bufo* в мокрицевій та яглицевій парцелах статистично вірогідно може бути описаний розподілом Пуассону, в той час як розподіл в мертвопокровній парцелі суттєво відхиляється від цього закону, що свідчить про наявність регулярних факторів, які відхиляють розподіл в бік менших значень чисельності.

Таким чином, за чисельністю амфібій *Bufo bufo* не спостерігається відмінностей у парцелах дослідженого біогеоценозу, тоді як аналіз характеру розподілу свідчить про те, що мертвопокровна парцела є більш екстремальним біотопом порівняно з іншими типами парцел.

Парцели з рослинним покривом відрізняються від парцели з відсутністю рослинного покриву що дозволяє зробити припущення про причини екстремального характеру мертвопокровної парцели. Ще раз наголосимо, що відмінностей між парцелами за чисельністю *Bufo bufo* не встановлено.

**Дисперсійний аналіз впливу факторів сезону та парцелярної
структури біогеоценозу**

Види	Сума квад- ратів ефекту	Сту- пені волі ефек- ту	Серед- нє зна- чення ефекту	Сума квадра- тів по- милки	Ступені волі по- милки	Серед- ня по- милка	F- від- но- шен ня	p- рі- вень
<i>Bufo bufo</i>	17,99	8	2,25	561,32	228	2,46	0,91	0,51
<i>Bombina</i>	242,04	8	30,25	1582,01	228	6,94	4,36	0,00
<i>Rana arvalis</i>	433,78	8	54,22	1453,84	228	6,38	8,50	0,00
<i>Pelobates</i>	609,96	8	76,24	1731,04	228	7,59	10,0	0,00

Очевидно, що міграційна здатність цього виду амфібій на фоні обумовленого пертинентного впливу лісової рослинності стабільності мікрокліматичного режиму лісового біогеоценозу сприяє вирівнюванню щільності населення амфібій. Мертвопокровна парцела є ділянкою лісу без трав'янистого покриття, що може підвищувати ефективність хижаків, які полюють на амфібій. Можливий і дещо більш жорсткий мікрокліматичний режим порівняно з ділянками лісу з трав'янистим покривом.

3.2. Роль біогеоценотичного оточення в різноманітті угруповань амфібій центральної заплави р. Самара

Нами проведений множинний аналіз різноманіття метаугруповання амфібій з метою визначити компоненти, які формують його різноманіття. У якості моделей досліджений вплив парцелярної структури біогеоценозу, сезону та року (табл. 3.5).

Загальне різноманіття метаугруповання (гамма-різноманіття) становить 3,76. Різноманіття на рівні сайтів (альфа-різноманіття) становить 3,52 (медіана – 3,64, діапазон – 1–4, 1-й квантіль – 3,40, 3-й квантіль – 3,86), відповідно бета-різноманіття дорівнює 1,07. Парцели, сезон та рік визначають разом тільки 9,08 % від загального відхилення ентропії. Серед вказаних фак-

торів найбільше значення у формуванні різноманіття відіграє фактор сезонності, який описує 5,49 % від загального відхилення ентропії. Загальний висновок, який випливає з одержаних результатів – це стабільність структури метаугруповання амфібій, яке відображено за допомогою індексів різноманіття.

Таблиця 3.5

Множина модель різноманіття (MDM) метаугруповання амфібій

Модель	Ентропія	Диференціальна ентропія	% від загального відхилення ентропії	Різнорманіття	Відносне різноманіття
Константа	1,32	–	–	3,76	–
Парцели	1,32	0,001	1,06	3,76	1,001
Сезон	1,32	0,004	5,49	3,74	1,004
Рік	1,32	0,002	2,53	3,74	1,002
Сайти	1,26	0,059	90,92	3,52	1,060

Залежність показників різноманіття від порядку ентропії q формує профіль різноманіття (рис. 3.3).

За своєю природою, показники α - та μ -різнорманіття зменшуються зі збільшенням порядку q [205, 226], що ми спостерігаємо за власними результатами. Порядок ентропії змінює акцент у ролі видів з різною чисельністю: при збільшенні порядку урахується більшою мірою значення більш чисельних видів у формуванні різноманіття. Одержані данні свідчать про те, що у формуванні β -різнорманіття суттєву роль відіграють більш чисельні види. Загальний низький рівень видового багатства угруповання амфібій у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Таким чином, варіабельність різноманіття між сайтами обумовлена динамікою численності більш чисельних видів.

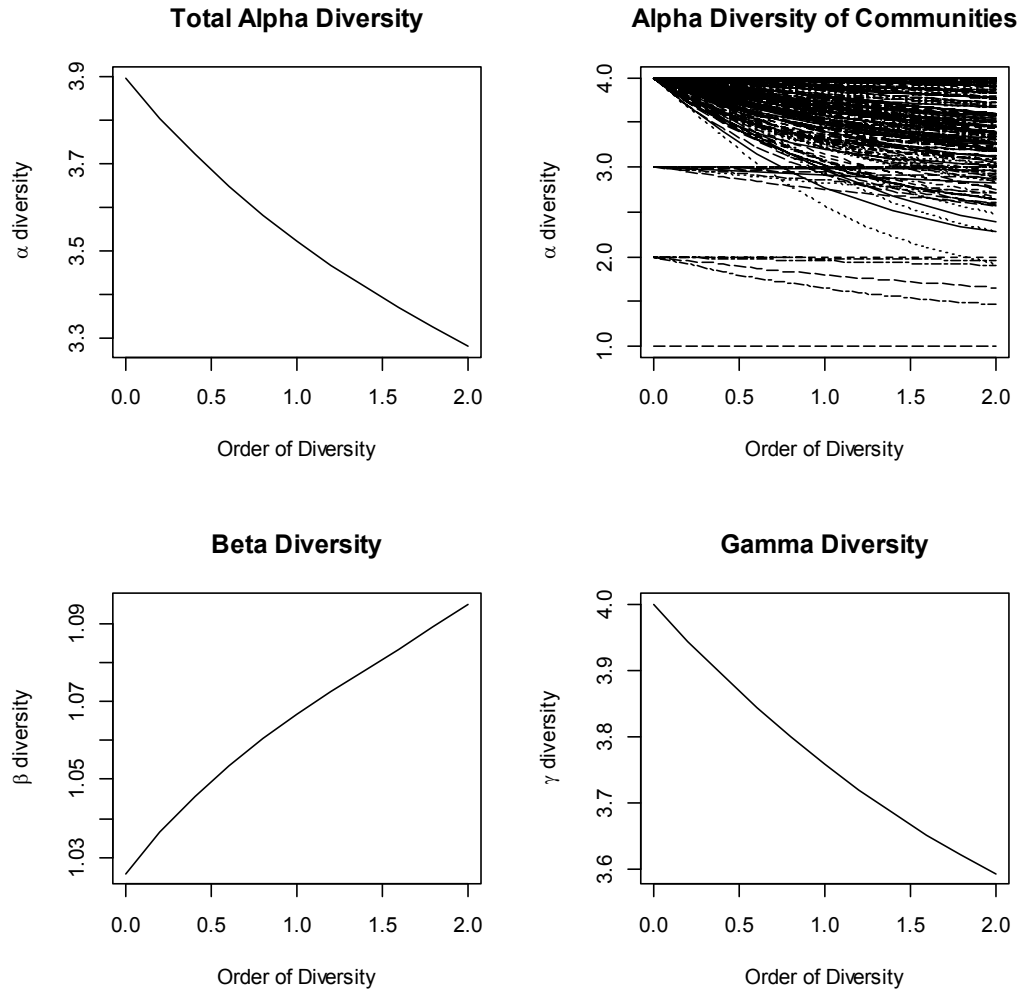


Рис. 3.3. Профіль різноманіття метаугруповання амфібій

3.3. Видове різноманіття та динаміка угруповання безхвостих амфібій арени долини р. Самара

Дослідження угруповань амфібій у суборі, який розташований на арені р. Самара, дозволило встановити, що у наземних екосистемах цього комплексу мешкає чотири види земноводних: *Pelobates fuscus* (Laurenti 1768), *Rana arvalis* Nilsson 1842, *Bufo bufo* (Linnaeus 1758), *Bombina bombina* (Linnaeus 1758) (табл. 3.6).

Динамічна чисельність амфібій на арені р. Самара за сезонами року (2002–2004 рр., в екз./10 діб $\pm$ ст. помилка)

Рік	Сезон	<i>Bombina bombina</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Rana arvalis</i>
2002	Весна	—	—	—	—
	Літо	0,80 $\pm$ 0,20	2,20 $\pm$ 0,47	2,50 $\pm$ 0,45	2,10 $\pm$ 0,43
	Осінь	0,90 $\pm$ 0,28	1,10 $\pm$ 0,18	2,00 $\pm$ 0,33	1,50 $\pm$ 0,27
2003	Весна	1,22 $\pm$ 0,32	2,00 $\pm$ 0,58	3,56 $\pm$ 0,69	3,22 $\pm$ 0,62
	Літо	1,50 $\pm$ 0,22	2,00 $\pm$ 0,39	2,20 $\pm$ 0,36	1,80 $\pm$ 0,39
	Осінь	1,20 $\pm$ 0,29	0,90 $\pm$ 0,18	1,80 $\pm$ 0,29	1,30 $\pm$ 0,33
2004	Весна	1,10 $\pm$ 0,28	1,20 $\pm$ 0,29	3,20 $\pm$ 0,49	1,80 $\pm$ 0,29
	Літо	1,20 $\pm$ 0,13	1,30 $\pm$ 0,26	1,60 $\pm$ 0,34	2,70 $\pm$ 0,40
	Осінь	1,40 $\pm$ 0,34	1,30 $\pm$ 0,21	1,80 $\pm$ 0,20	1,80 $\pm$ 0,25
Всього		1,16 $\pm$ 0,09	1,49 $\pm$ 0,13	2,32 $\pm$ 0,16	2,01 $\pm$ 0,14

Встановлено, що домінантом в угрупованні земноводних є *Pelobates fuscus*. Чисельність цього виду становить у середньому за період досліджень 2,32 $\pm$ 0,16 екз./10 діб. Цьому виду за численістю дещо поступається вид *Rana arvalis* (відмінності чисельності статистично не вірогідні тест Вілкоксона $Z = 1,39$, $p = 0,16$), чисельність якого становить 2,01 $\pm$ 0,14 екз./10 діб. Підлегле положення в угрупованні займають *Bufo bufo* та *Bombina bombina* з чисельністю 1,49 $\pm$ 0,13 та 1,16 $\pm$ 0,09 екз./10 діб відповідно.

Статистичні розподіли чисельності для всіх популяцій амфібій асиметричні зі зсувом у лівий бік. Спостережувані розподіли були апроксимовані законом Пуассона або біноміальним (рис. 3.4).

Розподіл Пуассона застосовується для моделювання випадкового потоку [68; 78]. Відхилення від цього розподілу свідчить про не випадковий характер динаміки чисельності популяції. Для *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo* та *Bombina bombina* розподіл підкоряється закону Пуассона. Слід відзначити, що дисперсія закону Пуассона дорівнює середньому. Тому результати, одержані для чисельностей вказаних видів можна спроектувати також на їх варіабельність.

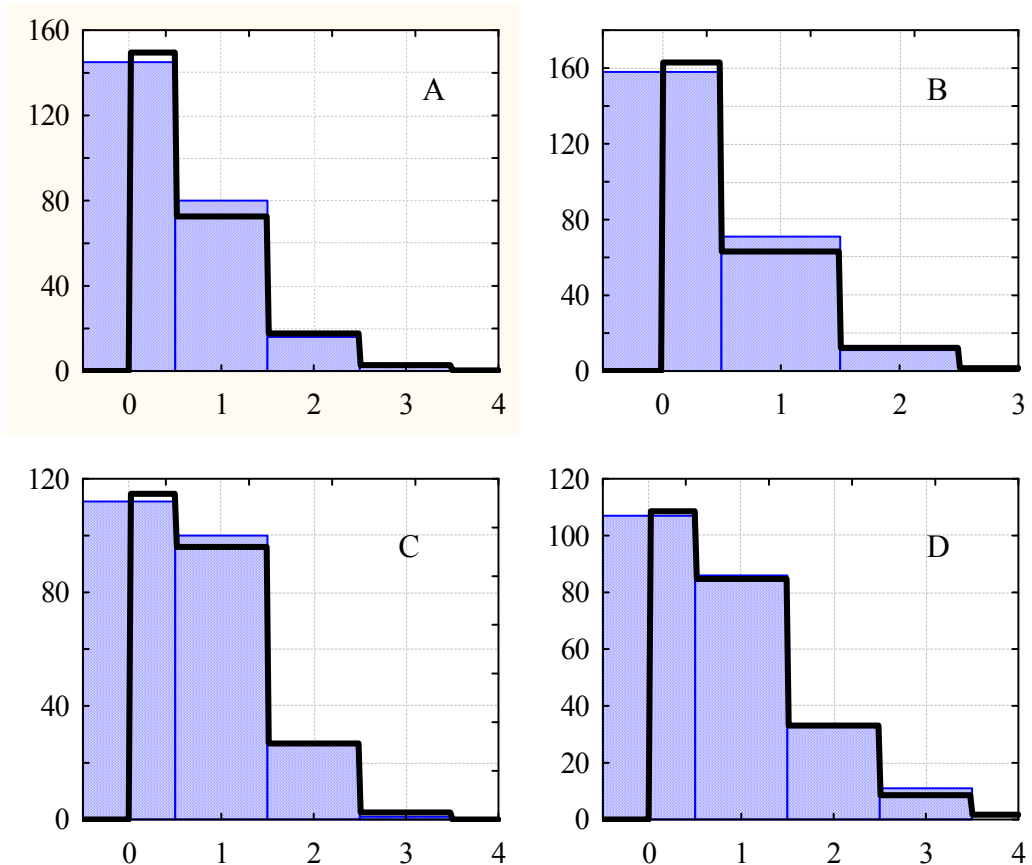


Рис. 3.4. Статистичний розподіл чисельності амфібій

Умовні позначки: лінія вказує теоретичний розподіл; А – *Bufo bufo* (тести відповідності розподілу Пуассона: $\Lambda = 0,49$, Колмогорова–Смірнова $d = 0,02$, $\chi^2 = 1,28$, $df = 1$, $p = 0,25$); В – *Bombina bombina* (тести відповідності розподілу Пуассона: $\Lambda = 4,94$, $d = 0,08$, $p < 0,10$, $\chi^2 = 48,28$, $df = 8$, $p = 0,00$); С – *Rana arvalis* (тести відповідності біноміальному розподілу: $p = 0,22$, $d = 0,48$, $\chi^2 = 0,29$, $df = 1$, $p = 0,59$); D – *Pelobates fuscus* (тести відповідності розподілу Пуассона: $\Lambda = 0,78$, $d = 0,48$, $\chi^2 = 0,06$, $df = 2$, $p = 0,97$)

Для *Rana arvalis* найкращою моделлю є біноміальний закон. Візуально, відхилення від закону Пуассона обумовлене підвищеною кількістю випадків з виловом одного екземпляру тварин цього виду.

У чисельності амфібій відбувалися зміни протягом років спостереження (рис. 3.5).

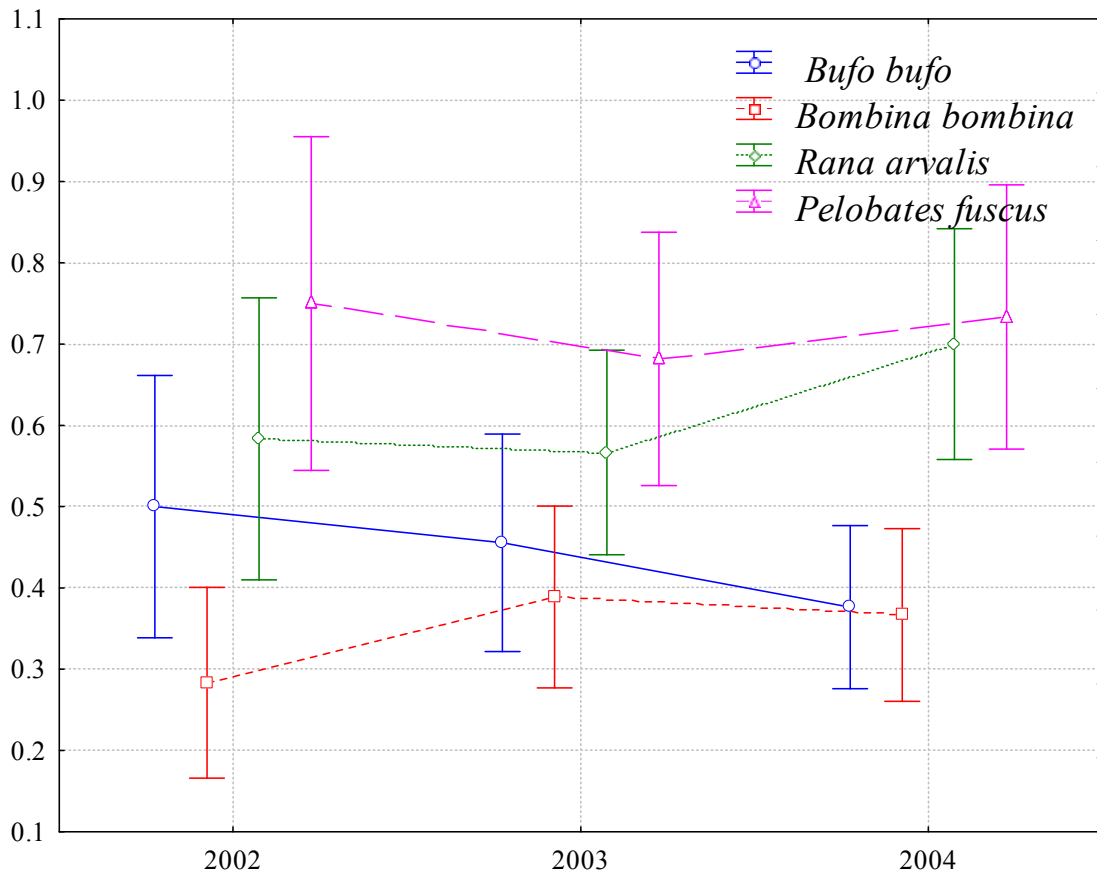


Рис. 3.5. Динаміка чисельності амфібій за роками у судіброві на арені р. Самара. Наведені середні значення та 95 % довірчий інтервал

Факторний аналіз свідчить про те, що розбіжності по чисельності по роках серед досліджених видів не є статистично вірогідними (табл. 3.7).

Таблиця 3.7

**Дисперсійний аналіз впливу фактору року на чисельність амфібій
(ступені волі ефекту – 2, помилки – 234)**

Види	Сума квадратів ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів помилки	Середня помилка	F-відношення	p-рівень
<i>Bufo bufo</i>	0,61	0,31	81,15	0,34	0,90	0,41
<i>Bombina bombina</i>	0,42	0,21	60,47	0,26	0,83	0,44
<i>Rana arvalis</i>	0,91	0,46	99,58	0,42	1,09	0,34
<i>Pelobates fuscus</i>	0,20	0,10	137,94	0,59	0,17	0,85

Характерною особливістю динаміки амфібій є інваріантне співвідношення компонентів угруповання: порядок домінування популяцій завжди залишається постійним. Результати аналізу сезонної компоненти динаміки наведені на рисунку 3.6.

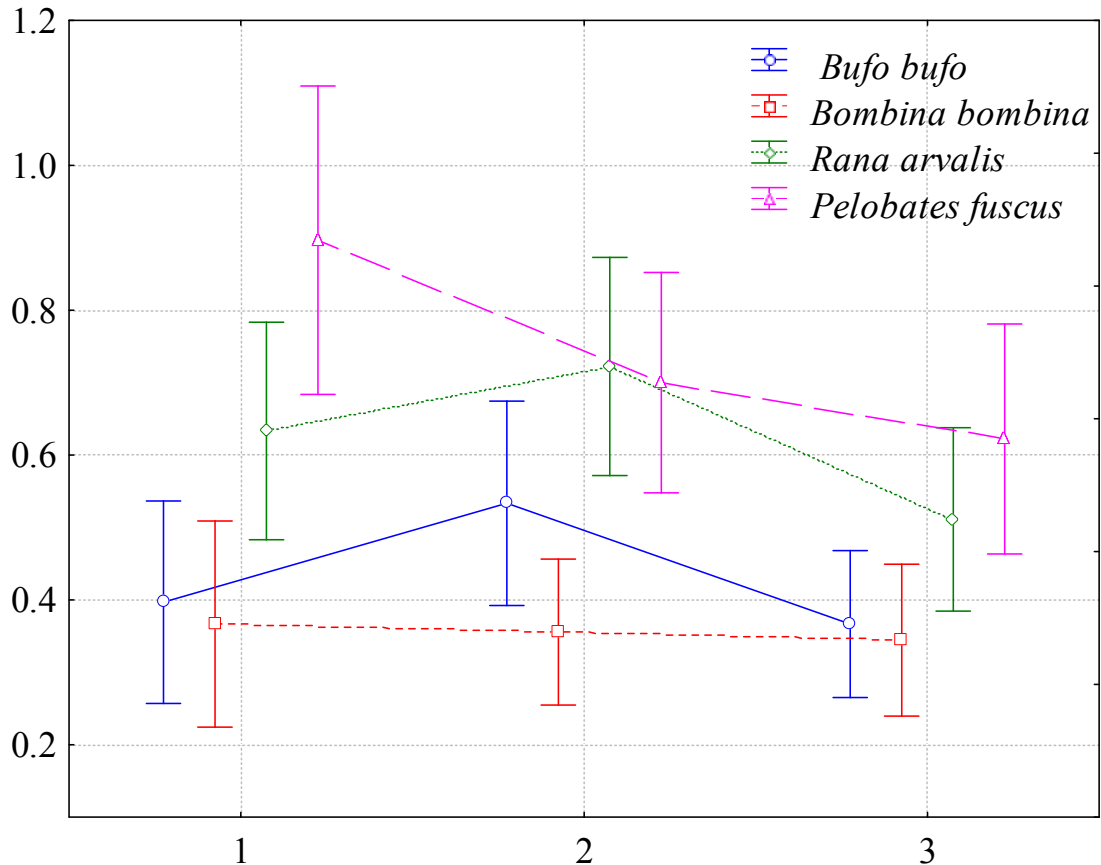


Рис. 3.6. Динаміка чисельності амфібій за сезонами у судіброві на арені р. Самара. Наведені середні значення та 95 % довірчий інтервал

Умовні позначки: 1 – весна; 2 – літо; 3 – осінь.

Для *Rana arvalis* та *Pelobates fuscus* спостерігаються закономірні тренди сезонної мінливості чисельності популяцій (табл. 3.8).

Для *Rana arvalis* максимум чисельності популяцій спостерігається влітку, а мінімум – восени. Для *Pelobates fuscus* максимум чисельності спостерігається навесні, після чого відбувається монотонне зниження чисельності (а скоріше, рухової активності) влітку та восени.

Для двох інших видів (*Bufo bufo* та *Bombina bombina*) статистично вірогідних відмінностей між чисельностями популяцій у різні сезони року не встановлено.

**Дисперсійний аналіз впливу фактору сезону на чисельність амфібій
(ступені волі ефекту – 2, помилки – 234)**

Види	Сума квадратів ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів помилки	Середня помилка	F–відношення	p–рівень
<i>Bufo bufo</i>	1,38	0,69	80,38	0,33	2,06	0,13
<i>Bombina bombina</i>	0,02	0,01	60,88	0,26	0,04	0,97
<i>Rana arvalis</i>	3,39	1,70	118,27	0,50	3,40	0,04
<i>Pelobates fuscus</i>	8,86	4,43	145,43	0,62	7,15	0,00

Для *Bufo bufo* як чітко виражену тенденцію можна констатувати максимум чисельності влітку. Для *Bombina bombina* ніяких сезонних тенденцій виявити не вдалося. Слід відзначити, що чіткість сезонних тенденцій мінливості чисельності популяцій залежить від загального рівня чисельності виду: зі зменшенням чисельності сезони відмінності згасають. Так, для домінуючих видів *Rana arvalis* та *Pelobates fuscus* сезонна компонента мінливості складає суттєву частину від загального рівня варіювання (рис. 3.7).

Для *Rana arvalis* фактор сезону описує 26,78 % від загального рівня варіабельності чисельності популяції цього виду за період досліджень. Для *Pelobates fuscus* взаємодія факторів «Сезон» та «Рік» пояснює 19,72 % варіабельності чисельності. Це свідчить про специфіку сезонної динаміки, яка відбувається у різні роки.

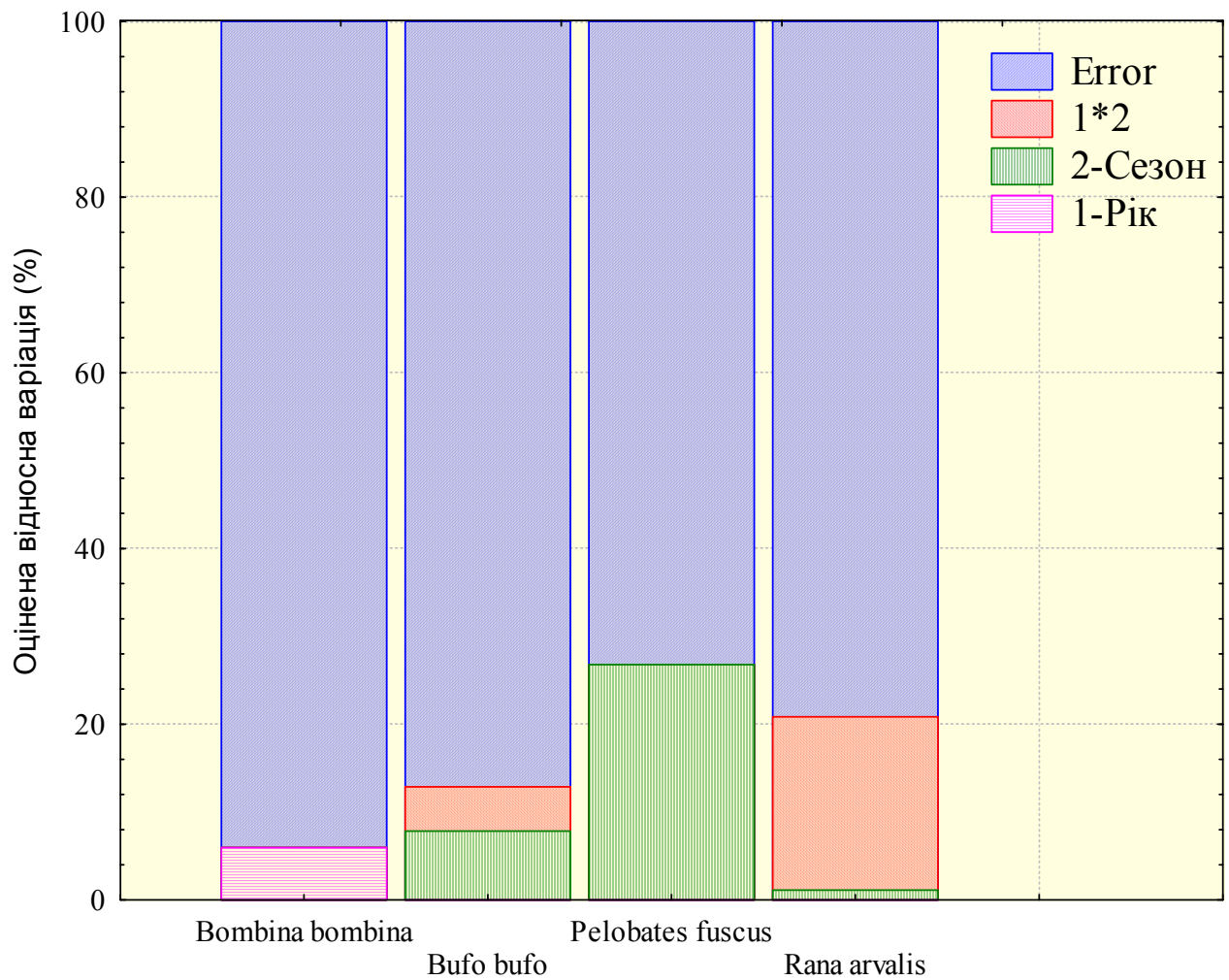


Рис. 3.7. Компоненти варіабельності чисельності популяцій амфібій субору на арені р. Самара

Для *Bufo bufo* фактори «Сезон» та взаємодія «Сезон» та «Рік» пояснюють лише 12,86 % варіабельності чисельності. Для *Bombina bombina* тільки фактор року пояснює 5,95 % варіабельності, а все інше належить до інших факторів, які не увійшли до нашого плану експерименту, або до випадкових причин.

3.4. Роль біогеоценотичного оточення в різноманітті угруповань амфібій арени р. Самара

Кількісно структура угруповання тварин може бути відображена в термінах показників різноманіття – кількість видів, індекси Шеннона та Сімпсо-

на. Нами проведений множинний аналіз різноманіття метаугруповання амфібій MDM [144] з метою визначити компоненти, які формують його різноманіття. У якості моделей досліджений вплив сезону та року (табл. 3.9).

Таблиця 3.9

Множина модель різноманіття (MDM) метаугруповання амфібій

Модель	Ентропія	Диференціальна ентропія	% від загального відхилення ентропії	Різнорманіття	Відносне різноманіття
Константа	1,35	—	—	3,85	—
Сезон	1,34	0,005	2,83	3,83	1,01
Рік	1,34	0,002	0,88	3,82	1,00
Сезон* Рік	1,33	0,012	6,16	3,78	1,01
Сайти	1,15	0,175	90,13	3,17	1,19

Загальне різноманіття метаугруповання (гамма-різнорманіття) становить 3,85. Різнорманіття на рівні сайтів (альфа-різнорманіття) становить 3,17 (медіана – 3,57, діапазон – 1,82–4,00, 1-й квантіль – 2,83, 3-й квантіль – 3,79), відповідно бета-різнорманіття дорівнює 1,21. Сезон та рік, а також їх взаємодія, визначають разом тільки 9,87 % від загального відхилення ентропії. Серед вказаних факторів найбільше значення у формуванні різноманіття відіграє фактор взаємодії сезонності та року, який описує 6,16 % від загального відхилення ентропії. Загальний висновок, який випливає з одержаних результатів – це стабільність структури метаугруповання амфібій, яке відображено за допомогою індексів різноманіття.

Залежність показників різноманіття від порядку ентропії q формує профіль різноманіття (рис. 3.8). За своєю природою, показники α - та μ -різнорманіття зменшуються зі збільшенням порядку q [205, 226], що ми спостерігаємо за власними результатами. Порядок ентропії змінює акцент у внесок видів з різною чисельністю у загальне різноманіття: при збільшенні по-

рядку ураховується більшою мірою значення більш чисельних видів у формуванні різноманіття.

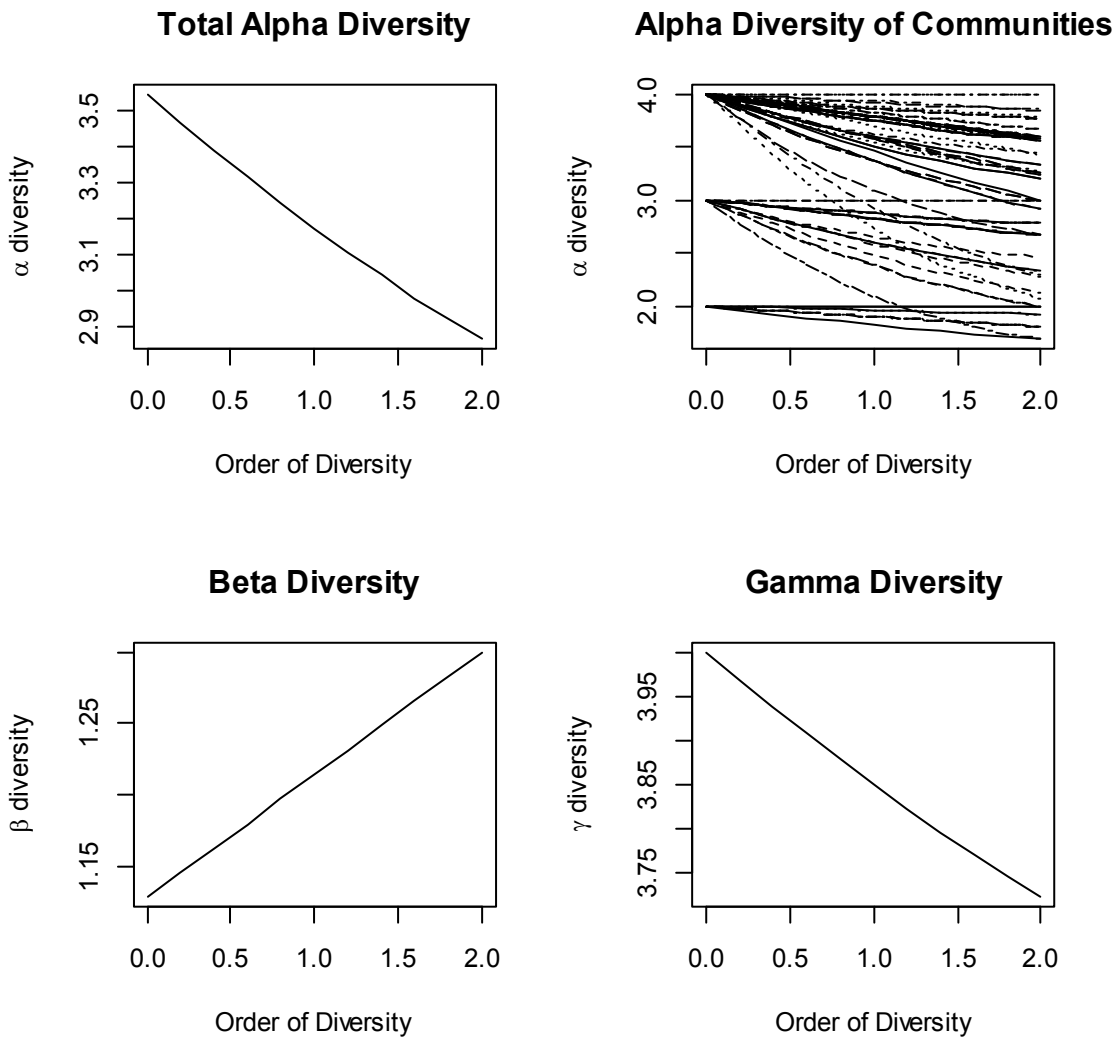


Рис. 3.8. Профіль різноманіття метаугруповання амфібій

Умовні позначки: вісь абсцис – порядок різноманіття q .

Одержані данні свідчать про те, що у формуванні β -різноманіття суттєву роль відіграють більш чисельні види. Загальний низький рівень видового багатства угруповання амфібій у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Таким чином, варіабельність різноманіття між сайтами обумовлена динамікою численності більш чисельних видів.

Висновки за розділом

1. У центральній заплаві р. Самара угруповання безхвостих земноводних представлене чотирма видами, серед яких домінантом є *Pelobates fuscus*.
2. Характерною особливістю динаміки угруповання амфібій є інваріантне співвідношення компонентів угруповання: порядок домінування популяцій завжди залишається постійним.
3. У результаті проведеної роботи встановлено, що серед досліджених факторів найбільше значення у формуванні різноманіття відіграє фактор сезонності. Загальним чинником, що впливає на чисельність тварин, є стабільність структури метаугруповання амфібій, що відображено за допомогою індексів різноманіття.
4. Фактор року майже не впливає на стан популяцій амфібій, що проявляється в стабільному розподілу популяцій по парцелах біогеоценозу та інваріантному стосовно років співвідношенню чисельностей популяцій, які складають угруповання.
5. Стабільний рівень видового багатства угруповання амфібій у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Встановлено, що варіабельність різноманіття між сайтами обумовлена динамікою чисельності саме багаточисельних видів.

РОЗДІЛ 4. ОЦІНКА СТІЙКОСТІ УГРУПОВАНЬ БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ

4.1. Стійкість угруповання в центральній заплаві р. Самара за Мейєм

У результаті обліку встановлено, що угруповання амфібій центральної заплави р. Самара представлено наступними видами: *P. fuscus*, *R. arvalis*, *B. bufo*, *B. bombina*. Кореляційні матриці як за коефіцієнтами Спірмена, так і та Пірсона, дають подібні результати (табл. 4.1).

Таблиця 4.1

Кореляційна матриця чисельності амфібій
(верхня напівматриця – коефіцієнти кореляції Пірсона для
трансформованих даних, нижня напівматриця – коефіцієнти кореляції
Спірмена для даних без трансформації)
(наведені тільки вірогідні коефіцієнти кореляції для $p < 0,05$)

	<i>B. bufo</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>P. fuscus</i>
<i>B. bufo</i>	1,00	0,27	–	–
<i>B. bombina</i>	0,23	1,00	0,76	0,59
<i>R. arvalis</i>	–	0,75	1,00	0,79
<i>P. fuscus</i>	–	0,59	0,79	1,00

При проведенні кореляційного аналізу виявлено статистично вірогідну взаємозалежність між чисельностями популяцій часникової жаби та гостромордої ропухи. Слід відзначити позитивну кореляцію чисельностей популяцій кумки червоночеревної та ропухи гостромордої та між представниками кумки червоночеревної та часникової жаби. Відносно невелика залежність характерна для жаби звичайної та кумки червоночеревної. Не відмічено статистично вірогідної кореляції між чисельністю жаби звичайної та ропухи гостромордої та часниковою жабою.

На рисунку 4.1 наведені попарні діаграми розсіювання чисельності амфібій, які дозволяють встановити характер зв'язків між динамічними особливостями досліджених популяцій.

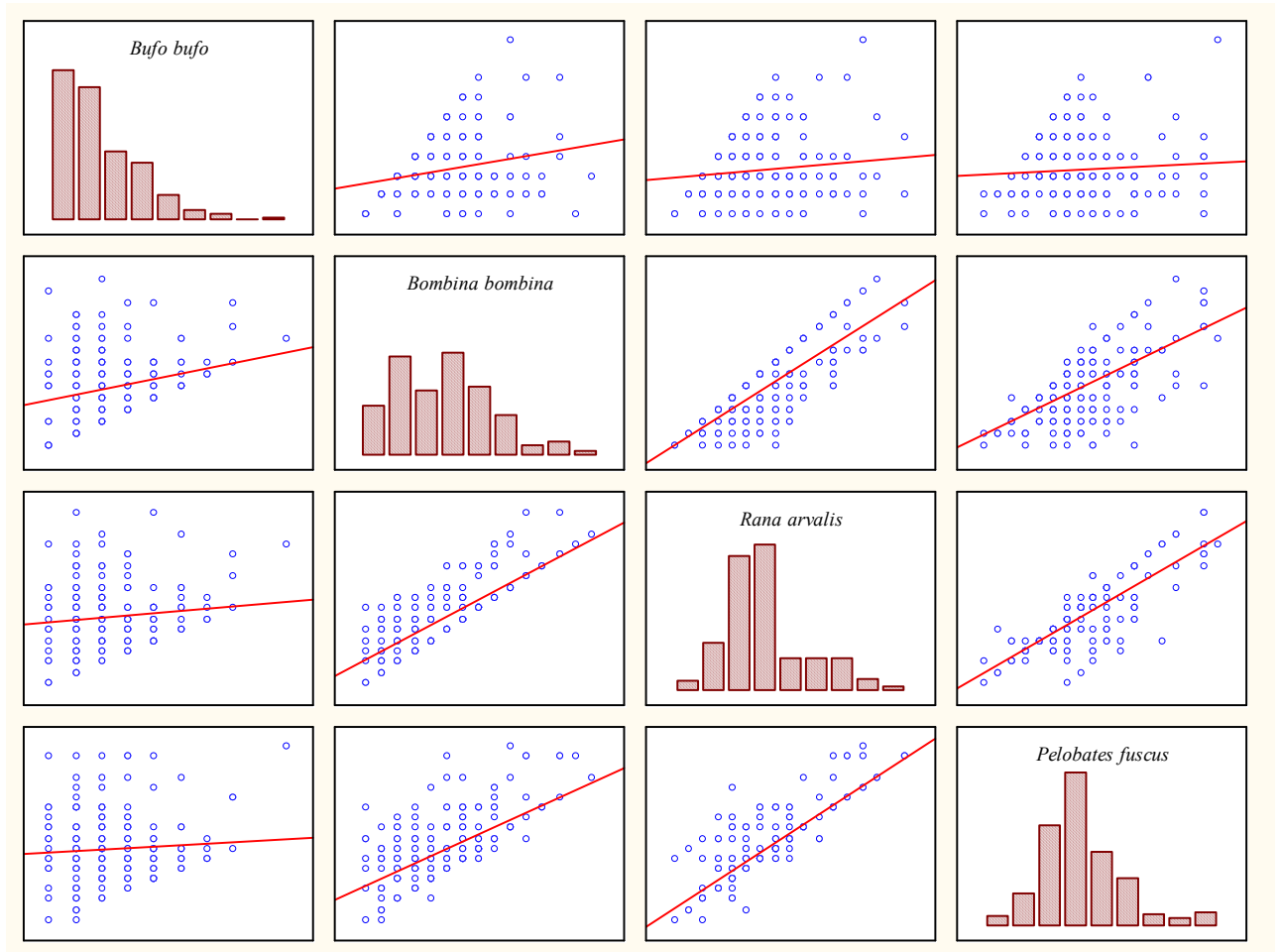


Рис. 4.1. Гістограми розподілу чисельності амфібій та діаграми розсіювання

Дані, наведені на рисунку 4.1, певною мірою доповнюють результати кореляційного аналізу (табл. 4.1), але слід відзначити, що коефіцієнти кореляції Пірсона, обчислені при кореляційному аналізі, здатні відобразити тільки лінійну компоненту зв'язку. Як ми бачимо на рисунку, лінійна компонента є суттєвою для парних кореляцій *B. bombina*, *R. arvalis* та *P. fuscus*. Кореляції чисельності популяцій *B. bufo* з іншими амфібіями мають суттєву нелінійну компоненту, що у термінах лінійної моделі відображається як зниження вірогідності відповідних кореляційних коефіцієнтів. Також очевидно, що коефі-

цієнт рангової кореляції Спірмена також не завжди чутливий до деяких форм екологічних взаємозв'язків.

Таким чином, статистично не вірогідні лінійні коефіцієнти кореляції ще не є свідченням відсутності зв'язку як такого. У нашому випадку зв'язок має більш складний характер, ніж такий, що може бути відображений у рамках лінійного підходу.

На основі коефіцієнтів рангової кореляції Спірмена було обчислено показники стійкості угруповання амфібій за Мейєм (табл. 4.2).

Таблиця 4.2

Оцінка стійкості угруповання амфібій за Р. Мейєм

Аспект угруповання	R	C	$R(SC)^{1/2}$	Оцінка стійкості угруповання
за роками				
2002	0,48	0,61	0,79	Стійке
2003	0,79	0,71	1,11	Не стійке
2004	0,55	0,54	1,02	Не стійке
за сезонами				
Весна	0,31	0,71	0,44	Стійке
Літо	0,61	0,61	1,00	Нейтральне
Осінь	0,51	0,55	0,93	Стійке
за парцелями				
Мокрицева	0,55	0,61	0,90	Стійке
Мертвопокровна	0,61	0,61	1,00	Нейтральне
Яглицева	0,6	0,61	0,98	Стійке
за весь період за всьома парцелями				
Усього	0,59	0,61	0,97	Стійке

Установлено, що угруповання амфібій як цілісна система у межах дослідженого просторового та часового діапазонів характеризується стійкістю. У часовому аспекті стан стійкості встановлений тільки для 2002 р., тоді як динаміка угруповання у 2003 та 2004 рр. стійкою не була. Хоча спостережуване відхилення від стійкого стану більшою мірою можна визнати як прояв

нейтральної стійкості. У сезонному аспекті стійкістю характеризується динаміка весною та осінню, а влітку динаміка є нейтральною. В біогеоценотичному аспекті стійкою є динаміка в мокрицевій та яглицевій парцелях, тоді як нейтральною є динаміка угруповання в мертвопокровній парцелі. Таким чином, обрахування кореляційної матриці чисельності угруповання амфібій дозволило встановити емпіричні метрики стійкості за Мейєм. Найважливішим результатом є тотальна стійкість угруповання, тоді як у окремих аспектах поряд з переважанням стійких станів можуть спостерігатися нейтральні або нестійкі стани угруповання.

4.2. Динаміка угруповання в центральній заплаві р. Самара

Слід відзначити, що парні кореляційні залежності чисельностей популяцій відображають статичний аспект організації угруповання, який проявляє себе вже як певний результат взаємодій між популяціями та результат впливу зовнішніх факторів. Динамічна компонента може бути відображена за допомогою визначення швидкостей зміни чисельностей популяцій у часі.

Аналіз залежностей швидкостей змін чисельностей популяцій досліджених популяцій амфібій від чисельності *B. bufo* дозволив встановити закономірні патерни динаміки чисельності земноводних (рис. 4.2).

Швидкість зміни чисельності *B. bufo* від'ємно залежить від чисельності самого виду, що свідчить про наявність механізмів негативного зворотного зв'язку, які стабілізують популяцію. Більш цікавими є інші залежності. Так, швидкість зміни чисельності *B. bombina* максимальна при чисельності *B. bufo* 3–4 екз./пастко добу. Збільшення або зменшення чисельності *B. bufo* призводить до зменшення швидкості росту чисельності популяції *B. bombina*. Аналогічна форма залежностей встановлена також для динаміки чисельності *R. arvalis* та *P. fuscus* від чисельності *B. bufo*. Парабола досить добре може описати відповідні залежності геометрично, а поліном другого ступеню – аналітично. Другий ступінь в аналітичних залежностях вказує на взаємозв'язок,

який виникає при здійсненні впливу. Це можна інтерпретувати як взаємозв'язок між особинами в популяції *B. bufo*, який виникає при впливі на інші популяції угруповання амфібій.

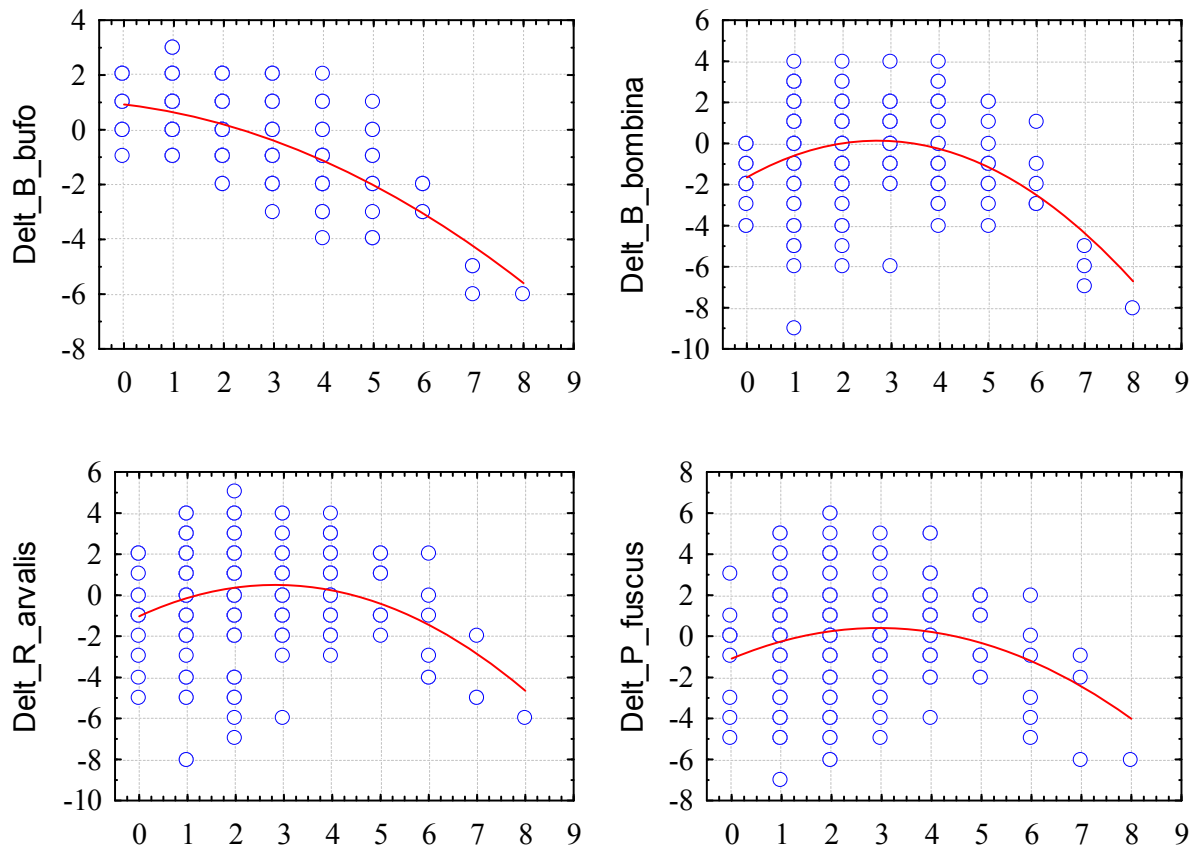


Рис. 4.2. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *B. bufo* (вісь абсцис)

Гіперболічний характер має залежність швидкості динаміки *B. bombina* від щільності популяції цього виду (рис. 4.3). Подібний характер впливу чисельності *B. bombina* також на *R. arvalis* та *P. fuscus*. Гіпербола залежності швидкості зміни чисельності *B. bufo* від щільності *B. bombina* характеризується наявністю зони мінімуму. Це свідчить про те, що занадто низька або занадто висока чисельність *B. bombina* сприяє зростанню чисельності *B. bufo*. Загальний гіперболічний вигляд залежностей динаміки чисельності популяцій амфібій від чисельності *B. bombina* вказують на складні процеси регуляції, які виникають в угрупованні амфібій.

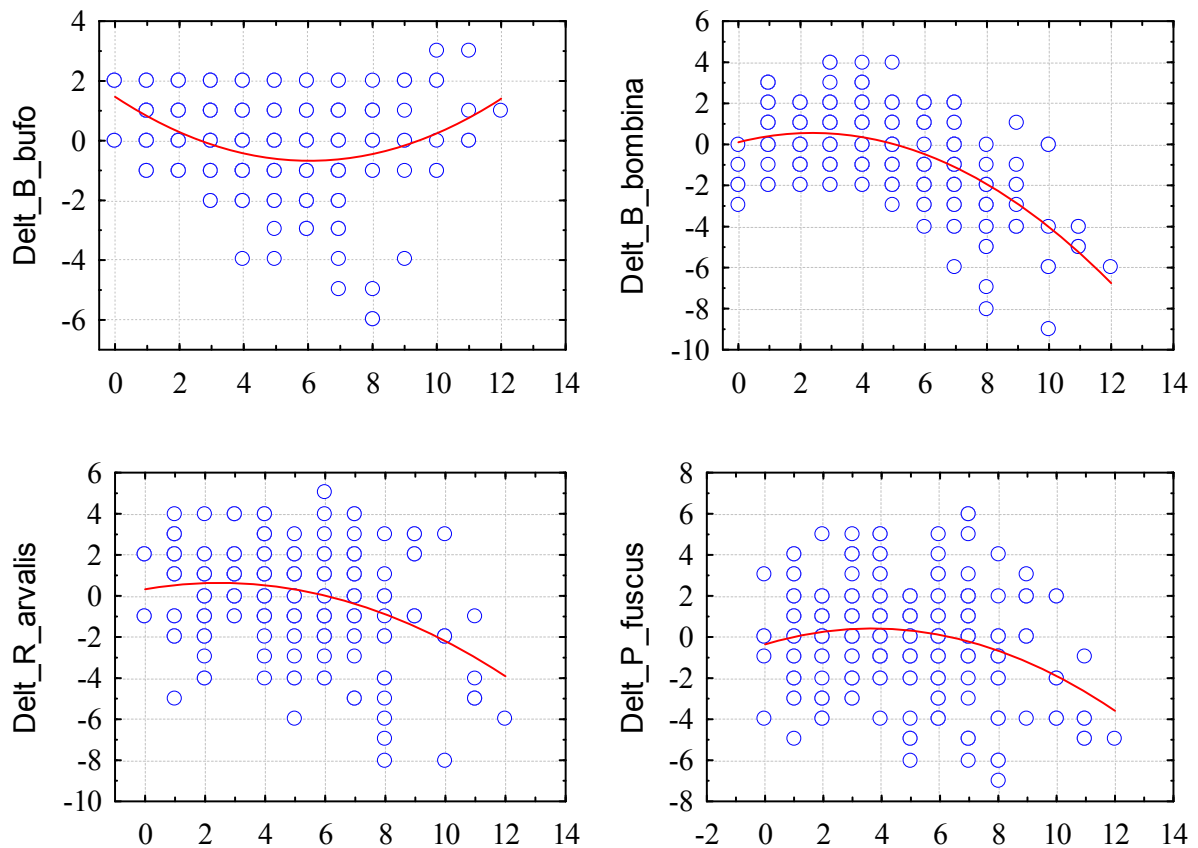


Рис. 4.3. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *B. bombina* (ось абсцис)

Ключовою особливістю є взаємодія між особинами в межах популяції *B. bombina*, наслідки якої безпосередньо визначають особливості динаміки цього виду та інших видів в угрупованні. Констатація взаємодії має феноменологічний характер, так як конкретні механізми взаємодії потребують дещо іншого методичного інструментарію для свого дослідження.

Важливо відзначити, що характер впливу чисельності популяції *R. arvalis* на динаміку популяцій в угрупованні характеризується високим рівнем подібності з тими закономірностями, що були встановлені для впливу популяції *B. bombina* (рис. 4.4). В обох випадках гіперболічні метафори досить добре відображають взаємовідносини в угрупованні. Вплив популяцій *P. fuscus* на динаміку чисельностей амфібій при загальній подібності до попередніх двох видів має більш лінійний характер (рис. 4.5).

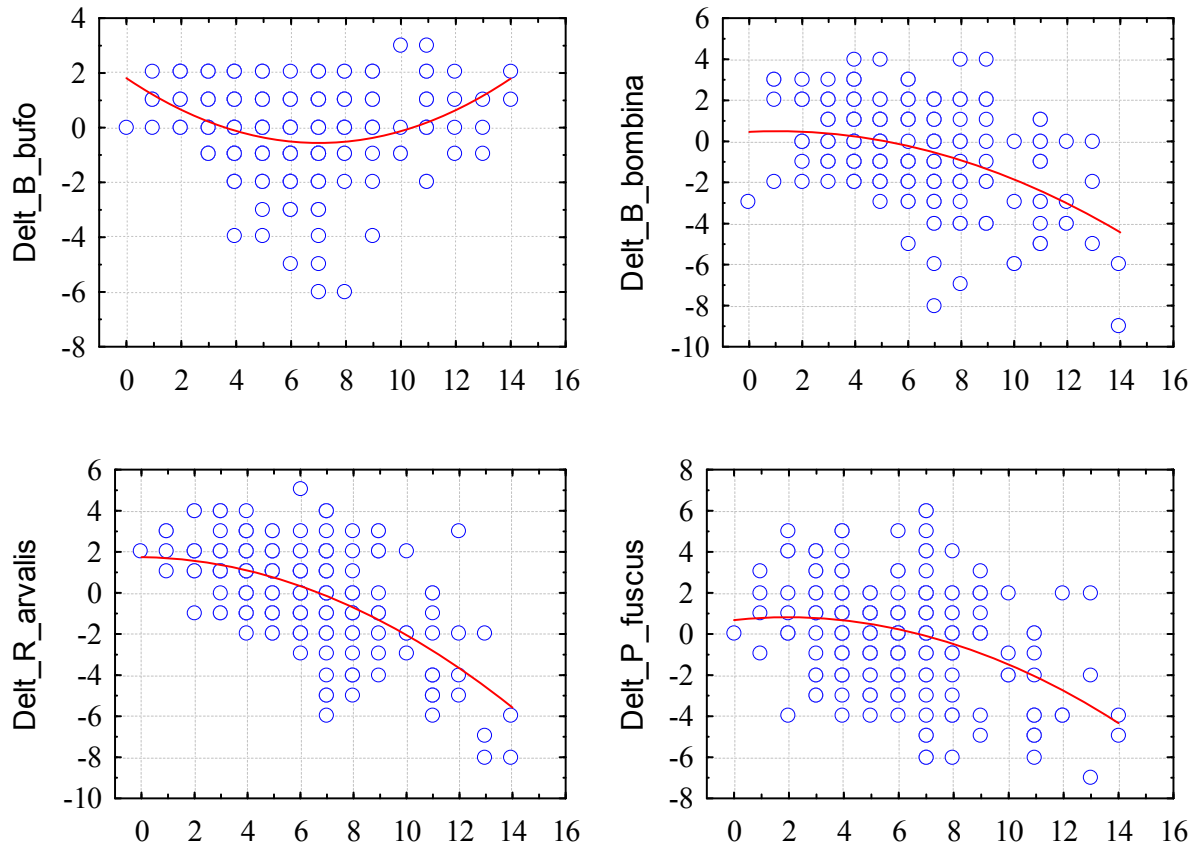


Рис. 4.4. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *R. arvalis* (вісь абсцис)

Слід відзначити, що динамічні діаграми ураховують залежність зміни чисельності даної популяції тварин від чисельності всіх видів в угрупованні у даний момент часу. Зміна чисельності є різниця між показниками багатства у наступний період часу та у даний період часу. Регулярний характер динамічних діаграм свідчить про не випадкові механізми зміни чисельності тварин. Точніше можна сказати, що при наявності певного рівня випадкової компоненти у динаміці чисельності тварин має місце регулярна компонента, яка може бути пояснена за допомогою чисельності всіх видів в угрупованні.

Кореляційна матриця відображає досить одно направлений характер зв'язків між видами в угрупованні. Такий підхід можна охарактеризувати як статичний – кожна точка на кореляційній діаграмі є зрізом угруповання у конкретний відрізок часу без явного урахування наявності зв'язків у часі, а саме пам'яті угруповання.

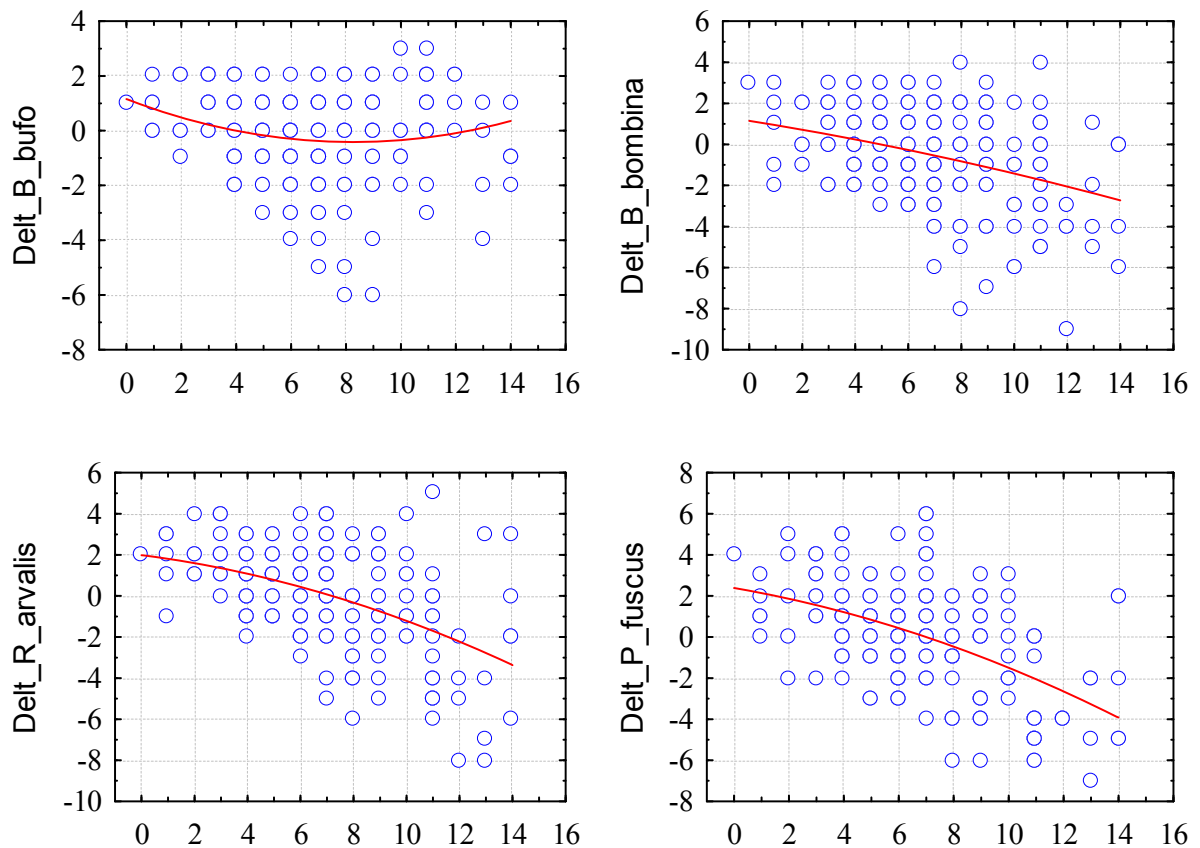


Рис. 4.5. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *P. fuscus* (вісь абсцис)

Залучення для аналізу зв'язків у часі надає можливості одержати більш складні, а з іншого боку – більш тонкі, патерни зв'язку між видами в угрупованні. На противагу статичному підходу, динамічний підхід відкриває деталі динамічних залежностей в угрупованні.

4.3. Стійкість угруповання в центральній заплаві р. Самара за Ляпуновим

Регресійний аналіз дозволяє перейти від попарних порівнянь показників динаміки чисельності певного виду з чисельністю видів в угрупованні до більш складної моделі, яка враховує також взаємодії між видами (табл. 4.3).

Компоненти поліному першого ступеню вказують на вплив популяцій на динаміку досліджуваної популяції, а компоненти другого ступеню – вплив взаємодії популяцій. Регресійні моделі дозволяють пояснити 55–64 % дисперсії швидкості змін чисельності досліджених популяцій амфібій.

Таблиця 4.3

Динамічні рівняння чисельності амфібій

Змінні	<i>B. bufo</i> $R^2 = 0,64$		<i>B. bombina</i> $R^2 = 0,57$		<i>R. arvalis</i> $R^2 = 0,55$		<i>P. fuscus</i> $R^2 = 0,55$	
	Ср.±ст. помилка, p -рівень		Ср.±ст. помилка, p -рівень		Ср.±ст. помилка, p -рівень		Ср.±ст. помилка, p -рівень	
r	1,32±0,30	0,00	0,39±0,25	0,11	0,73±0,19	0,00	0,90±0,22	0,00
x_1	-0,28±0,10	0,00	0,08±0,07	0,23	-0,02±0,06	0,72	-0,06±0,06	0,36
x_2	0,05±0,09	0,55	-0,08±0,07	0,28	0,05±0,04	0,28	0,09±0,05	0,04
x_3	-0,57±0,13	0,00	0,13±0,12	0,27	0,02±0,08	0,81	0,05±0,06	0,46
x_4	0,29±0,09	0,00	-0,15±0,09	0,09	-0,15±0,06	0,01	-0,25±0,05	0,00
x_1^2	0,04±0,01	0,00	-0,03±0,01	0,00	-0,03±0,01	0,00	-0,02±0,01	0,00
x_2^2	0,03±0,02	0,08	0,02±0,01	0,15	-0,02±0,01	0,00	-0,01±0,01	0,32
x_3^2	0,06±0,02	0,00	0,00±0,02	0,87	-0,01±0,01	0,28	0,00±0,01	0,68
x_4^2	-0,02±0,01	0,01	0,02±0,01	0,01	0,01±0,01	0,02	0,01±0,00	0,01
$x_1 \cdot x_2$	-0,05±0,01	0,00	0,00±0,01	0,90	0,00±0,01	0,63	0,01±0,01	0,38
$x_1 \cdot x_3$	0,03±0,02	0,12	0,02±0,02	0,34	0,00±0,01	0,88	0,01±0,01	0,44
$x_3 \cdot x_4$	-0,01±0,02	0,61	0,00±0,01	0,89	0,02±0,01	0,13	0,01±0,01	0,36
$x_2 \cdot x_3$	-0,03±0,03	0,24	-0,01±0,02	0,60	0,03±0,02	0,05	0,01±0,01	0,62
$x_2 \cdot x_4$	0,00±0,02	0,84	-0,01±0,01	0,44	0,00±0,01	0,70	-0,01±0,01	0,38
$x_3 \cdot x_4$	-0,01±0,01	0,41	-0,01±0,02	0,35	-0,01±0,01	0,25	0,00±0,01	0,64

Умовні позначки: r – константа; x_1 – чисельність *B. bufo*; x_2 – чисельність *B. bombina*; x_3 – чисельність *R. arvalis*; x_4 – чисельність *P. fuscus*.

Одержані регресійні рівняння складають систему рівнянь другого ступеню, яка має два рішення:

Перший стаціонарний стан:

$$\text{vec}(x_1, x_2, x_3, x_4) = \begin{pmatrix} 4.663 \\ 2.74 \\ 4.033 \\ 4.161 \end{pmatrix}.$$

Другий стаціонарний стан:

$$\text{vec}(x_1, x_2, x_3, x_4) = \begin{pmatrix} 1.704 \\ 5.203 \\ 7.982 \\ 8.184 \end{pmatrix}.$$

Ці рішення відповідають стаціонарним станам динаміки популяцій, тобто таких, при яких швидкість зміни чисельності всіх популяцій дорівнює нулю. Для першого стаціонарного стану характерно переважання чисельності

B. bufo в угрупованні амфібій, що є нетиповою ситуацією під час досліджень. Другий стаціонарний стан більшою мірою відповідає типовому розподілу чисельності.

Для проведення аналізу стійкості стаціонарних станів поліноміальна функція другого порядку повинна бути ліанерізована за допомогою розкладення у ряд Тейлора в околиці стаціонарних точок. Ліанерізація дала наступні динамічні матриці, які описують поведінку угруповання в околицях відповідних стаціонарних станів:

Перший стаціонарний стан:

$$S = \begin{pmatrix} 0.057 & -0.176 & -0.09 & 0.047 \\ -0.17 & -0.095 & 0.124 & -0.067 \\ -0.188 & 0.066 & -0.03 & -0.029 \\ -0.174 & 0.09 & 0.053 & -0.141 \end{pmatrix}.$$

Другий стаціонарний стан:

$$S = \begin{pmatrix} -0.231 & -0.004 & 0.144 & -0.117 \\ 0.093 & -0.108 & 0.01 & 0.002 \\ 0.049 & 0.071 & -0.099 & -0.03 \\ 0.03 & 0.04 & -0 & -0.095 \end{pmatrix}.$$

Найбільше власне число динамічної матриці, яка описує поведінку угруповання в околиці першого стаціонарного стану є позитивним, з чого випливає асимптотична нестабільність цього стаціонарного стану. Тобто, при виведенні системи з цього стану внаслідок зовнішньої пертурбації вона не має механізмів повернутися зворотно. Перебування в цьому стаціонарному стані можливе тільки як наслідок випадкового блукання траєкторії угруповання.

Другий стаціонарний стан є асимптотично стабільним, так як найбільше власне число відповідної динамічної матриці є негативним ($-0.06+0.021i$). Слід відмітити, що число є комплексним, це свідчить про те, що система повертається у стаціонарний стан за допомогою хвилеподібної динаміки. Динаміка повернення системи у стаціонарний стан не є реактивною, так як всі власні числа матриці $(S+S^T)/2$ є негативними:

$$\text{eigenvals}\left(\frac{S + S^T}{2}\right) = \begin{pmatrix} -0.008 \\ -0.078 \\ -0.155 \\ -0.291 \end{pmatrix}.$$

Слід відзначити, що найбільше власне число дуже наближене до нуля, тому враховуючи стохастичну природу взаємодій між популяціями угрупов-

вання, можна припустити за певних умов реактивний характер динаміки угруповання. Це означає, що після пертурбації система, перед тим, як повернутися в стаціонарний стан, може значно відхилитися у протилежному напрямку, що супроводжується варіабельністю показників чисельності. У реактивній системі варіабельність показників чисельності не є показником стабільності або нестабільності. Збільшення варіабельності чисельності угруповання може бути необхідним етапом його стабілізації.

Наведений алгоритм було застосовано не тільки для даних по динаміці угруповання за весь період досліджень, але й окремим його аспектам. Системи регресійних рівнянь та динамічні матриці в стаціонарних станах не наведені з міркувань економії місця. На тлі тотальної стійкості угруповання, що встановлено для всього дослідженого часового та біогеоценотичного діапазонів, стійкість встановлена тільки для одного стаціонарного стану в 2003 р. (табл. 4.4). Цей стійкий стан є реактивним, а повернення до нього після виведення системи з рівноваги відбувається по коливальній траєкторії, при що свідчить наявність мнимої компоненти у власному числі. За інші роки відповідні стаціонарні стани не є стійкими.

У сезонному аспекті всі стаціонарні стани не є стійкими. Це свідчить про те, що закінчений річний цикл динаміки угруповання володіє властивостями стійкості, а сезонні етапи динаміки слугують тільки частинами траєкторії, у межах якої реалізується властивість стійкості.

У біогеоценотичному аспекті стійкістю характеризується одне зі стаціонарних станів угруповання у межах мертвопокривної та яглицевої парцел, тоді як у межах мокрицевої парцели угруповання не є стійким. У мертвопокривній парцелі стійкий стан є реактивним, а в яглицевій – не реактивним.

У результаті проведеної роботи були встановлені показники стійкості угруповання амфібій ліпо-ясененевої діброви у центральній заплаві р. Самара за Мейем та Ляпуновим. Обидва підходи базуються на припущенні про вплив кількості та інтенсивності зв'язків в угрупованні на його стійкість.

Таблиця 4.4

Показники стійкості угруповання амфібій за різними аспектами

Аспект угруповання	Чисельності у стаціонарних станах				Показники стійкості за Ляпуновим		
					Найбільше власне число динамічної матриці	Еластичність	Реактивність
	<i>Bufo bufo</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Pelobates fuscus</i>			
за роками							
2002	4,38	4,20	4,91	5,88	0,55	−1,82	0,94
	2,18	3,96	2,76	5,59	0,291+0,32i	−3,44	0,34
2003	4,30	6,36	9,07	8,52	−0,069+0,20i	14,49	0,15
	4,70	5,25	3,73	6,26	0,193+0,1i	−5,18	0,31
2004	5,46	4,87	6,83	10,20	0,56+0,11i	−1,79	0,61
	4,57	3,85	4,80	4,45	0,36	−2,78	0,38
за сезонами							
Весна	0,30	3,15	7,97	14,53	0,04+1,11i	−25,00	1,33
	6,26	5,77	8,37	7,54	0,24	−4,17	0,29
Літо	3,03	9,08	6,63	7,27	0,163+0,06i	−6,13	0,22
	10,81	5,05	−5,56	11,83	0,582+0,23i	−1,72	0,83
Осінь	5,94	4,94	4,68	7,65	0,379+0,13i	−2,64	0,51
	2,94	2,60	5,12	5,39	0,092+0,08i	−10,87	0,15
за парцелями							
Мокрице- ва	2,26	3,55	5,34	7,61	0,028+0,27i	−35,71	1,13
	5,26	9,12	13,70	14,41	0,18	−5,56	0,33
Мертвопо- кривна	1,53	4,82	7,92	8,90	−0,086+0,09i	11,63	−0,03
	1,33	1,03	9,13	0,33	0,189+0,43i	−5,29	0,35
Яглицева	2,84	4,57	5,26	5,93	−0,075+0,06i	13,33	0,01
	6,65	4,41	6,47	9,53	0,371+0,11i	−2,70	0,71
За весь період за усьома парцелями							
Усього	4,66	2,74	4,03	4,16	0,221+0,03i	−4,52	0,27
	1,70	5,20	7,98	8,18	−0,06+0,02i	16,67	−0,01

Критерій Мея впливає з результатів чисельного моделювання гіпотетичних угруповань [230]. Його результативність підтверджена рядом польових досліджень [60], але ступінь відповідності експериментальних результатів теоретичним викладкам ґрунтується на експертних оцінках. Позитивною особливістю критерія Мея є порівняна простота його обчислення, так як він є безпосередньою похідною кореляційної матриці угруповання. Саме кореляційні матриці є базисом для різного роду ординаційних технік в екології угруповань (факторний аналіз, аналіз відповідностей, кластерний аналіз, багатовимірне шкалювання та багато інших споріднених технік). Така методика дозволяє підійти до вирішення питання зв'язку стійкості та структури угруповання. Також критерій Мея дозволяє враховувати показник, який є функцією різноманіття угруповання, що пов'язує стійкість та різноманіття угруповання.

У свою чергу, складна динаміка компонентів угруповання, яка більшою мірою може бути описана нелінійними або навіть немонотонними нелінійними моделями, значно обмежують діапазон застосування процедури на основі індексів кореляції, як Пірсона, та і Спірмена. Вірогідно, як розширення критерія Мея може бути запропонована метрика, яка базується на інших більш гнучких показниках зв'язку між видами в угрупованні, але розвиток підходів до оцінки різноманіття мав дещо інший напрямок.

Альтернативним підходом до оцінювання стійкості угруповання є критерій Ляпунова, який запозичений з теорії механічної стійкості. У ньому також стійкість виводиться через зв'язки між елементами системи, але ці зв'язки мають компоненту пам'яті взаємодії у часі: функцією, яка відображає зв'язок є не чисельність виду, а швидкість зміни чисельності, тобто різниця між послідовною чисельністю у часі. Стійкість при такому підході формалізована як властивість повернення у стаціонарний стан системи після пертурбації, тобто відхилення системи від цього стану. У такому контексті мова йде не про стійкість системи як такої, а стійкість стаціонарного стану. Складність поведінки системи може віддзеркалюватися наявністю не одного, а декількох

стаціонарних станів. Система може вважатися стійкою, якщо існує стійкий хоч би один стаціонарний стан. Складна динаміка системи може бути описана системою нелінійних рівнянь. У стаціонарних станах проводиться ліанерізація, тобто спрощення до лінійної моделі системи диференціальних рівнянь у околиці стаціонарного стану. Найбільше за модулем власне число відповідної динамічної системи характеризує стійкість стаціонарного стану.

Як критерій Мея, так і критерій Ляпунова, дозволили встановити властивість стійкості угруповання амфібій у діапазоні часу дослідження та діапазоні досліджених парцел біогеоценозу. Окремі часові та біогеоценотичні аспекти угруповання не часто є стійкими. Це явище може бути пояснене за допомогою виявлення властивості реактивності, яке значно розширяє уявлення про стійкість угруповання. Реактивність виникає тоді, коли після пертурбації система ще більше відхиляється від рівноважного стану, перед тим, як до нього повернутися. Локальні часові або біогеоценотичні зрізи віддзеркалюють саме ці періоди динаміки, коли система знаходиться у значній віддаленості від стаціонарного стану та у цьому сенсі не є стійкою.

Встановлені механізми стійкості угруповання амфібій мають значні природоохоронні висновки. Угруповання амфібій має біогеоценотичну та часову пам'ять. Екзогенні впливи навіть стійкої системи можуть у певному періоді часу підсилюватися, так як угруповання є реактивним. Тому варіабельність чисельності складових угруповання не є надійним маркером стійкості угруповання: стійке угруповання може складатися зі значно варіабельних популяцій, а угруповання, яке втратило властивість стійкості, може тимчасово характеризуватися стабільною динамікою елементів.

Одержані результати підтверджують необхідність проведення довгострокових багаторічних моніторингових програм по оцінці стану угруповань тварин, так як обмежені у часі зрізи стану не можуть мати вирішального значення у висвітленні їх стійкості.

Також одержані результати підтверджують роль біогеоценотичного (а у більш широкому сенсі – ландшафтно-екологічного) різноманіття у форму-

ванні властивості стійкості угруповань. Тому охорона біогеоценотичного різноманіття є основою підтримання стійкості угруповань амфібій.

4.4. Стійкість угруповання на арені в долині р. Самара за Мейєм

Кореляційні матриці чисельності видів амфібій в суборі на арені р. Самара за коефіцієнтами Спірмена та Пірсона мають подібний вигляд (табл. 4.5, рис. 4.6).

Таблиця 4.5

Кореляційна матриця чисельності амфібій (верхня напівматриця – коефіцієнти кореляції Пірсона для трансформованих даних, нижня напівматриця – коефіцієнти кореляції Спірмена для даних без трансформації)

(наведені тільки вірогідні коефіцієнти кореляції для $p < 0,05$)

	<i>B. bufo</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>P. fuscus</i>
<i>B. bufo</i>	1,00	0,45	–	–
<i>B. bombina</i>	0,45	1,00	–	–
<i>R. arvalis</i>	–	–	1,00	–
<i>P. fuscus</i>	–	–	–	1,00

Кореляційний аналіз дозволив встановити наявність статистично вірогідного зв'язку тільки між чисельністю популяцій двох видів: *B. bombina* та *B. bufo*. Аналіз попарних діаграм розсіювання (рис. 4.6) вказує на те, що лінійна або монотонна моделі не можуть бути корисними для всебічного описання динамічних зв'язків, які формуються між видами у досліджуваному угрупованні. Неможна відкидати гіпотезу про наявність зв'язків між видами, які можуть бути описані за допомогою нелінійних моделей.

За критерієм Мейя угруповання амфібій у наземному біогеоценозі на арені р. Самара характеризується властивістю стійкості як загалом, так і в окремих аспектах: за роками або за сезонами. Очевидно, що низький рівень зв'язності популяцій в угрупованні призводить до розрахункової оцінки стійкості, яка не перевищує порогів рівень.

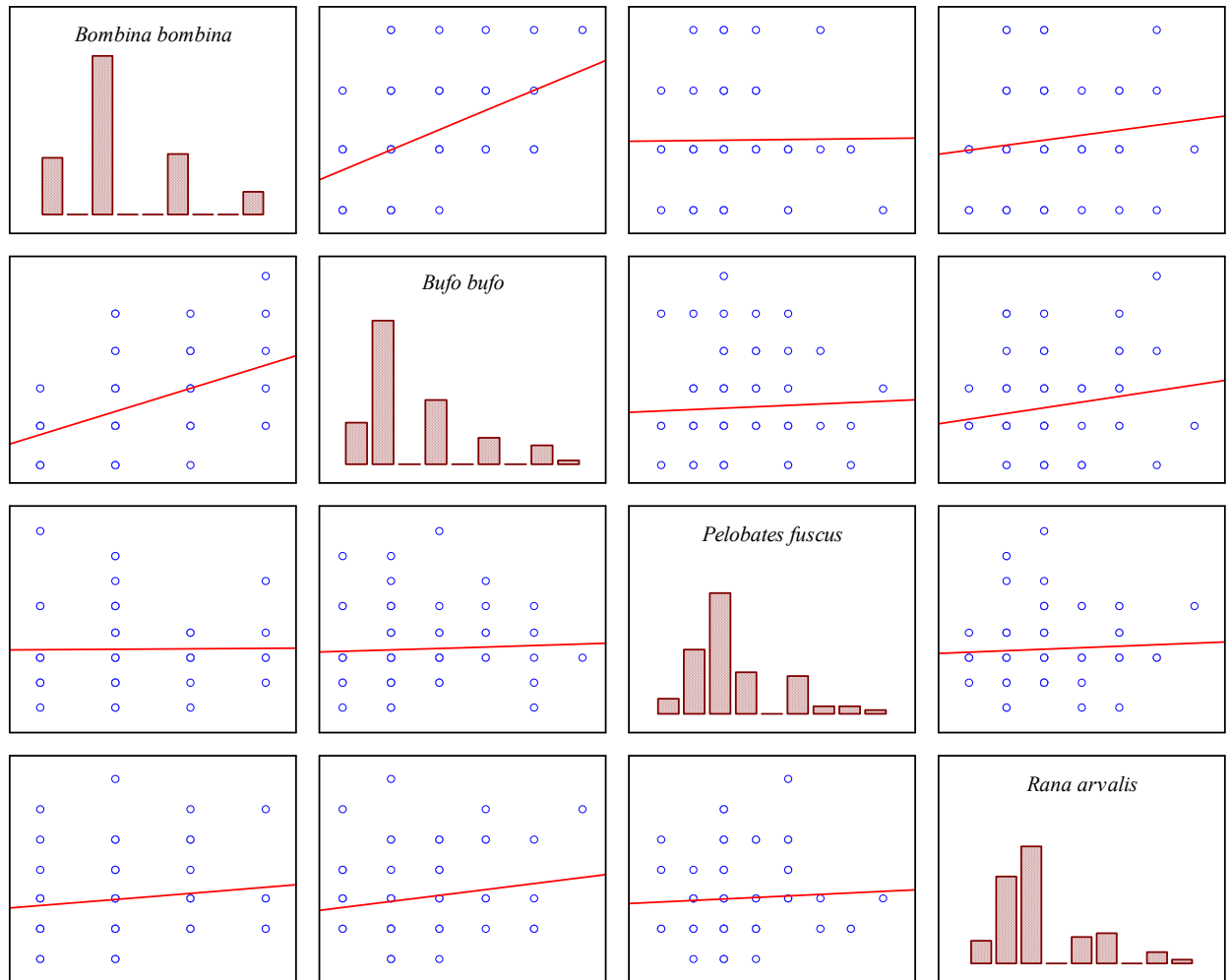


Рис. 4.6. Гістограми розподілу чисельності амфібій та діаграми розсіювання

На основі коефіцієнтів рангової кореляції Спірмена було обчислено показники стійкості угруповання амфібій за Мейєм (табл. 4.6).

Таблиця 4.6

Оцінка стійкості угруповання амфібій на арені за Р. Мейєм

Аспект угруповання	R	C	$R(SC)^{1/2}$	Оцінка стійкості угруповання
<i>за роками</i>				
2002	0,48	0,17	0,39	Стійке
2003	0,47	0,17	0,38	Стійке
2004	0,53	0,17	0,43	Стійке
<i>за сезонами</i>				
Весна	0,69	0,17	0,56	Стійке
Літо	0,40	0,17	0,33	Стійке
Осінь	0,35	0,17	0,29	Стійке
<i>Усього</i>				
Усього	0,45	0,17	0,37	Стійке

Слід відзначити, що суттєво низьке значення критерію стійкості, порівняно з граничним рівнем, може свідчити не тільки про формальну стійкість угруповання, але й про те, що досліджувана сукупність видів може виступати тільки як частина більш об'ємного угруповання, між компонентами якого формуються екологічні зв'язки. Тривіальна відсутність зв'язків між видами не є свідченням стійкості угруповання, а може бути наслідком неповноти експериментального плану.

Тим не менш, практичні завдання управління та охорони певних компонентів тваринного населення визначають необхідність оцінки стійкості саме визначених підсистем цілісних екосистем. У рамках нашого дослідження такою підсистемою виступає угруповання безхвостих земноводних, яке безумовно у екологічному плані є певною мірою штучно вичленоване з угруповання тварин у цілому. Одержані результати свідчать про те, що підхід Мейя не дозволяє одержати обґрунтовану оцінку стійкості для підсистем цілісних екосистем.

4.5. Динаміка угруповання на арені в долині р. Самара

Саме наявність зв'язків між структурними компонентами є маркером цілісності сукупності. Цілісні системи володіють властивістю стійкості. Для виявлення динамічних зв'язків між видами в угрупованні нами дослідженні залежності швидкості зміни чисельності видів від їх чисельності (рис. 4.7–4.10).

Попарні зв'язки проаналізовано візуально, а у подальшому викладені матеріалу наведені множені регресійні моделі, які відображають зв'язки аналітично.

Чисельність *Bombina bombina* лінійно пов'язана зі швидкістю зміни цього виду та *Bufo bufo* (рис. 4.7). З іншими видами зв'язок має очевидно нелінійний характер. Слід відзначити, що зв'язок чисельності з чисельностями інших видів не є таким очевидним, як це спостерігається у випадку зв'язку чисельності та динаміки чисельності.

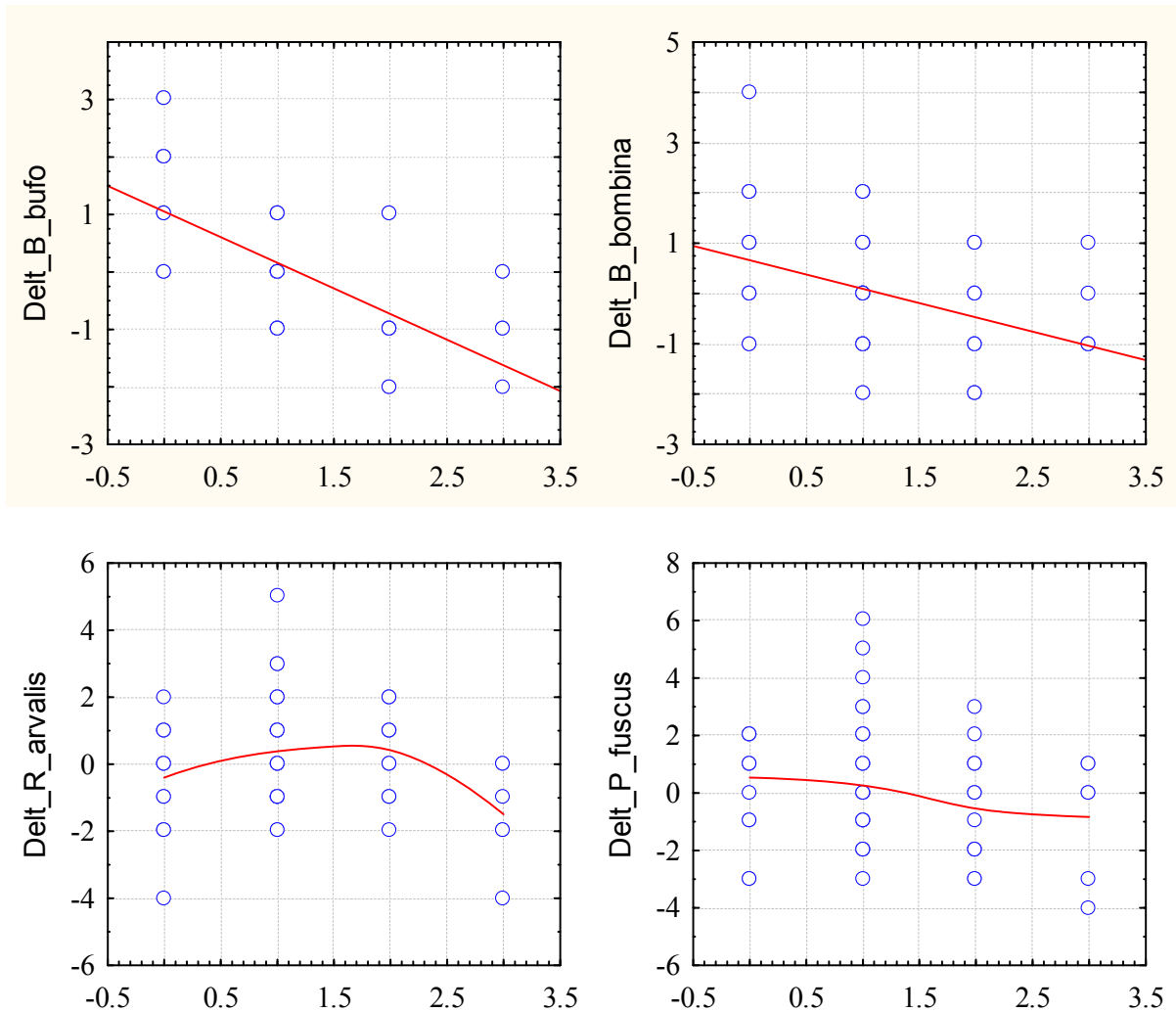


Рис. 4.7. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *Bombina bombina* (вісь абсцис)

Подібна ситуація характерна також і для зв'язку *Bufo bufo* з динамікою чисельності інших видів (рис. 4.8). Як з динамікою цього виду, так із динамікою інших видів, спостерігається досить чітко окреслена нелінійна залежність. Середній рівень чисельності *Bufo bufo* відповідає мінімальним значенням швидкості зростання чисельностей *Bufo bufo*, *Bombina bombina* та *Rana arvalis*. Для *Pelobates fuscus* рівень чисельності *Bufo bufo* трохи нижчий середнього відповідає стану найвищої швидкості збільшення чисельності популяції.

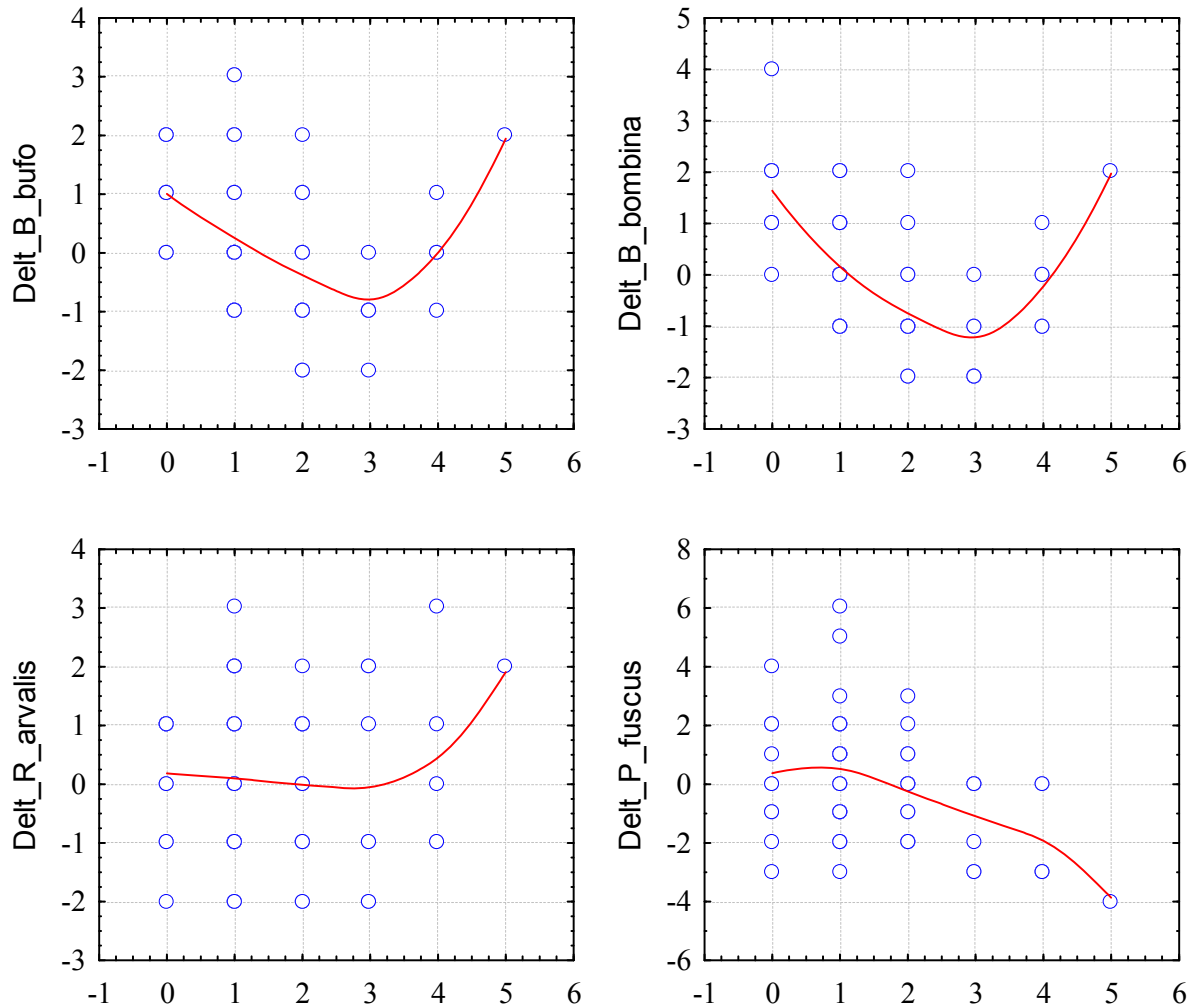


Рис. 4.8. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *Bufo bufo* (вісь абсцис)

Чисельність *Pelobates fuscus* складним чином пов'язана з динамікою чисельності видів амфібій угруповання в субору (рис. 4.9). Для динаміки *Bufo bufo* характерна наявність локального мінімуму швидкості зростання за умови середніх рівнів чисельності *Pelobates fuscus*.

Для *Rana arvalis* мінімум швидкості зростання відповідає максимальним значенням чисельності *Pelobates fuscus*. Загалом, відображені особливості мають характер візуальних тенденцій, які повинні бути підтверджені аналітично.

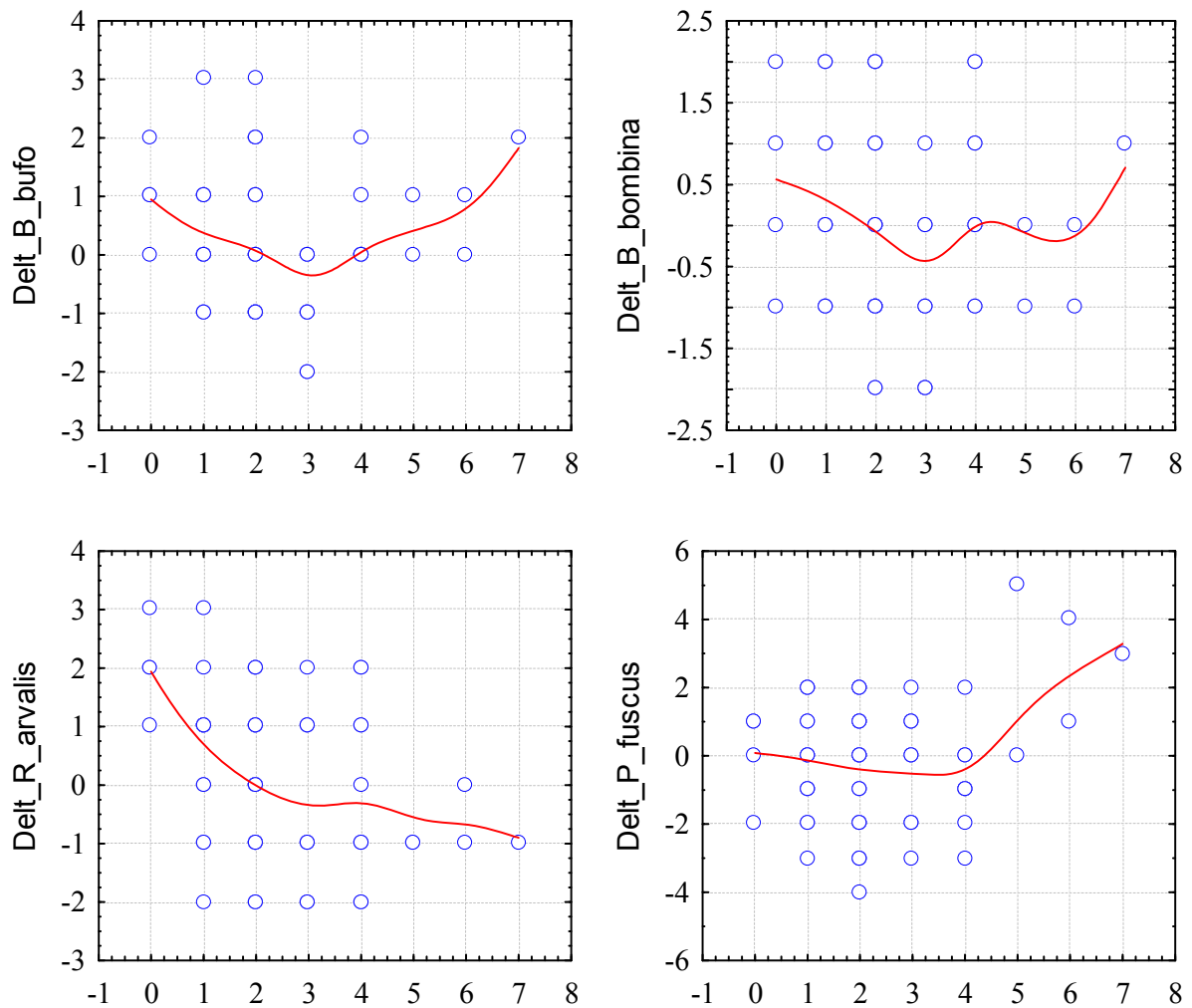


Рис. 4.9. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *Pelobates fuscus* (вісь абсцис)

Візуальний аналіз зв'язків має на меті більш чітке усвідомлення природи цілісності угруповання та вибір більш адекватної аналітичної моделі, у рамках якої буде підтверджено або спростовано наявність зв'язків між видами.

Графічний аналіз дозволив встановити щільний монотонний зв'язок швидкості зміни чисельності *Pelobates fuscus* та чисельності *Rana arvalis* (рис. 4.10). Вплив чисельності *Rana arvalis* на свою динаміку має очевидно нелінійний характер. Зв'язок з іншими видами не є досить очевидним.

4.6. Стійкість угруповання на арені в долині р. Самара за Лянуновим

Графічний аналіз зв'язку чисельностей амфібій з їх динамікою дозволив припустити наявність зв'язків, які можна описати за допомогою нелінійних залежностей. Для опису кількісної динаміки структури угруповання амфібій застосовані каскадні моделі Лотки-Вольтерра (Chen, Cohen, 2001).

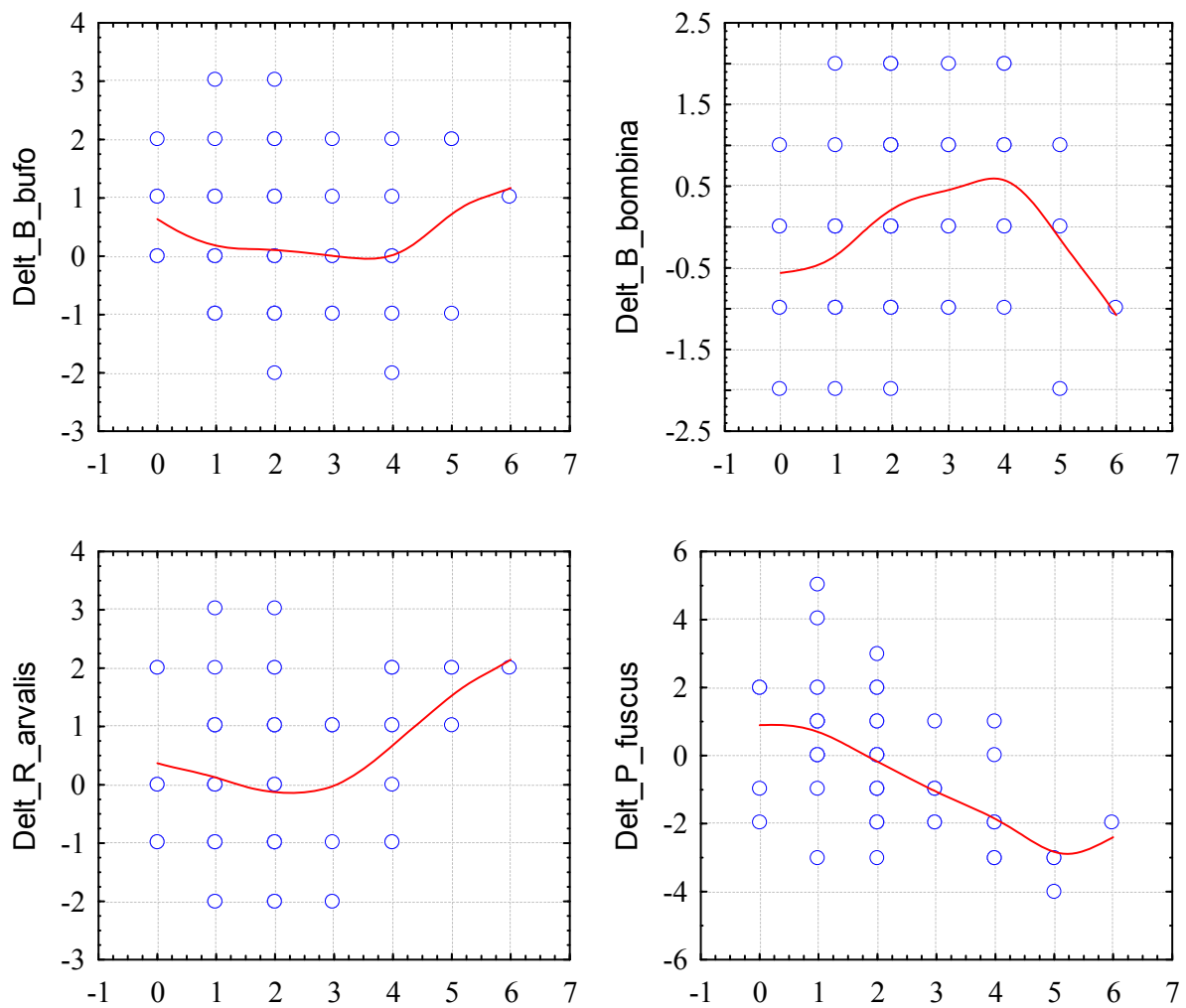


Рис. 4.10. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *Rana arvalis* (вісь абсцис)

Нелінійна динамічна модель другого порядку складається з компонент, які можуть бути змістовно інтерпретовані. Компоненти першого порядку відображають лінійну компоненту впливу. У випадку, коли регресійні коефіцієнти біля нелінійних компонентів значимо не відрізняються від нуля, регресійна модель перетворюється на лінійну. Нелінійні компоненти відображають взаємозв'язок (у випадку возведення у другий ступінь) або попарну вза-

ємодію (члени, одержані як добуток двох предикторів). Наявність значущих регресійних коефіцієнтів свідчить про суттєвий внесок відповідної взаємодії у динаміку досліджуваного виду.

Динамічні рівняння чисельностей амфібій наведені в таблиці 4.7.

Таблиця 4.7

Динамічні рівняння чисельності амфібій

Змінні	<i>B. bombina</i> $R^2 = 0,68$		<i>B. bufo</i> $R^2 = 0,65$		<i>P. fuscus</i> $R^2 = 0,75$		<i>R. arvalis</i> $R^2 = 0,73$	
	Ср.±ст. помилка, p -рівень		Ср.±ст. помилка, p -рівень		Ср.±ст. помилка, p -рівень		Ср.±ст. помилка, p -рівень	
r	2,63±0,77	0,00	0,77±0,65	0,24	2,39±1,86	0,00	2,38±0,63	0,00
x_1	-0,58±0,66	0,38	0,05±0,44	0,90	0,66±0,87	0,18	-0,66±0,49	0,19
x_2	-0,84±0,28	0,00	-1,12±0,37	0,00	-0,51±1,49	0,45	-0,26±0,28	0,36
x_3	-0,93±0,31	0,00	-0,37±0,29	0,21	-1,82±1,37	0,00	-0,52±0,27	0,06
x_4	-0,40±0,30	0,18	0,49±0,25	0,05	0,19±1,01	0,12	-0,87±0,27	0,00
x_1^2	0,13±0,14	0,38	-0,03±0,14	0,81	-0,19±0,14	0,00	0,09±0,13	0,49
x_2^2	0,14±0,05	0,01	0,22±0,07	0,00	0,16±0,39	0,57	-0,04±0,05	0,43
x_3^2	0,11±0,04	0,00	0,05±0,03	0,13	0,22±0,24	0,00	0,09±0,03	0,01
x_4^2	0,05±0,04	0,27	-0,05±0,04	0,26	0,01±0,17	0,04	0,09±0,04	0,03
$x_1 \cdot x_2$	-0,01±0,08	0,92	0,06±0,09	0,51	-0,09±0,40	0,01	-0,05±0,14	0,70
$x_1 \cdot x_3$	0,10±0,07	0,19	-0,12±0,05	0,03	0,05±0,26	0,80	0,13±0,08	0,13
$x_3 \cdot x_4$	-0,10±0,11	0,38	0,12±0,09	0,19	-0,15±0,24	0,99	0,04±0,11	0,74
$x_2 \cdot x_3$	0,01±0,05	0,88	0,07±0,06	0,25	0,20±0,61	0,80	0,01±0,06	0,88
$x_2 \cdot x_4$	0,08±0,06	0,25	-0,19±0,06	0,00	-0,14±0,36	0,98	0,11±0,07	0,13
$x_3 \cdot x_4$	0,06±0,07	0,38	0,10±0,06	0,10	0,04±0,29	0,26	-0,03±0,05	0,58

Умовні позначки: r – константа; x_1 – чисельність *B. bombina*; x_2 – чисельність *B. bufo*; x_3 – чисельність *P. fuscus*; x_4 – чисельність *R. arvalis*.

Регресійні моделі дозволяють пояснити 65–73 % мінливості швидкості змін популяцій земноводних у межах суборі на арені р. Самари. Для всіх моделей певний перелік нелінійних предикторів характеризується статистично вірогідними регресійними коефіцієнтами, що підтверджує загальний неліній-

ний характер зв'язку між динамікою зміни чисельності досліджених видів та чисельністю видів в угрупованні.

Динаміка чисельності *B. bombina* визначається чисельністю *B. bufo* та *P. fuscus*. Для цих видів статистично значимі коефіцієнти для пре дикторів першого та другого ступенів.

Динаміка *B. bufo* визначається чисельністю *B. bufo*, *R. arvalis* та взаємодією *B. bombina* та *P. fuscus* і *B. bufo* та *R. arvalis*. Динаміка *P. fuscus* визначається *P. fuscus*, *B. bombina*, *R. arvalis* та взаємодією *B. bombina* та *B. bufo*. Динаміка *R. arvalis* визначається *P. fuscus* та *R. arvalis*.

Таким чином, динамічний підхід, порівняно зі статичним, дозволив виявити тісні зв'язки між видами в угрупованні амфібій. Природа цих зв'язків може бути різною, а дослідження цього питання вимагає проведення додаткових експериментальних польових робіт, що не входило у завдання нашого дослідження. Для вирішення проблеми оцінки стійкості угруповання амфібій можна обмежитись тим об'ємом даних, які ми маємо. Слід відзначити, що зв'язок динаміки чисельності видів амфібій з чисельністю є свідченням того, що угруповання амфібій є цілісною системою, яка інтегрована в екосистеми більш високого порядку. Властивість цілісності дозволяє нам ставити питання про наявність в угруповання амфібій стійкості.

Одержані регресійні рівняння складають систему рівнянь другого ступеню, яка має два рішення (табл. 4.8).

Ці рішення відповідають такому стану системи, коли швидкість зміни чисельностей всіх видів дорівнює нулю. Аналогічні стаціонарні стани можуть бути обраховані для окремих аспектів динаміки угруповання – по окремих роках або по окремих сезонах. Знак власного найбільшого числа динамічної матриці характеризує стійкість відповідного стаціонарного стану, тобто можливість повернутися в нього після пертурбації. У найближчий близькості до стаціонарної точки проводиться ліанеризація нелінійної системи. Саме для лінійної динамічної матриці як результату ліанеризації обраховуються власні числа.

Таблиця 4.8

Показники стійкості угруповання амфібій за різними аспектами

Аспект угруповання	Чисельності у стаціонарних станах				Показники стійкості за Ляпуновим		
					Найбільше власне число динамічної матриці	Еластичність	Реактивність
	<i>Bombina orientalis</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Rana arvalis</i>			
за роками							
2002	1,21	3,64	3,83	3,43	5,505+0,50i	-0,18	-6,27
	1,01	4,27	2,67	0,95	4,256+0,51i	-0,24	-5,67
2003	0,42	1,20	1,50	2,32	-0,27+1,17i	3,70	0,32
	2,22	0,59	2,17	2,08	0,973+0,22i	-1,03	1,84
2004	0,99	0,79	4,62	1,53	1,695+0,18i	-0,59	2,11
	0,67	1,33	1,39	2,07	-0,539+0,65i	1,88	-0,22
за сезонами							
Весна	0,89	1,18	2,37	0,97	-0,155+1,86i	6,45	10,16
	1,04	1,78	2,30	0,69	33,527+0,99i	-0,03	46,60
Літо	0,51	4,83	0,93	0,89	0,688+0,65i	-1,45	0,85
	0,45	3,81	3,16	0,48	1,61	-0,63	1,85
Осінь	1,41	1,97	3,12	1,22	0,17	-5,88	0,23
	0,98	1,00	2,24	0,25	58,941+0,68i	-0,02	58,96
За весь період за всьома парцелями							
Усього	0,48	1,30	1,85	1,91	-0,362+0,42i	2,76	-0,16
	2,72	1,09	1,26	1,23	0,148+0,388i	-6,76	0,06

Одержані дані свідчать про те, що з двох стаціонарних станів для угруповання у цілому один стан є асимптотично стійким, а другий – ні. При чому стійкий стан є нереактивним, тобто система безпосередньо повертається у стаціонарний стан після виведення з нього. Це повернення відбувається по коливальній траєкторії, так як власне число є комплексним.

Оцінка стійкості угруповання амфібій окремо за роками свідчить про те, що стійки стани спостерігалися у 2003 та у 2004 рр. При чому у 2003 стійкий стан був неактивним, а у 2004 – реактивним.

Серед сезонів року стійкістю володіє динаміка навесні, при чому ця динаміка є значно реактивною. Тобто повернення у стійкий стан після пертурбації відбувається після значного відхилення траєкторії системи у протилежний від стаціонарного стану бік.

Всі стаціонарні стани характеризуються комплексними власними числами, що відображає коливальну динаміку системи.

Висновки за розділом

1. У результаті проведених досліджень встановлено, що в межах ліпо-ясеневої діброви в центральній заплаві та арени долини р. Самара угруповання амфібій характеризуються динамікою, яка може бути описана диференціально-різницеvими рівняннями другого ступеня. Така модель вказує на наявність двох стаціонарних станів надпопуляційної системи. Один з таких станів є асимптотично стабільним, що вказує на стабільність всієї системи.
2. Повернення угруповання амфібій як в центральній заплаві, та і арені, у стабільний стаціонарний стан після пертурбації буде відбуватися за допомогою коливальної динаміки. Динамічна система не є реактивною. Це свідчить про те, що після виведення з рівноважного стану система буде спрямована на безпосереднє повернення до нього.
3. Одержані результати підтверджують необхідність проведення довгострокових багаторічних моніторингових програм по оцінці стану угруповань тварин, так як обмежені у часі зрізи стану не можуть мати вирішального значення у висвітленні їх стійкості.
4. Одержані результати підтверджують роль біогеоценотичного (а у більш широкому сенсі – ландшафтно-екологічного) різноманіття у формуванні властивості стійкості угруповань. Тому охорона біогеоценотичного різноманіття є основою підтримання стійкості угруповань амфібій.

РОЗДІЛ 5. ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ
ПЕДОТУРБАЦІЙНОЇ АКТИВНОСТІ *PELOBATES FUSCUS* НА ДИНАМІКУ
ЕДАФІЧНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ ЛУЧНО-ЛІСОВОГО ҐРУНТУ
НА АЛЮВІАЛЬНИХ ВІДКЛАДАХ

Часничиця (*Pelobates fuscus*) – вид амфібій, який поширений майже скрізь на території України, за винятком гірських районів Карпат [67].

Зустрічається в різноманітних біотопах (заплави річок, листяні та змішані ліси, парки, луки, огороди) де надають перевагу місцеперебуванням з легким ґрунтом [16, 79]. У результаті багаторічних досліджень В. Л. Булаховим середовищеперетворюючої активності часничиці звичайної (*Pelobates fuscus*) показані біогеоценотичний масштаб цієї діяльності. Показано, що рийна діяльність часничиці призводить до зменшення твердості ґрунту, при чому це зменшення найбільшою мірою спостерігається в найсухіших позиціях [16].

При рийній діяльності часничиці спостерігається значне зростання польової вологості ґрунту, яке обумовлюється кількома чинниками. Перш за все, проникне спущення ґрунту, з одного боку, сприяє зменшенню випаровування вологи, з іншого – утворенню значно більшої водопроникності, за рахунок чого зростає польова вологість ґрунту. По-друге – часничиці, закопуючись, для створення сприятливих умов під час свого перебування в ґрунті накопичують в організмі певну кількість води і зволожують нею навколишній ґрунт [29]. Так, одна часничиця може за добу вносити до 3 см³ води на глибину до 0,3–1,0 м (а іноді до 2 м) – саме цим і пояснюється більша інтенсивність зволоження ґрунту в місцях її занурення [11, 13, 14]. У місцях пориїв земноводних у різних екосистемах ступінь водопроникності порівняно з непорушеним ґрунтом значно зростає [33]. Пориї часничиць у певній мірі здійснюють вплив і на вміст повітря в ґрунті шляхом збільшення його шпаруватості у різних екосистемах.

При переході *P. fuscus* до зимівлі можна виділити два істотних періоди, обмежених двома критичними (граничними) значеннями температури повітря, що визначають тип активності особин [42]. Перший період – передзимувальний. Він починається при стійкому переході середньої нічної температури через $+9^{\circ}\text{C}$. При такій температурі землянки припиняють наземну активність і перестають з'являтися на поверхні ґрунту. До цього часу вони розташовуються в ґрунтовому профілі на глибині 0,15 – 0,30 м, характерної для періоду пострепродуктивної активності протягом більшої частини теплої пори року. Власне зимівля починається при стійкому зниженні середньої температури повітря нижче $+5^{\circ}\text{C}$. У період часу, обмежений цими двома критичними значеннями температури, відбувається переміщення особин, що закопуються, між двома горизонтами стаціонарного розміщення в ґрунтовому профілі: горизонтом, у якому відбувається днювання в період пострепродуктивної активності, і горизонтом зимівлі. Зимівля починається при досягненні особинами, які закопуються, горизонту ґрунтового профілю, розташованого нижче глибини промерзання ґрунту (60–80 см). У горизонти зимівлі *P. fuscus* температура ґрунту, імовірно, не опускається нижче $+4 - 6^{\circ}\text{C}$. У даному горизонті землянки перебувають протягом усього періоду зимівлі аж до повного відтавання ґрунтового профілю навесні [42].

Метою нашого дослідження було з'ясувати динаміку в просторі (по ґрунтовому профілю) та у часі (протягом року) мінливості едафічних властивостей (вміст та фракційний склад гумусу, обмінні форми кальцію та магнію) під впливом педотурбаційної активності часничниці звичайної (*Pelobates fuscus*) в умовах липо-ясеневої діброви в центральній заплаві р. Самара (заплавний лучно-лісовий ґрунт на алювіальних відкладах) та свіжого субору на арені (дерново-боровий ґрунт).

5.1. Динаміка гумусу

Динаміку вмісту гумусу в процесі експерименту представлено на рисунку 5.1. Ці зміни можна пов'язати зі встановленими нами динамічними тенденціями зоогенної динаміки фізичних властивостей ґрунтів [33].

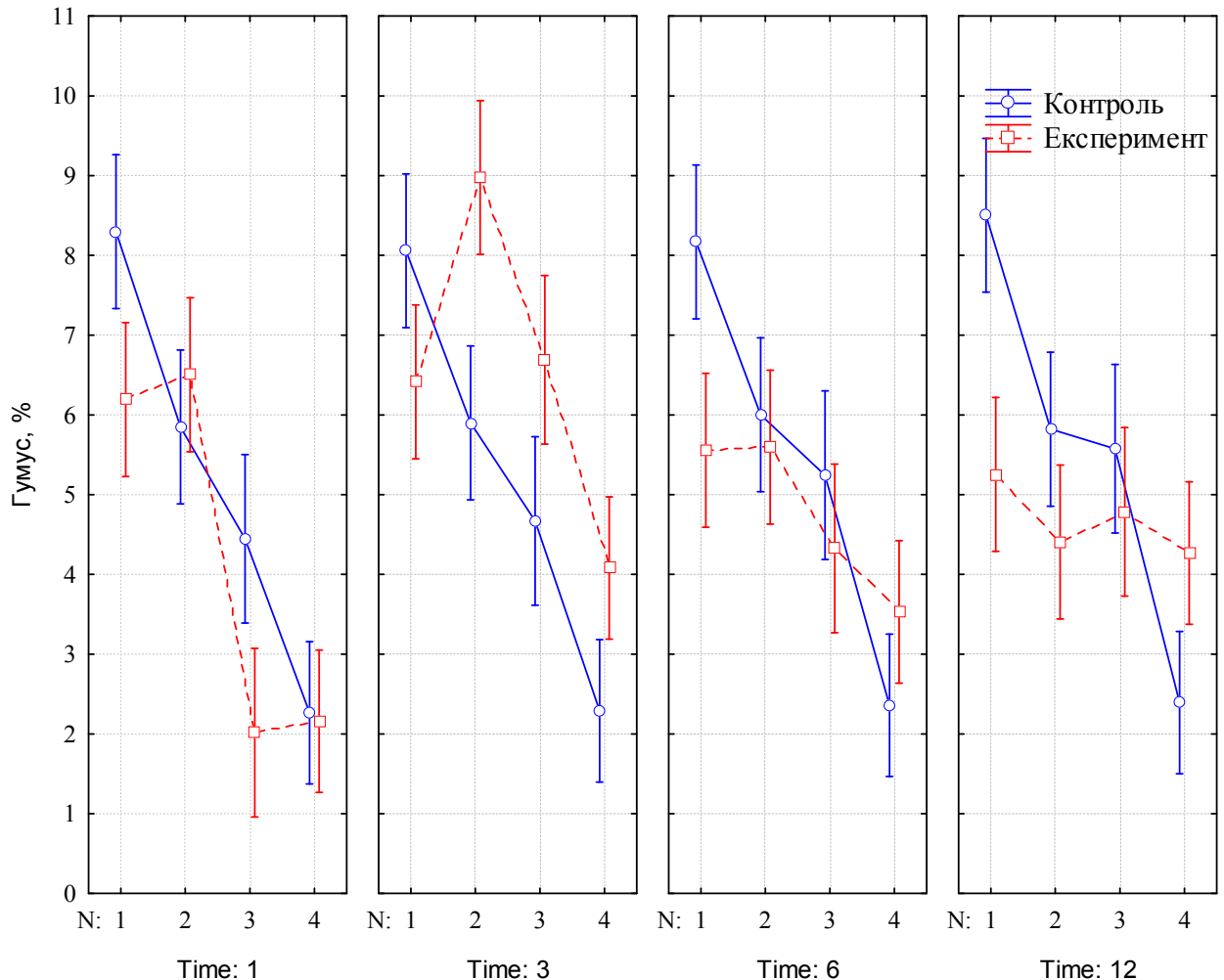


Рис. 5.1. Динаміка вмісту гумусу в профілі заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: вісь абсцис – Time 1, ..., Time 12 – експозиція експерименту 1, ..., 12 місяців; N 1, ..., 4 – шари ґрунту 0–10, ..., 30–40 см; вісь ординат – десятичний логарифм концентрації гумусу, %; вертикальна риска позначає 95 %-й довірчий діапазон.

Аналіз даних, наведених на рисунку свідчить про те, що під впливом риючої діяльності *Pelobates fuscus* відбувається суттєвий перерозподіл по профілю вмісту гумусу в ґрунті. У місячний термін активності амфібій відбувається значне зниження вмісту гумусу у верхньому шарі 0–10 см та шарі 20–

30 см та одночасне його збільшення у шарі 10–20 см. Через 3 місяця зазначена тенденція розвивається та спостерігається збільшення концентрації гумусу на глибинах, які перевищують 10 см, тоді як у верхньому шарі вміст гумусу порівняно з контролем, зменшується. Через півроку значення показників вмісту гумусу на глибинах 10–20 та 20–30 см в експерименті та в контролі статистично вірогідно не відрізняються. При цьому в шарі 0–10 см концентрація гумусу менше, а в 30–40 см – вище, ніж у контролі. Ще півроку потому загальний патерн розподілу гумусу по профілю в зоні педотурбаційної активності *Pelobates fuscus* майже не змінився.

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 5.1).

Таблиця 5.1

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту гумусу в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F-відношення	p-рівень
Константа	5130,67	1	5130,67	3585,69	0,00
Time	34,02	3	11,34	7,92	0,00
Variant	4,79	1	4,79	3,34	0,07
N	506,86	3	168,95	118,08	0,00
Time*Variant	42,44	3	14,15	9,89	0,00
Time*N	48,62	9	5,40	3,78	0,00
Variant*N	91,53	3	30,51	21,32	0,00
Time*Variant*N	33,48	9	3,72	2,60	0,01
Error	228,94	160	1,43		

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

Таким чином, під впливом педотурбаційної активності *Pelobates fuscus* відбувається перерозподіл вмісту гумусу внаслідок перемішування ґрунту тваринами. Завдяки цьому патерн розподілу гумусу профілем заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах суттєво змінюється. У не порушеному ґрунті спостерігається досить різке зменшення концентрації гумусу при проникненні вглиб. Такий результат розподілу гумусу повністю співпадає з даними, наведеними в роботах Н. А. Білової та А. П. Травлєєва [4] та Н. М. Цветкової [80]. Риуча діяльність амфібій призводить до закопування

гумусонасиченого ґрунту з поверхні у глиб ґрунтового тіла. Внаслідок чого максимум концентрації гумусу зміщується з поверхні у глиб ґрунту. Кінцевим результатом рийної діяльності *Pelobates fuscus* є вирівнювання вмісту гумусу в профілі ґрунту.

5.2. Динаміка гумінових кислот

Динаміка вмісту гумінових кислот в процесі експерименту представлено на рисунку 5.2.

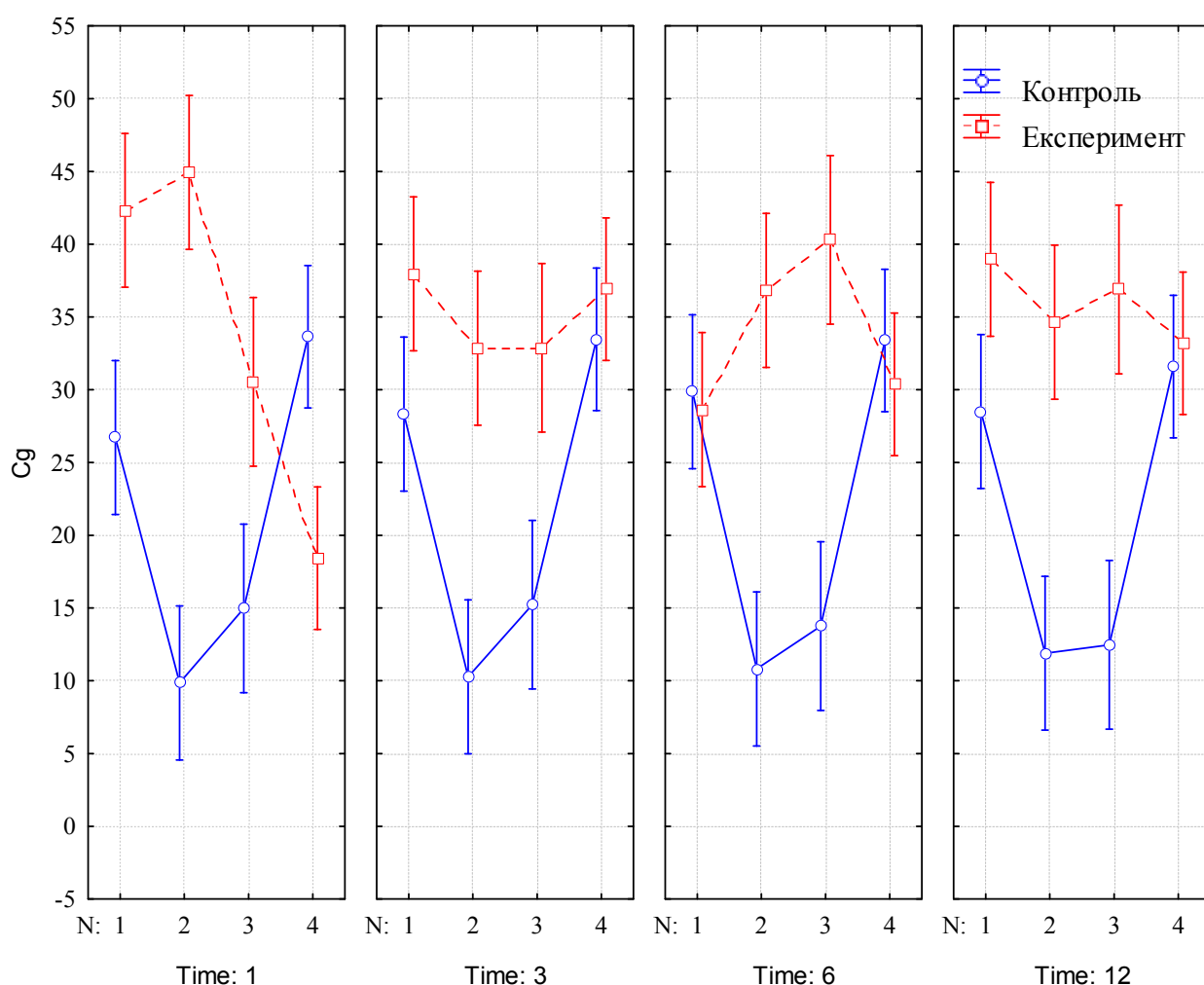


Рис. 5.2. Динаміка вмісту гумінових кислот (% від загального вуглецю) в профілі заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: вісь абсцис – Time 1, ..., Time 12 – експозиція експерименту 1, ..., 12 місяців; N 1, ..., 4 – шари ґрунту 0–10, ..., 30–40 см; вісь ординат – десятичний логарифм концентрації гумусу, %; вертикальна риска позначає 95 %-й довірчий діапазон.

Для контролю характерний дещо специфічний розподіл гумінових кислот за профілем, що виражається у підвищенні цього показнику в шарі 30–40 см. Такий результат можна пояснити як наслідок шаруватого складу заплавних ґрунтів, коли гумусовані шари перекриваються алювієм. Після місяця експерименту відбувається інверсія розподілу гумінових кислот профілем: найвищий вміст їх у загальному пулі гумусових речовин властивий шарам 0–10 та 10–20 см, а найменший – 30–40 см. Вже через три місяці спостерігається вирівнювання розподілу гумінових кислот за профілем. Але цей стан не є стабільним внаслідок рийної активності *Pelobates fuscus*. При певному тяжінню до рівномірного розподілу у періоди 6 та 12 місяців спостерігаються деякі відхилення від такого стану.

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 5.2).

Таблиця 5.2

**Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту гумінових кислот
в процесі експерименту**

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	150217,20	1	150217,20	3489,24	0,00
Time	23,55	3	7,85	0,18	0,91
Variant	8300,80	1	8300,80	192,81	0,00
N	2859,77	3	953,26	22,14	0,00
Time*Variant	47,73	3	15,91	0,37	0,78
Time*N	1089,29	9	121,03	2,81	0,00
Variant*N	6789,37	3	2263,12	52,57	0,00
Time*Variant*N	1644,11	9	182,68	4,24	0,00
Error	6888,26	160	43,05	—	—

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

Встановлені закономірності перерозподілу гумінових кислот за профілем ґрунту значно відмінні від тих, які характерні для загального пулу гумусових речовин. Це свідчить про те, що поряд з механічним перемішуванням ґрунту відбувається зміна режимів розкладання та трансформації органічної речовини. Головною особливістю є збільшення частки гумінових кислот на-

прикінці експерименту. Це відображає факт активації процесів гумусоутворення під впливом педотурбаційної та пов'язаною з нею екскреторною активністю амфібій.

5.3. Динаміка фульвокислот

Динаміку вмісту фульвокислот в процесі експерименту представлено на рисунку 5.3.

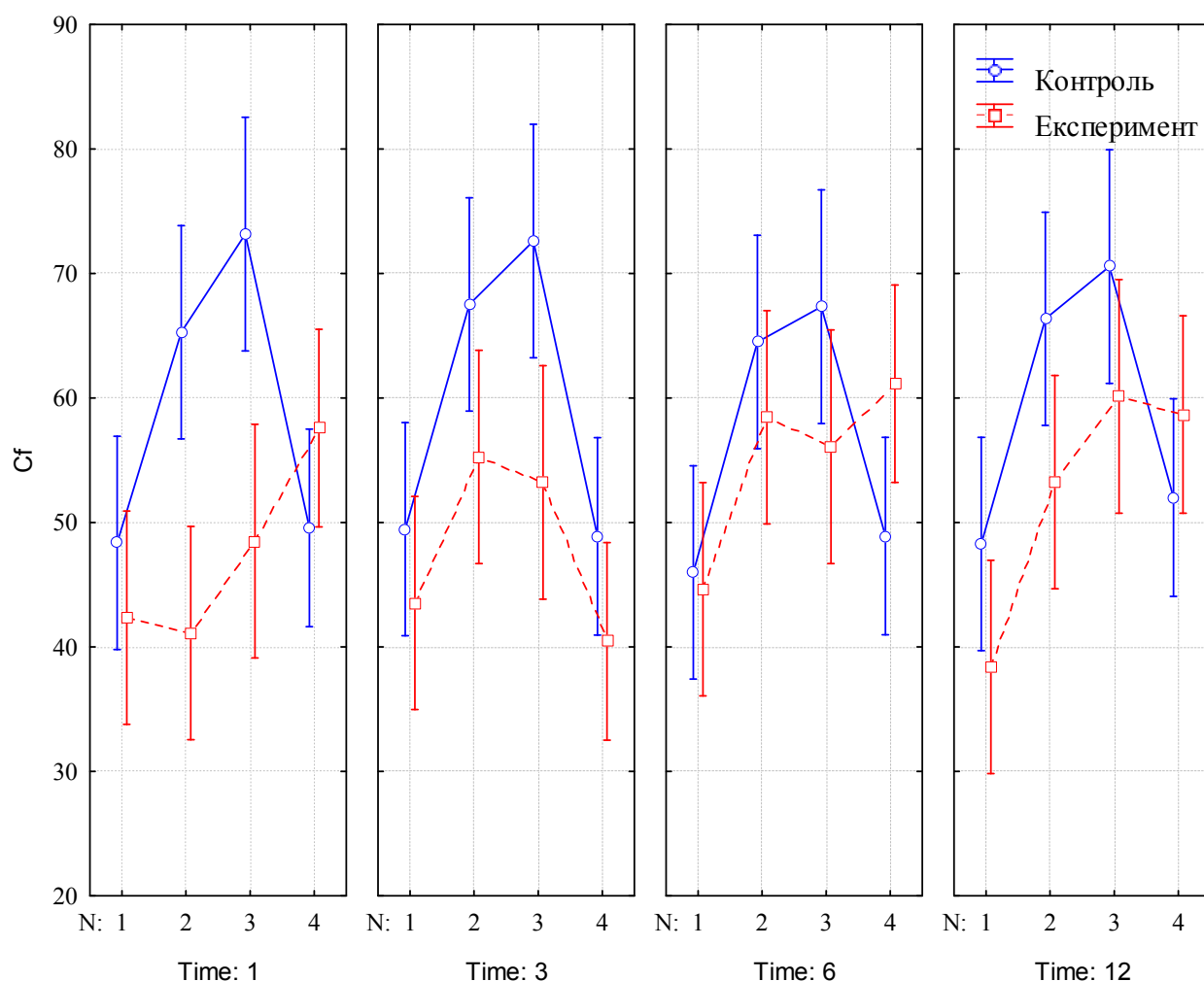


Рис. 5.3. Динаміка вмісту фульвокислот (% від загального С) в профілі заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: вісь абсцис – Time 1, ..., Time 12 – експозиція експерименту 1, ..., 12 місяців; N 1, ..., 4 – шари ґрунту 0–10, ..., 30–40 см; вісь ординат – десятичний логарифм концентрації гумусу, %; вертикальна риска позначає 95 %-й довірчий діапазон.

Для контрольного розподілу фульвокислот профілем ґрунту характерна наявність локального максимуму на глибинах 10–20 та 20–30 см. На першому етапі експерименту спостерігається зниження вмісту фульвокислот у глибині 0–30 см та збільшення на глибині 30–40 см. У подальшому відбувається стабілізація розподілу фульвокислот за профілем, яка за формою повторює контрольний розподіл, але дещо відрізняється меншою часткою цієї фракції у загальному пулі гумусових речовин.

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 5.3).

Таблиця 5.3

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту фульвокислот в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	567147,95	1	567147,95	5022,91	0,00
Time	273,91	3	91,30	0,81	0,49
Variant	2935,19	1	2935,19	26,00	0,00
N	8169,28	3	2723,09	24,12	0,00
Time*Variant	811,86	3	270,62	2,40	0,07
Time*N	1490,14	9	165,57	1,47	0,16
Variant*N	3370,73	3	1123,58	9,95	0,00
Time*Variant*N	993,45	9	110,38	0,98	0,46
Error	18065,95	160	112,91	–	–

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

Таким чином, розподіл фульвокислот, не дивлячись на активну пертурбацію ґрунту під впливом амфібій, володіє пам'яттю про свій розподіл у не порушеному стані ґрунту, внаслідок чого відтворюється патерн, який дуже наближений до такого, який спостерігається ґрунту в не порушеному стані. Відомо, що серед віх фракцій гумусу найбільш інтенсивно відбувається мінералізація фульвокислот. Максимальна швидкість мінералізації спостерігається при оптимальних для мікроорганізмів вологості та температурі, зменшується при надлишковому зволоженні, у важких ґрунтах. Вірогідно, що повернення ґрунту в початковий стан після пертурбації відбувається насамперед завдяки динаміці саме фульвокислот.

5.4. Динаміка гуміну кислот

Динаміку вмісту гуміну в профілі ґрунту протягом експерименту представлено на рисунку 5.4.

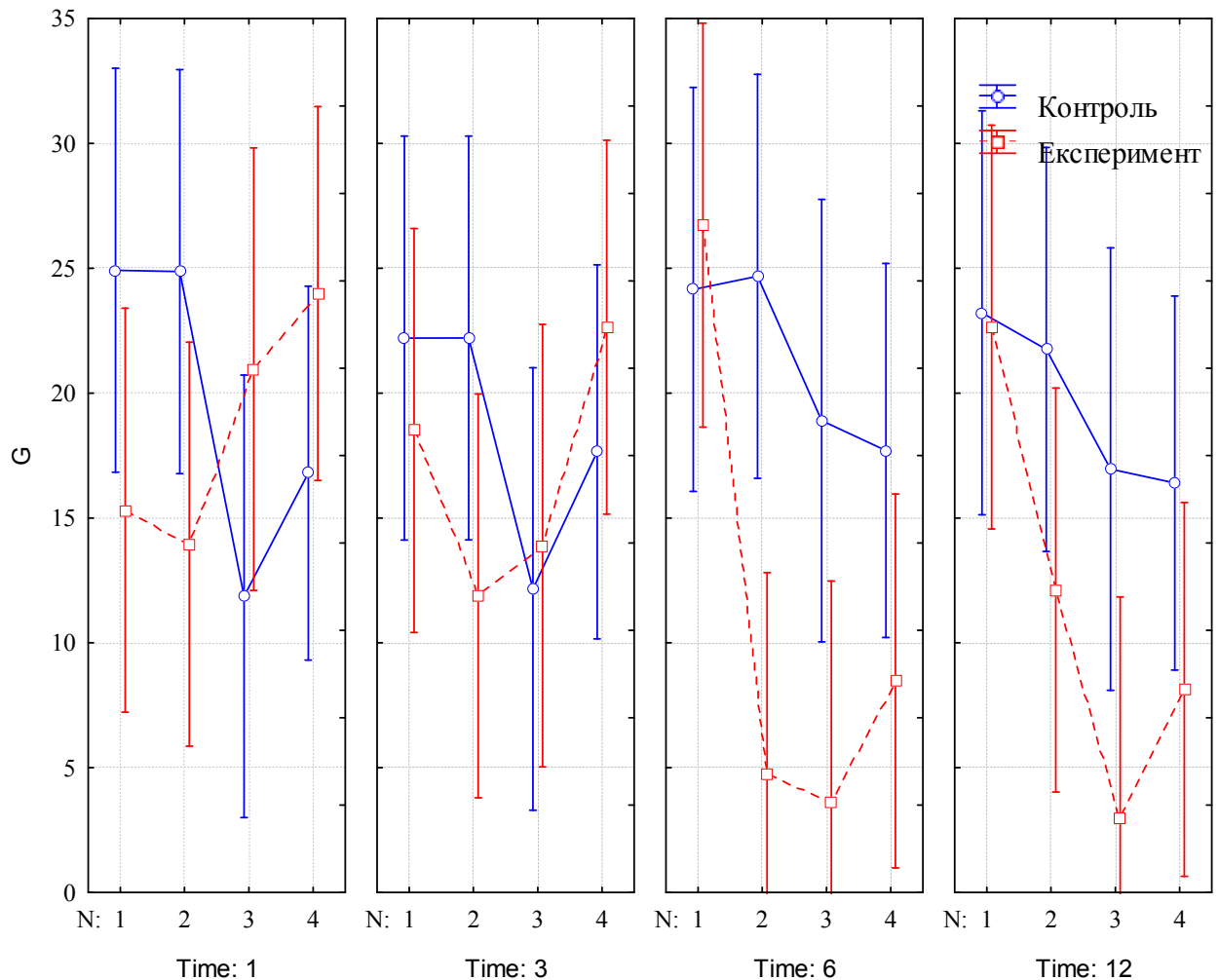


Рис. 5.4. Динаміка вмісту гуміну (% від загального С) в профілі заплавної лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: вісь абсцис – Time 1, ..., Time 12 – експозиція експерименту 1, ..., 12 місяців; N 1, ..., 4 – шари ґрунту 0–10, ..., 30–40 см; вісь ординат – десятичний логарифм концентрації гумусу, %; вертикальна риска позначає 95 %-й довірчий діапазон.

Гумін – це органічні рештки, які не гідролізуються. Це сукупність гумінових і фульвокислот, які міцно зв'язані з мінеральною частиною ґрунту. До їх складу входять також компоненти рослинних решток, що важко розк-

ладаються мікроорганізмами: целюлоза, лігнін, вуглики. Гуміни не розчиняються в жодному розчиннику, тому їх називають інертним гумусом.

На першому етапі експерименту через 1 місяць експозиції спостерігається інверсія профільного розподілу гуміну: суттєве зменшення цієї фракції відбувається у шарах 0–10 та 10–20 см, а збільшення – в шарах 20–30 та 30–40 см. У контролі співвідношення протилежне – більш високий вміст гуміну встановлений для верхніх шарів, а менший – для глибших. Через 3 місяці експерименту спостерігається тренд щодо зменшення вмісту гуміну в глибоких шарах, який набуває значного розвитку через 6 та 12 місяців. Рівноважним станом розподілу гуміну наприкінці експерименту є рівень цього показника, який статистично вірогідно не відрізняється від контролю у шарі 0–10 см та значно менша частка гуміну в сукупному пулі гумусових речовин в більш глибших шарах.

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 5.4).

Таблиця 5.4

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту гуміну в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	55308,27	1	55308,27	549,47	0,00
Time	362,58	3	120,86	1,20	0,31
Variant	1363,93	1	1363,93	13,55	0,00
N	2058,76	3	686,25	6,82	0,00
Time*Variant	766,26	3	255,42	2,54	0,06
Time*N	1010,11	9	112,23	1,12	0,36
Variant*N	957,60	3	319,20	3,17	0,03
Time*Variant*N	1577,75	9	175,31	1,74	0,08
Error	16105,21	160	100,66	–	–

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

Інертний характер гуміну певним чином пояснює особливості його профільного розподілу профілем за умов активної риючої активності амфібій. Вірогідно, що зона переміщення ґрунту та пов'язаного з цим перерозподілу гуміну значно перевищує верхній шар ґрунту товщиною 40 см. Тому

спостерігається значне зниження вмісту гуміну в шарах глибших, ніж 10 см. Джерелом збільшення гуміну, особливо рослинних решток, що важко розкладаються, може бути рослинний опад. Наслідок чого через рік експерименту спостерігається збільшення частки цієї фракції саме у верхньому шарі ґрунту.

5.5. Динаміка $C_{гк}/C_{фк}$

Показником групового складу гумусу є відношення вмісту гумінових кислот до фульвокислот – $C_{гк}/C_{фк}$. Динаміку показника $C_{гк}/C_{фк}$ в профілі ґрунту протягом експерименту представлено на рисунку 5.5.

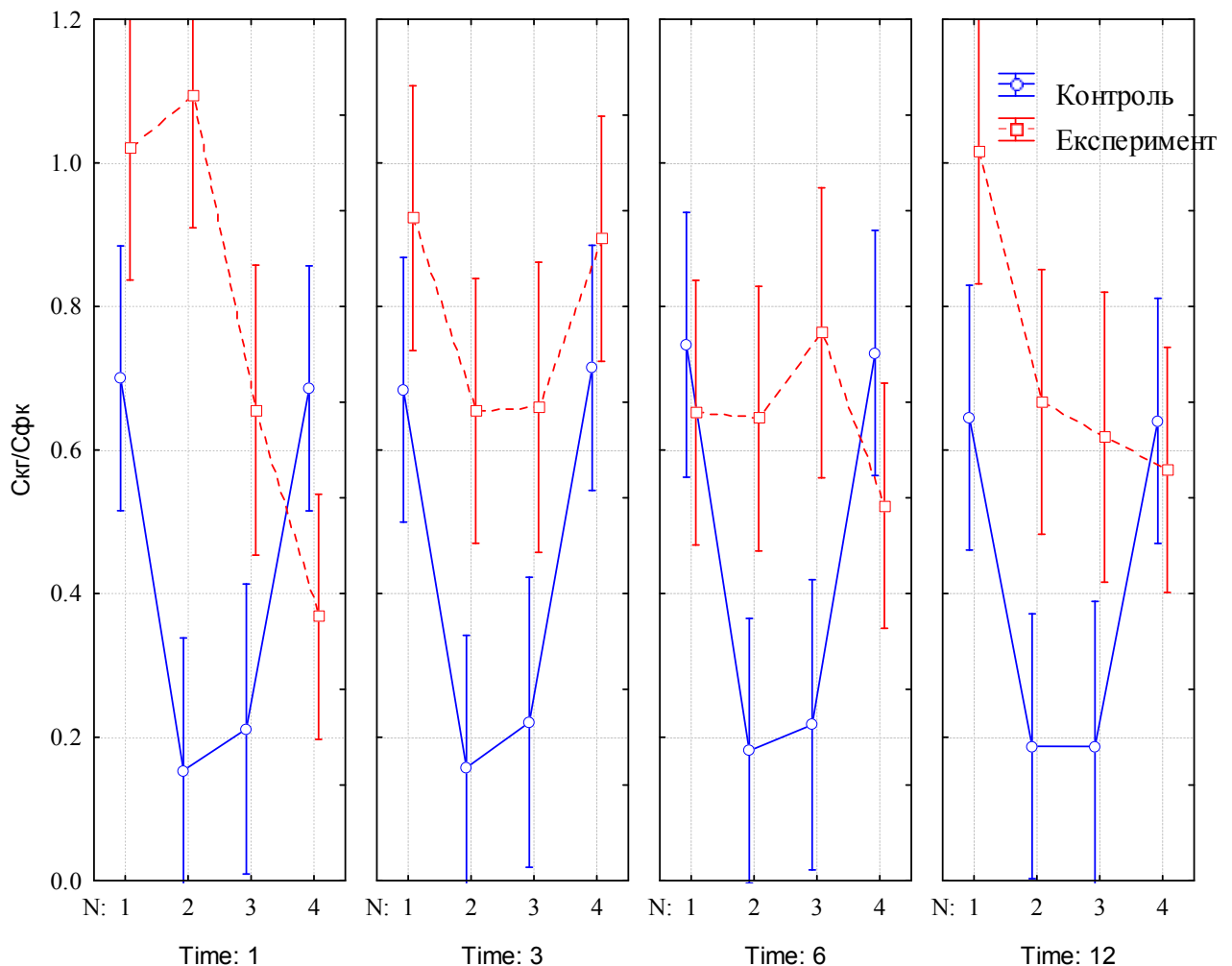


Рис. 5.5. Динаміка показнику $C_{гк}/C_{фк}$ в профілі заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: вісь абсцис – Time 1, ..., Time 12 – експозиція експерименту 1, ..., 12 місяців; N 1, ..., 4 – шари ґрунту 0–10, ..., 30–40 см; вісь ординат – десятичний логарифм концентрації гумусу, %; вертикальна риска позначає 95 %-й довірчий діапазон.

На першому етапі експерименту відбуваються значні зміни профільного розподілу показнику $C_{гк}/C_{фк}$. Спостерігається значне його зростання у верхніх шарах та деяке зменшення у шарі 30–40 см. Протягом подальшого часу експерименту відбувається стабілізація патерну профільного розподілу, який повторює патерн контролю, але зі зміщенням у бік збільшення показнику $C_{гк}/C_{фк}$.

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 5.5).

Таблиця 5.5

Результати дисперсійного аналізу варіації показнику $C_{гк}/C_{фк}$ в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	65,29	1	65,29	1247,83	0,00
Time	0,12	3	0,04	0,77	0,51
Variant	4,01	1	4,01	76,61	0,00
N	3,83	3	1,28	24,41	0,00
Time*Variant	0,22	3	0,07	1,43	0,24
Time*N	1,05	9	0,12	2,22	0,02
Variant*N	3,66	3	1,22	23,31	0,00
Time*Variant*N	1,13	9	0,13	2,40	0,01
Error	8,37	160	0,05		

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

Таким чином, педотурбаційна активність *Pelobates fuscus* у кінцевому результаті значно сприяє активації процесів гуміфікації органічної речовини у процесі її розкладання в межах всього дослідженого профілю.

5.6. Динаміка обмінних основ

Динаміку вмісту обмінного кальцію в профілі ґрунту протягом експерименту представлено на рисунку 5.6. Для контролю встановлене різке зменшення вмісту обмінного кальцію профілем ґрунту. Цей результат співпадає з даними, наведеними в роботі Н. М. Цветкової та Є. О. Тагунової [80]. Педотурбаційна активність *Pelobates fuscus* призводить до значного підвищення цього показника в більш глибоких шарах ґрунту, внаслідок чого відбувається вирівнювання показників обмінного кальцію профілем ґрунту.

Протягом експерименту відбуваються певні відхилення у вирівнянності профільного розподілу при збереженні загального тренду. Необхідно відзначити, що обмінний кальцій виконує важливі функції для підтримання водостійкої структури ґрунту. Тому можна констатувати, що педотурбаційна активність амфібій сприяє формуванню водостійкої агрегатної структури у межах більш потужного ґрунтового шару. Розширення зони з підвищеним вмістом кальцію у ґрунтовому колоїдному комплексі сприяє поліпшенні фізичних властивостей ґрунту запови та оптимізації його екологічних властивостей як середовища існування живих організмів.

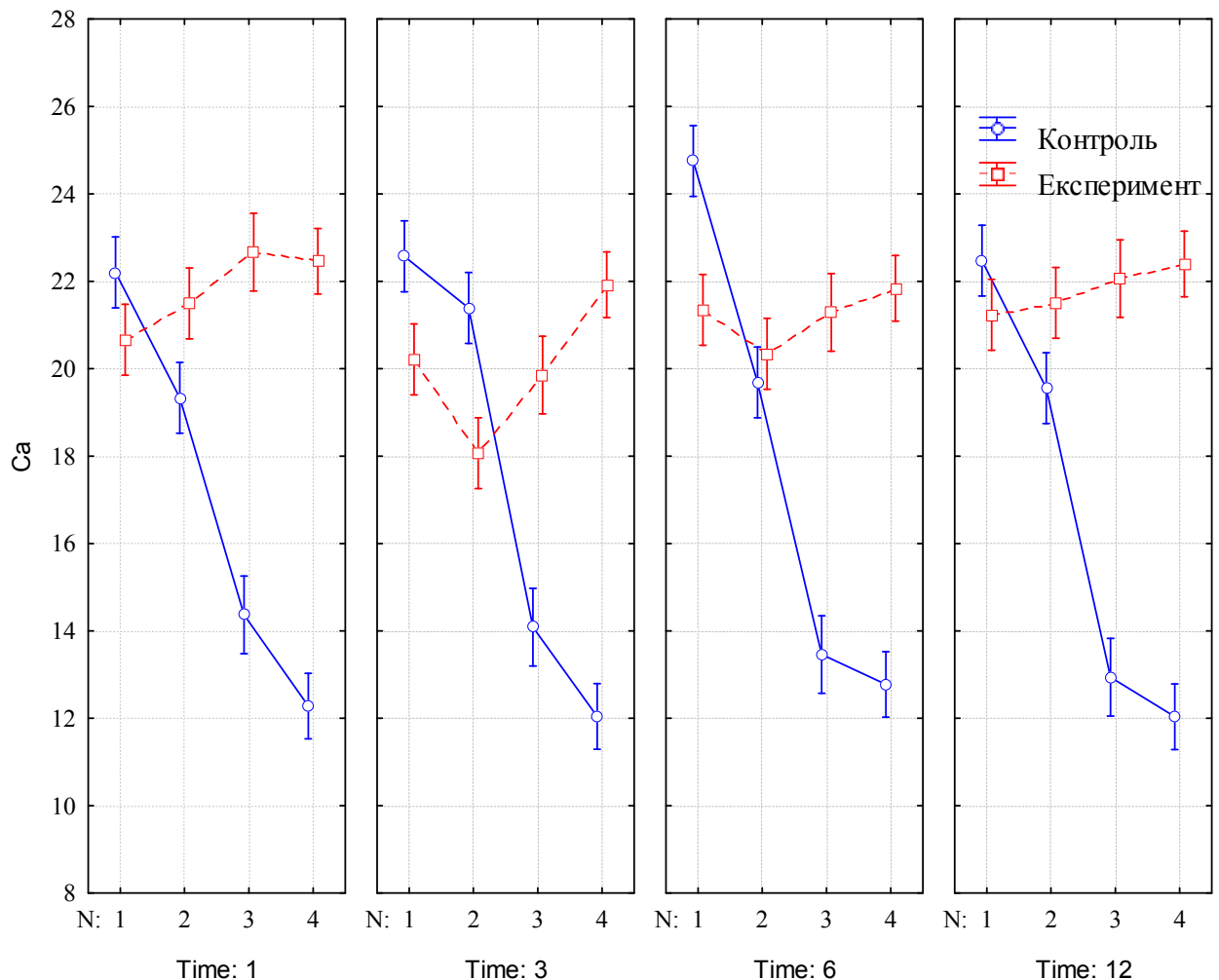


Рис. 5.6. Динаміка вмісту обмінного кальцію (мг–екв на 100 г ґрунту) в профілі заповного лучно–лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: вісь абсцис – Time 1, ..., Time 12 – експозиція експерименту 1, ..., 12 місяців; N 1, ..., 4 – шари ґрунту 0–10, ..., 30–40 см; вісь ординат – десятичний логарифм концентрації гумусу, %; вертикальна риска позначає 95 %-й довірчий діапазон.

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 5.6).

Таблиця 5.6

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту обмінного кальцію в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	69984,95	1	69984,95	69225,31	0,00
Time	14,15	3	4,72	4,67	0,00
Variant	743,22	1	743,22	735,15	0,00
N	727,05	3	242,35	239,72	0,00
Time*Variant	49,51	3	16,50	16,32	0,00
Time*N	27,28	9	3,03	3,00	0,00
Variant*N	1234,19	3	411,40	406,93	0,00
Time*Variant*N	38,85	9	4,32	4,27	0,00
Error	161,76	160	1,01	—	—

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

Аналіз даних, наведених в таблиці свідчить про те, що всі досліджені фактори та їх взаємодія спричиняють статистично вірогідний вплив на вміст обмінного кальцію протягом експерименту.

Характер профільного розподілу магнію у процесі експерименту досить подібний для того, який встановлений для кальцію (рис. 5.7). Це свідчить про те, що саме механічне перемішування ґрунту внаслідок риючої діяльності амфібій є причиною перерозподілу обох обмінних катіонів профілем ґрунту.

Слід відзначити, що максимальне зростання вмісту обмінного магнію у профілі ґрунту спостерігається у перший місяць експерименту. У подальшому цей показник дещо зменшується. Вірогідно, на першому етапі експерименту відбувається найбільш активне перемішування поверхневого шару ґрунту з найвищим вмістом обмінного магнію у непорушеному стані з шарами у межах дослідженого діапазону. Подальша активність залучає більш глибокі

шари ґрунту в перемішування, внаслідок чого поступово загальний рівень обмінного магнію у ґрунті знижується.

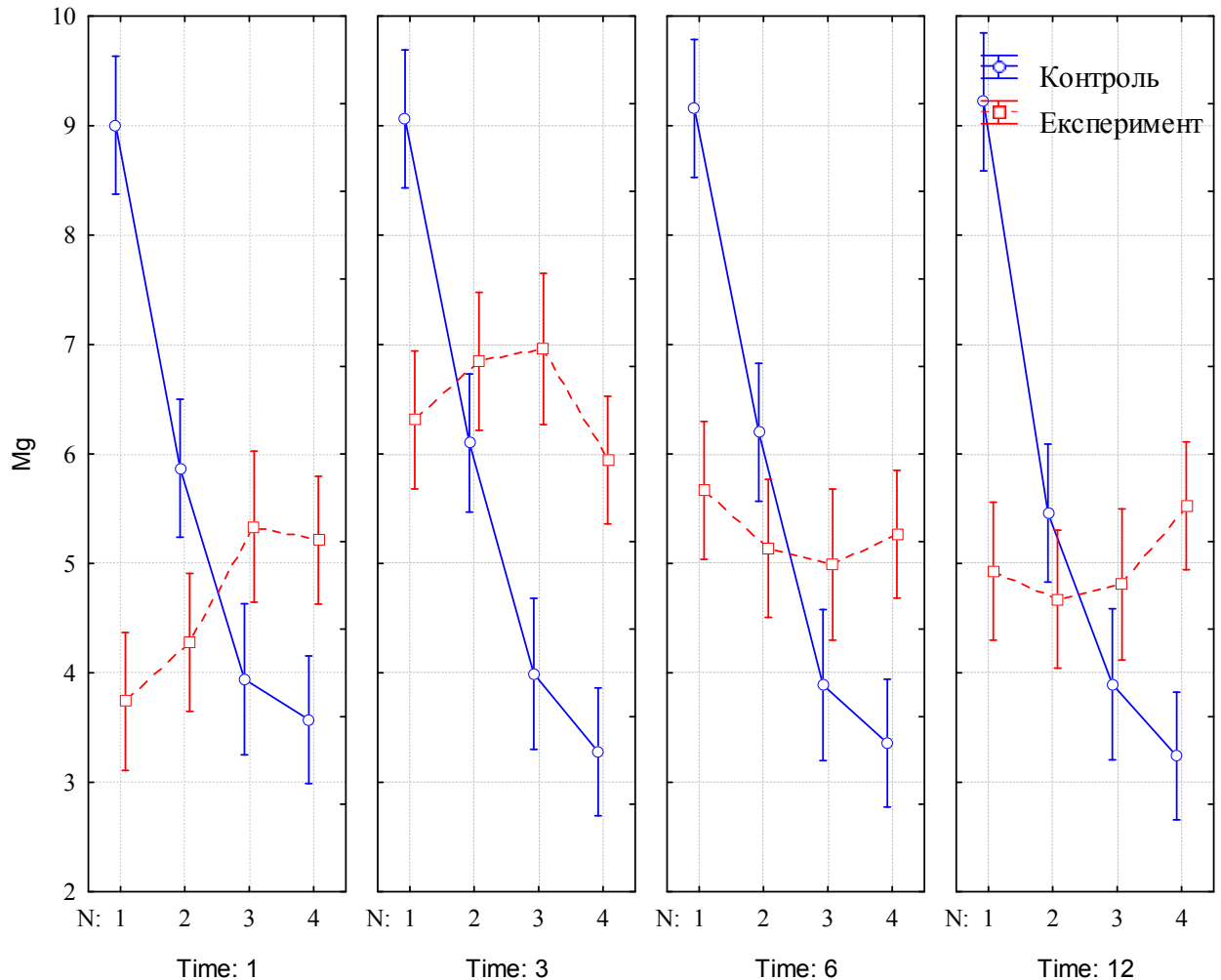


Рис. 5.7. Динаміка вмісту обмінного магнію (мг–екв на 100 г ґрунту) в профілі заплавного лучно–лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: вісь абсцис – Time 1, ..., Time 12 – експозиція експерименту 1, ..., 12 місяців; N 1, ..., 4 – шари ґрунту 0–10, ..., 30–40 см; вісь ординат – десятичний логарифм концентрації гумусу, %; вертикальна риска позначає 95 %-й довірчий діапазон.

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 5.7).

**Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту обмінного магнію
в процесі експерименту**

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	5652,13	1	5652,13	9253,24	0,00
Time	25,36	3	8,45	13,84	0,00
Variant	2,42	1	2,42	3,96	0,05
N	216,90	3	72,30	118,36	0,00
Time*Variant	22,49	3	7,50	12,27	0,00
Time*N	12,09	9	1,34	2,20	0,02
Variant*N	279,23	3	93,08	152,38	0,00
Time*Variant*N	6,38	9	0,71	1,16	0,32
Error	97,73	160	0,61	—	—

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

Ми бачимо, що всі досліджені фактори взаємодії між ними, за винятком взаємодії часу, варіанту експерименту та глибини шару ґрунту, статистично вірогідно впливають на вміст обмінного магнію у профілі ґрунту заплави.

5.7. Динаміка нітратів, фосфору та калію

Аналіз впливу рийної діяльності *Pelobates fuscus* на динаміку азоту, фосфору та калію в ґрунті наведено в наших публікаціях [35–37]. Встановлено, що уміст нітратів у профілі заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах непорушеного складу характеризується різким зниженням від верхнього гумусованого до нижніх мінеральних ґрунтових горизонтів (рис. 5.8). Нітрати є досить динамічною сполукою, яка активно залучається у біотичні та абіотичні процеси. На першому етапі експерименту спостерігається певне зниження вмісту нітратів у верхньому шарі ґрунту 0–10 см та збільшення у найглибшому серед досліджених 30–40 см. Через 3 місяці експерименту картина мало змінюється. Вже через 6 та 12 місяців у результаті присутності тварин в ґрунті зростає вміст нітратів у межах усього профілю. Очевидно, що якщо порівнювати педотурбаційну та екскреторну активність амфібій то саме

остання є головною причиною збільшення сполук азоту у ґрунті. Але при цьому неможна недооцінювати значення трансформації ґрунтових умов внаслідок риючої діяльності *Pelobates fuscus*. Підвищена шпаруватість ґрунту у результаті розпушування його амфібіями сприяє активації аеробних бактерій які безпосередньо приймають участь в метаболічних перетвореннях нітратів.

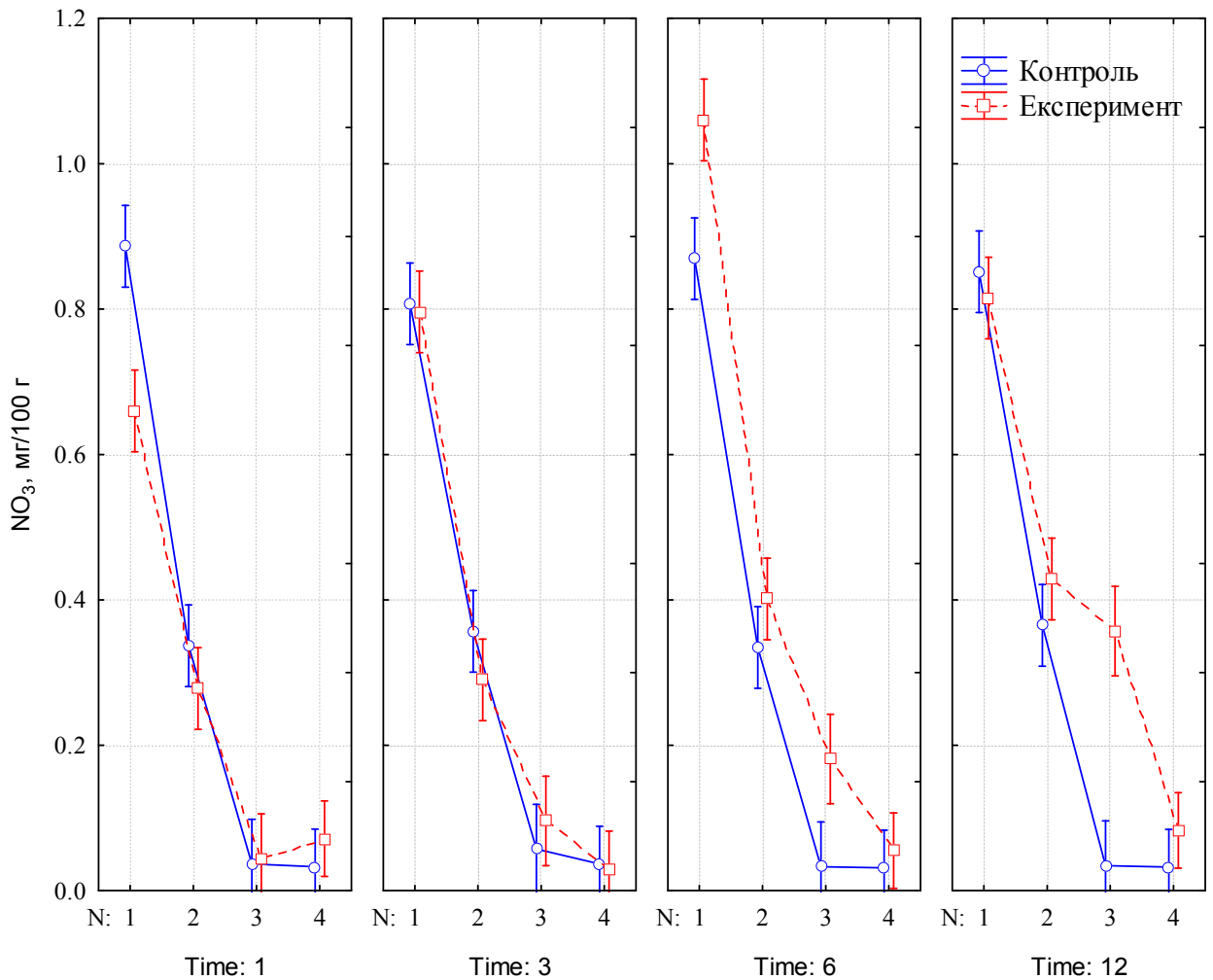


Рис. 5.8. Динаміка вмісту нітрату в профілі заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: вісь абсцис – Time 1, ..., Time 12 – експозиція експерименту 1, ..., 12 місяців; N 1, ..., 4 – шари ґрунту 0–10, ..., 30–40 см; вісь ординат – десятичний логарифм концентрації гумусу, %; вертикальна риска позначає 95 %-й довірчий діапазон.

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 5.8). Тобто на фоні порівняно невеликих відмінностей у вмісті нітратів у контролі та експерименті вони є статистично вірогідними.

Вміст фосфору в контролі характеризується підвищеним рівнем у верхньому гумусованому горизонті та досить вирівняним розподілом у більш глибоких шарах (рис. 5.9). Через 3 місяця експерименту відмінності за цим показником у контролі та експерименті не суттєві. Вже через 6 місяців експерименту вміст фосфору значно зростає у межах всього профілю, при цьому загальний патерн розподілу повторює закономірності, встановлені для ґрунту непорушеного складу. У подальшому перевищення у вмісті фосфору у межах всього профілю зберігається. Слід відзначити, що встановлені тренди статистично вірогідні (табл. 5.9).

Таблиця 5.8

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту нітрату в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	21,36	1	21,36	4407,48	0,00
Time	0,24	3	0,08	16,23	0,00
Variant	0,05	1	0,05	11,33	0,00
N	19,19	3	6,40	1319,67	0,00
Time*Variant	0,24	3	0,08	16,78	0,00
Time*N	0,24	9	0,03	5,52	0,00
Variant*N	0,14	3	0,05	9,60	0,00
Time*Variant*N	0,25	9	0,03	5,72	0,00
Error	0,78	160	0,00	—	—

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

Одержані данні свідчать про те, що зоною концентрації калію в профілі заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах є верхній гумусовий горизонт (рис. 5.10). Після 1 місяця експерименту встановлено незначне збільшення вмісту калію за профілем. Через 3 місяці вміст калію виходить на певний рівень, який перевищує контроль, але майже вже не змінюється як через 6, так і через 12 місяців. Такі особливості є статистично вірогідними (табл. 5.10). Таким чином, у діапазоні часу між 1 та 3 місяцями експерименту встановлюється рівноважна концентрація калію у профілі ґрунту, яка потім майже не змінюється.

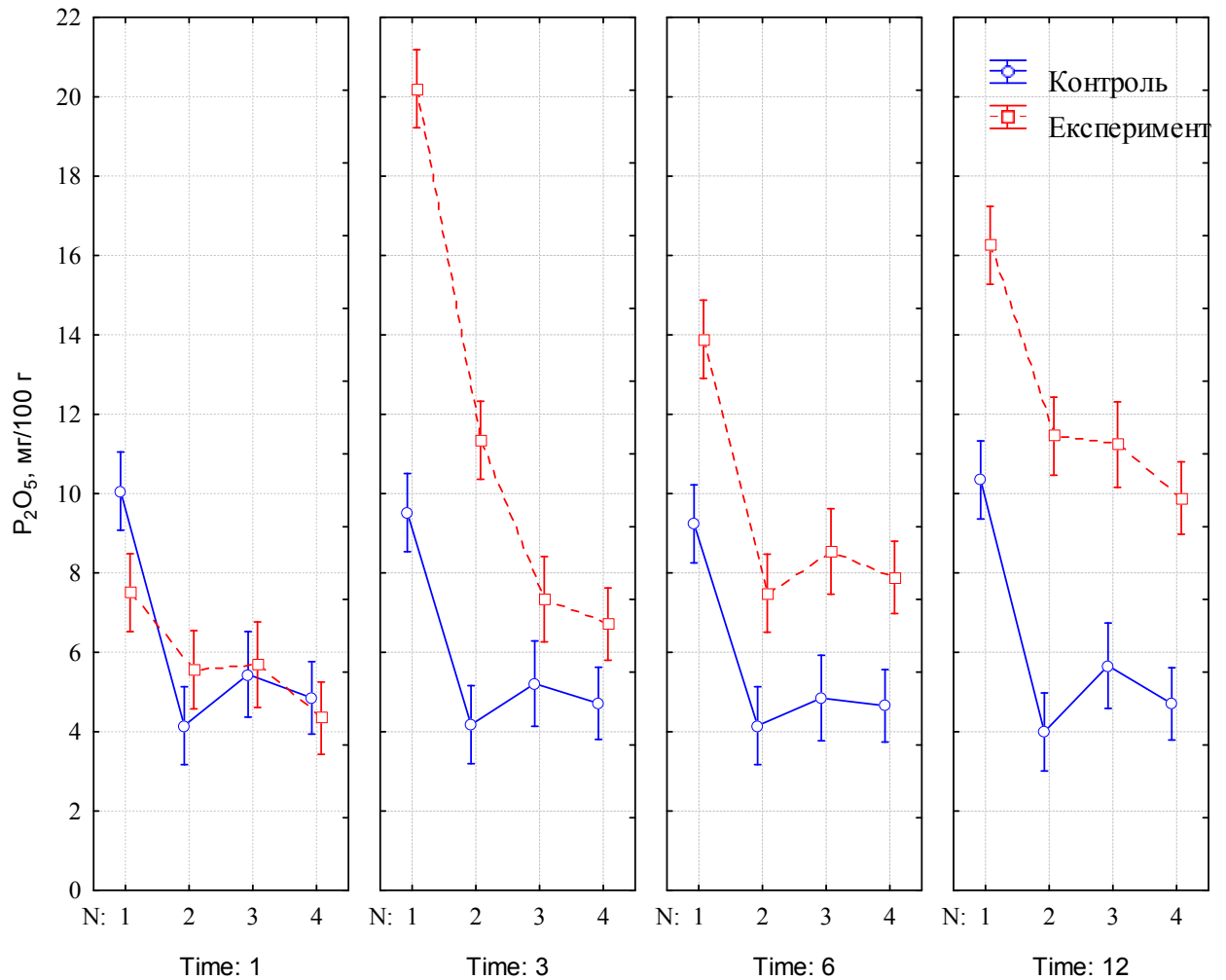


Рис. 5.9. Динаміка вмісту фосфору за Чиріковим в профілі заплавного лучно–лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Таблиця 5.9

Результати дисперсійного аналізу варіації фосфору за Чиріковим в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	11651,02	1	11651,02	7829,44	0,00
Time	289,75	3	96,58	64,90	0,00
Variant	656,71	1	656,71	441,31	0,00
N	1207,18	3	402,39	270,41	0,00
Time*Variant	296,90	3	98,97	66,50	0,00
Time*N	123,87	9	13,76	9,25	0,00
Variant*N	54,23	3	18,08	12,15	0,00
Time*Variant*N	143,99	9	16,00	10,75	0,00
Error	238,10	160	1,49	—	—

Умовні позначки: див. табл. 5.8.

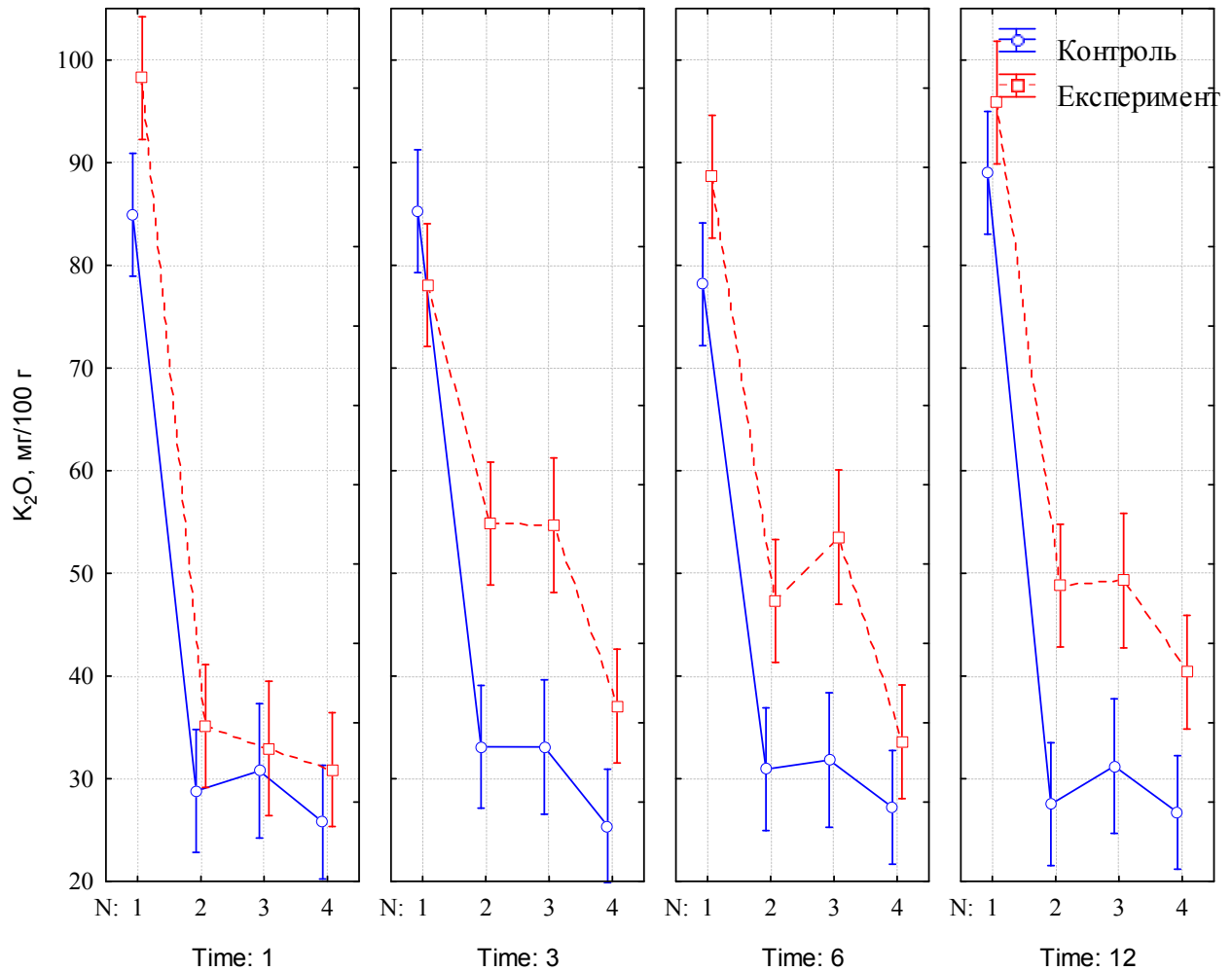


Рис. 5.10. Динаміка вмісту калію в профілі заплавного лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Таблиця 5.10

Результати дисперсійного аналізу варіації калію в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	455126,00	1	455126,00	8274,10	0,00
Time	721,17	3	240,39	4,37	0,01
Variant	6643,48	1	6643,48	120,78	0,00
N	97635,79	3	32545,26	591,67	0,00
Time*Variant	466,54	3	155,51	2,83	0,04
Time*N	2380,90	9	264,54	4,81	0,00
Variant*N	940,61	3	313,54	5,70	0,00
Time*Variant*N	1613,16	9	179,24	3,26	0,00
Error	8800,97	160	55,01	—	—

Умовні позначки: див. табл. 5.8.

Рівноважний стан свідчить про те, що фактори збільшення вмісту калію, ініційовані діяльністю амфібій у ґрунті, урівноважуються тими, які спричиняють вихід калію з дослідженого шару ґрунту.

Прибуткова компонента балансу калію, а власне кажучи, і азоту та фосфору, обумовлена безпосередньою екскреторною активністю *Pelobates fuscus*, а також активізацією розкладання та мінералізації органічних решток за умов більшої аерації ґрунту при його розпушені внаслідок риття. Розхідна компонента балансу цих речовин обумовлена біотичним поглинанням корінням рослин високоактивних мінеральних поживних речовин, якими є азот, фосфор та калій. Мобільність, як наслідок високої розчинності у воді, робить ці речовини чутливими до впливу динаміки абіотичних процесів. Збільшення швидкості фільтрації та інфільтрації ґрунту внаслідок зоогенної педотурбації прискорює процеси виносу мінеральних розчинних речовин за межі ґрунтового шару (ґрунтовий шар як у сенсі товщі, охопленої експериментом, так і у в сенсі ґрунту як цілого).

Неоднозначний вплив ріючої діяльності *Pelobates fuscus* на ґрунтові процеси призводить до досягнення динамічної рівноваги профільного розподілу азоту, фосфору та калію протягом експерименту. Але слід відзначити, що час досягнення рівноваги відрізняється для кожної з речовин. Рівновага калію встановлюється між першим та третім місяцями експерименту, рівновага нітрату – між шостим та дванадцятим, а рівновага фосфору – вірогідно, тільки к дванадцятому.

5.8. Аналіз компонентів варіації едафічних властивостей внаслідок педотурбаційної активності *Pelobates fuscus*

Для інтегральної оцінки внеску досліджених факторів у динаміку едафічних показників був проведений аналіз компонентів варіації (рис. 5.11).

Одержані данні свідчать про те, що у профільному розподілу гумусу суттєве значення відіграє фактор профільної диференціації (42,28 % варіації пояснюється цим фактором) та взаємозв'язок варіанту досліду та глибини

профілю (17,74 % варіації відповідно). Цей формальний результат можна інтерпретувати як суттєве значення педотурбаційної активності *Pelobates fuscus* у переміщені гумусу профілем. Унаслідок риття амфібіями ґрунту патерн розподілу гумусу профілем суттєво відмінний від патерну, який характерний для ґрунту непорушеного складення.

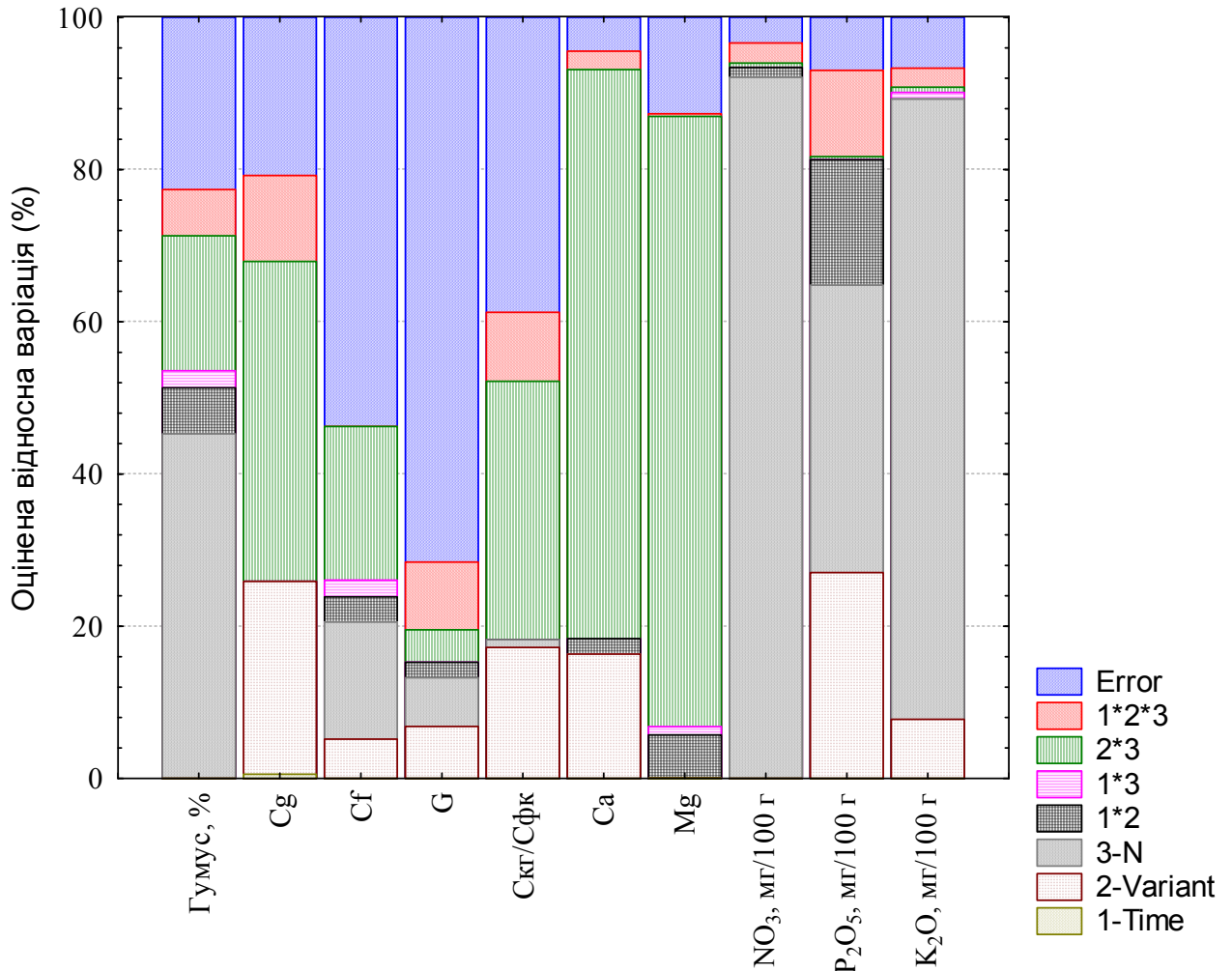


Рис. 5.11. Компоненти варіації едафічних властивостей у процесі експерименту

Умовні позначки: Time – експозиція експерименту; Variant – контроль/експеримент; N – шари ґрунту; 1*2, ..., 1*2*3 – взаємодії між відповідними факторами.

Серед показників гумусового стану ґрунту гумін найменшою мірою знає впливу досліджених факторів, так як 71,57 % його варіації можна віднести до так званої помилки – це сукупний вплив на встановлену варіативність ознаки помилок вимірювання та факторів, які у явному вигляді не представлені у плані експерименту.

Для гумінових кислот найважливішими факторами впливу є експериментальний вплив (25,34 % варіації) та взаємодія експериментального впливу та глибини шару ґрунту, де цей вплив позначається (42,04 % варіації). Ця обставина свідчить про те, що характер впливу ріючої активності *Pelobates fuscus* на вміст гумінових кислот у загальному пулі гумусових речовин має свої профільні особливості. Для фульвокислот останній тип взаємодії також є важливим чинником динаміки (20,19 %) поряд з впливом глибини ґрунту (15,39 %).

На динаміку обмінного кальцію протягом експерименту суттєвий вплив здійснює ріюча активність амфібій (16,34 %), тоді як для магнію цей фактор не є важливим. У свою чергу взаємодія факторів впливу амфібій та глибини шару ґрунту значно впливає як на обмінний кальцій (74,76 %), так і на обмінний магній (80,18 %).

На динаміку нітратів впливає переважно глибина шару ґрунту (92,13 %). Це можна пояснити значною хімічною та міграційною активністю цієї речовини, внаслідок чого низхідний рух води у ґрунті нівелює особливості іншого походження профільного розподілу нітратів. Така особливість також властива і калію, 81,51 % варіабельності якого пояснюється фактором глибини шару ґрунту, а тільки 7,76 % – фактором педотурбаційної активності амфібій.

Динаміка профільного розподілу фосфору протягом експерименту обумовлена значно більшим різноманіттям факторів. Це фактор глибини шару ґрунту (37,76 %), фактор експериментального впливу (27,06 %), фактор взаємодії часу та експериментального впливу (16,49 %) та фактор потрійної взаємодії всіх досліджених чинників (11,34 %).

Також слід навести порівняння ролі різних типів впливу та їх взаємодій на дослідженні едафічні показники. Так, фактор часу в явному вигляді не впливає на жодну з едафічних ознак. Астрономічний час впливає тільки через взаємодію з фактором педотурбаційної активності (найбільша роль цієї взаємодії встановлена для фосфору) та потрійну взаємодію педотурбаційна

активність—час—глибина (найсуттєвіша роль цієї взаємодії відчутна для гумінових кислот, гуміну та фосфору).

Відсутність явного впливу астрономічного часу на динаміку процесу, хоч такий вплив є інтуїтивно очікуваним, є свідченням протікання процесу у вимірі біологічного (екологічного) часу. Біологічний час, або внутрішній час системи, вимірюється послідовністю біологічних подій, темп яких може суттєво не збігатися з темпом зовнішнього, або астрономічного часу. Пріоритет біологічного часу є наслідком домінування внутрішніх причин у розвитку системи. Інакше кажучи, ріючу активність *Pelobates fuscus* слід розглядати не як зовнішній вплив на перебіг ґрунтового процесу, а як елемент природної строкатості та різноманіття екологічних функцій ґрунту. Педотурбаційний вплив амфібій не обмежується механічним взаємним переміщенням різноякісних шарів ґрунтової маси, а запускає послідовність складних екологічних взаємодій, які відбуваються у вимірі внутрішнього біологічного часу.

Найсуттєвішим фактором динаміки едафічних показників є фактор глибини ґрунту. Він переважно визначає варіювання таких ознак, як вміст гумусу, азоту, фосфору та калію. Ця особливість відображає загальну генетичну особливість заплавної лучно—лісового ґрунту на алювіальних відкладах, яка полягає у значному градієнті речовин у ґрунтовому профілі. За Б. Г. Розановим [69] можна встановити наступні типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі: регресивно—аккумулятивний (обмінний магній, нітрати, фосфор, калій), прогресивно—аккумулятивний (обмінний кальцій), рівномірно аккумулятивний (гумус), елювіально—ілювіальний (фульвокислоти), аккумулятивно—елювіальний (гумінові кислоти, гумін) (табл. 5.11).

Зміни профільних патернів розподілу речовин в умовах експерименту відображає фактор взаємодії глибини шару та експериментальної дії (2*3). Він є суттєвою причиною варіювання вмісту гумусу, гумінових та фульвокислот, їх співвідношення, вмісту обмінних кальцію та магнію. В умовах експерименту рівномірно—аккумулятивний розподіл гумусу в контролі перетворюються на прогресивно—аккумулятивний під впливом ріючої активності амфі-

бій, акумулятивно–елювіальний гумінових кислот – на прогресивно–акумулятивний, елювіально–ілювіальний фульвокислот – на прогресивно–акумулятивний, прогресивно–акумулятивний обмінного кальцію – на недиференційований, регресивно–акумулятивний обмінного магнію – на недиференційований (табл. 5.11).

Таблиця 5.11

**Типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі за
Б. Г. Розановим [69] в умовах експерименту**

Показник	Типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі	
	Контроль	Експеримент
Гумус, %	Рівномірно–акумулятивний	Прогресивно–акумулятивний
Cg, %	Акумулятивно–елювіальний	Прогресивно–акумулятивний
Cf, %	Елювіально–ілювіальний	Прогресивно–акумулятивний
G, %	Прогресивно–акумулятивний	Акумулятивно–елювіальний
C _{гк} /C _{фк}	Акумулятивно–елювіальний	Рівномірно–акумулятивний
Ca, мг–екв на 100 г	Прогресивно–акумулятивний	Недиференційований
Mg, мг–екв на 100 г	Регресивно–акумулятивний	Недиференційований
NO ₃ , мг/100 г	Регресивно–акумулятивний	Регресивно–акумулятивний
P ₂ O ₅ , мг/100 г	Акумулятивно–елювіальний	Регресивно–акумулятивний
K ₂ O, мг/100 г	Регресивно–акумулятивний	Регресивно–акумулятивний

Таким чином, внаслідок педотрубаційної діяльності *Pelobates fuscus* різноманіття типів розподілу речовин у ґрунтовому профілі скорочується до переважно прогресивно–акумулятивного, регресивно–акумулятивного та недиференційованого типів.

Висновки за розділом

1. В умовах центральної заплави під впливом педотурбаційної активності *Pelobates fuscus* відбувається перерозподіл вмісту гумусу внаслідок перемішування ґрунту тваринами. Ріюча діяльність амфібій призводить до заковування гумусонасиченого ґрунту з поверхні у глиб ґрунтового тіла. Внаслідок чого максимум концентрації гумусу зміщується з поверхні у глиб ґрунту.
2. Закономірності перерозподілу гумінових кислот профілем ґрунту свідчать про те, що поряд з механічним перемішуванням ґрунту відбувається зміна режимів розкладання та трансформації органічної речовини. Головною особливістю є збільшення частки гумінових кислот наприкінці експерименту.

Це відображає факт активації процесів гумусоутворення під впливом педотурбаційної та пов'язаною з нею екскреторною активністю амфібій.

3. Розподіл фульвокислот на фоні активної пертурбації ґрунту під впливом амфібій демонструє пам'ять про свій розподіл у непорушеному стані ґрунту, внаслідок чого відтворюється патерн, який дуже наближений до такого, який спостерігається ґрунту в непорушеному стані.

4. Педотурбаційна активність *Pelobates fuscus* призводить до з вирівнювання розподілу вмісту обмінних кальцію та магнію профілем ґрунту. Це свідчить про те, що саме механічне перемішування ґрунту внаслідок риючої діяльності амфібій є причиною перерозподілу обох обмінних катіонів профілем ґрунту.

5. У результаті присутності тварин у ґрунті зростає вміст нітратів, фосфору та калію у межах усього профілю. Прибуткова компонента балансу калію, а власне кажучи, і азоту та фосфору, обумовлена безпосередньою екскреторною активністю *Pelobates fuscus*, а також активізацією розкладання та мінералізації органічних решток за умов більшої аерації ґрунту при його розпушені внаслідок риття. Розхідна компонента балансу цих речовин обумовлена біотичним поглинанням корінням рослин високоактивних мінеральних поживних речовин, якими є азот, фосфор та калій.

6. Мобільність як наслідок високої розчинності у воді робить нітрати, фосфор та калій та їх з'єднання чутливими до впливу динаміки абіотичних процесів. Збільшення швидкості фільтрації та інфільтрації ґрунту внаслідок зоогенної педотурбації прискорює процеси виносу мінеральних розчинних речовин за межі ґрунтового шару (ґрунтовий шар як у сенсі товщі, охопленої експериментом, так і у в сенсі ґрунту як цілого).

7. Внаслідок педотурбаційної діяльності *Pelobates fuscus* різноманіття типів розподілу речовин у ґрунтовому профілі скорочується до переважно прогресивно-акумулятивного, регресивно-акумулятивного та недиференційованого типів.

РОЗДІЛ 6. ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ
ПЕДОТУРБАЦІЙНОЇ АКТИВНОСТІ *PELOBATES FUSCUS* НА ДИНАМІКУ
ЕДАФІЧНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ ДЕРНОВО-БОРОВОГО ҐРУНТУ АРЕНИ

6.1. Динаміка гумусу

Динаміка вмісту гумусу в процесі експерименту представлена на рисунку 6.1.

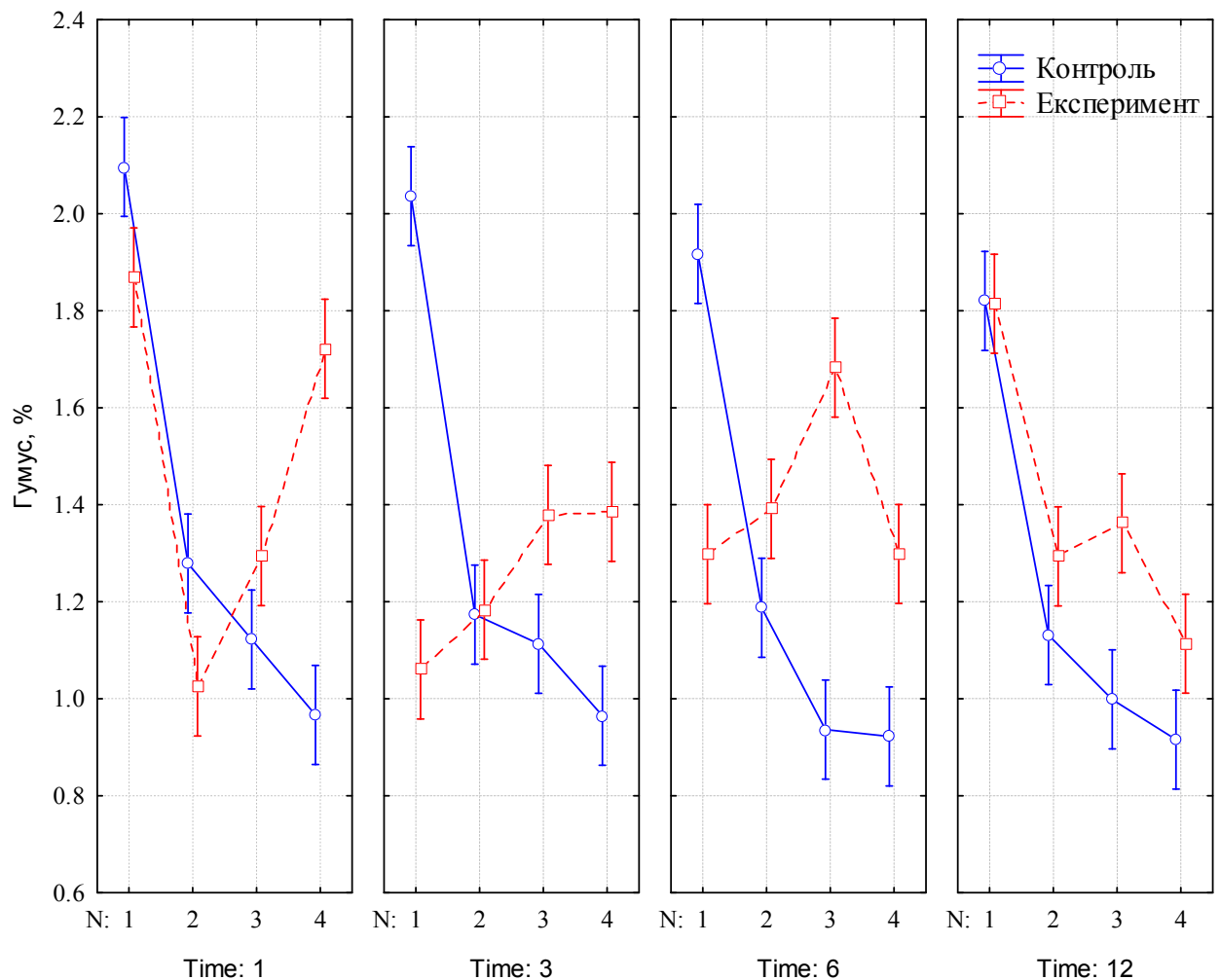


Рис. 6.1. Динаміка вмісту гумусу в профілі дерново-борового ґрунту арени в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

У контролі розподіл гумусу у профілі відповідає регресивно-аккумулятивному типу: верхній шар характеризується відносно великою концентрацією, яка різко знижується в більш глибоких шарах. Протягом першо-

го місяцю експерименту спостерігається суттєве збільшення вмісту гумусу в шарах ґрунту 10–40 см, при чому зі збільшенням глибини збільшується вміст гумусу.

Через 3 місяці відбувається інверсія профільного розподілу гумусу порівняно з контролем: у верхньому шарі вміст гумусу стає найменшим, а в найглибшому серед досліджених – найвищим. Рік після початку експерименту загальний патерн профільного розподілу стабілізується на рівні, який відповідає контролю, але з тією відмінністю, що в шарах 10–40 см показники вмісту гумусу стають статистично вірогідні більшими за контрольні показники.

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 6.1).

Таблиця 6.1

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту гумусу в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	0,00	1	0,00	8,46	0,00
Time	0,11	3	0,04	94,19	0,00
Variant	1,91	1	1,91	5105,06	0,00
N	2,01	3	0,67	1789,31	0,00
Time*Variant	0,07	3	0,02	65,06	0,00
Time*N	0,32	9	0,04	95,78	0,00
Variant*N	2,09	3	0,70	1857,81	0,00
Time*Variant*N	0,28	9	0,03	83,35	0,00
Error	0,02	64	0,00	—	—

Умовні позначки: див. табл. 5.8.

Таким чином, педотурбаційна активність *Pelobates fuscus* призводить до суттєвих змін профільного розподілу вмісту гумусу.

6.2. Динаміка гумінових кислот

Динаміка вмісту гумінових кислот в процесі експерименту представлено на рисунку 6.2. Профільний розподіл частки гумінових кислот у профілі дерново-борового ґрунту арени відповідає прогресивно-акумулятивному типу. Через 1 місяць експерименту відбувається інверсія цього показника: най-

нижчий його рівень спостерігається у верхньому шарі, а найвищий – у шарі 20–30 см. Очевидно, що саме ріюча діяльність амфібій призвела до заковування гумусованого шару углиб ґрунту. Через 3 місяці такий профільний патерн не змінюється, але через 6 місяців профільний розподіл вмісту гумінових кислот знову нагадує розподіл у контролі. Як через 6, так і через 12 місяців експерименту, рівень вмісту гумінових кислот у шарі 0–10 см не відрізняється від контролю, але у більш глибоких шарах цей показник суттєво перевищує контрольні значення.

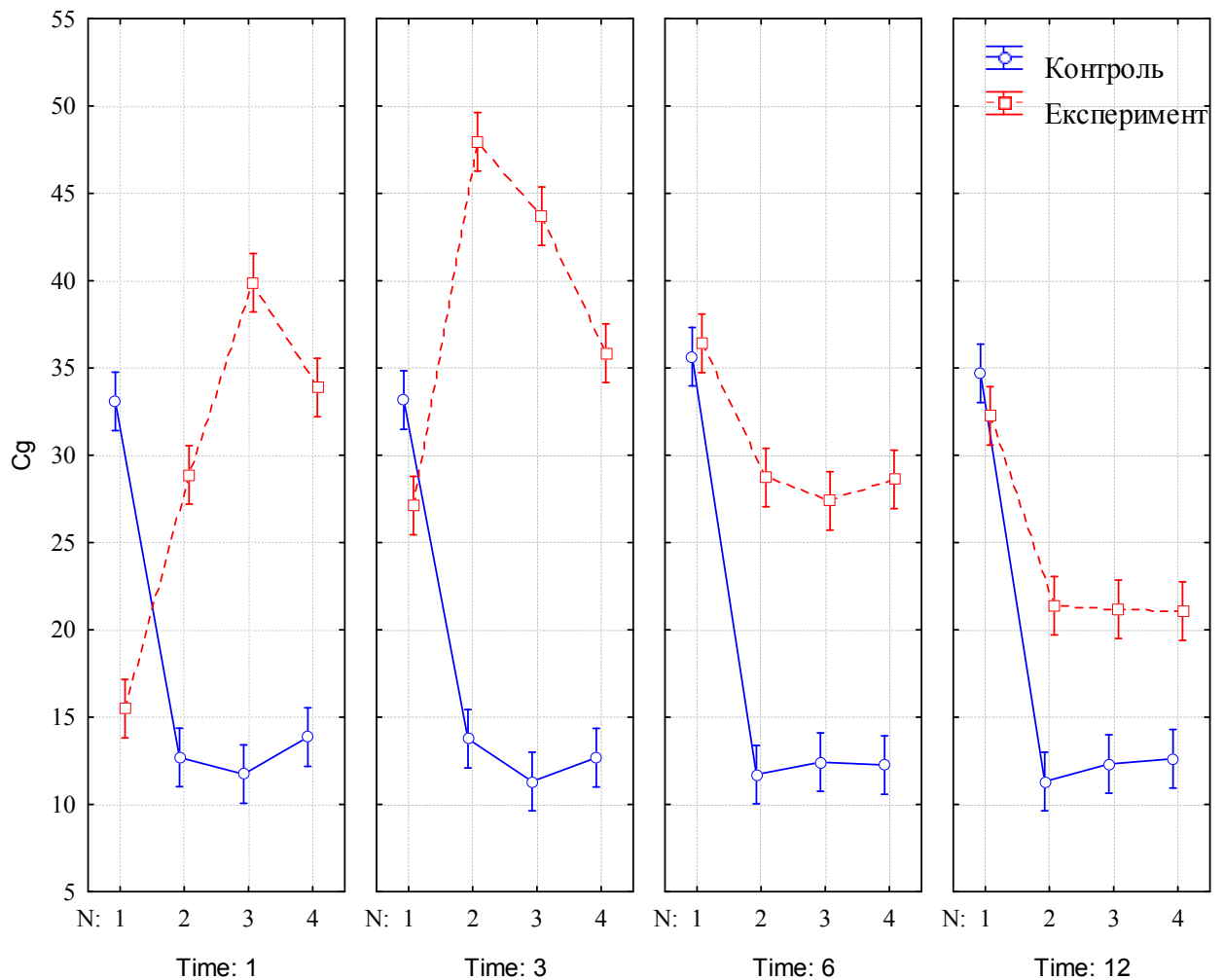


Рис. 6.2. Динаміка вмісту гумінових кислот (% від загального вуглецю) в профілі дерново–борового ґрунту арени в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 6.2).

**Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту гумінових кислот
в процесі експерименту**

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	0,31	1	0,31	605,07	0,00
Time	0,13	3	0,04	88,74	0,00
Variant	2,30	1	2,30	4563,80	0,00
N	2,19	3	0,73	1448,59	0,00
Time*Variant	0,06	3	0,02	41,86	0,00
Time*N	0,36	9	0,04	79,83	0,00
Variant*N	2,47	3	0,82	1633,17	0,00
Time*Variant*N	0,32	9	0,04	69,69	0,00
Error	0,03	64	0,00		

Умовні позначки: див. табл. 5.8.

6.3. Динаміка фульвокислот

Динаміка вмісту фульвокислот в процесі експерименту досить подібна до динаміки гумусу та гумінових кислот: за перший період експерименту відбувається різка інверсія розподілу, після чого відбувається стабілізація патерну розподілу, який стає подібним до контролю з тією відмінністю, що показники досліджуваної ознаки у всіх профілі перевищують контроль (рис. 6.3). Статистично вірогідний характер встановлених тенденцій підтверджують результати дисперсійного аналізу (табл. 6.3).

6.4. Динаміка гуміну

Гумінові та фульвокислоти, разом з гуміном, складають пул гумусових речовин. Тому природно, що синхронність зміни двох компонентів пулу – гумінових та фульвокислот, супроводжується зворотною за абсолютними значеннями динамікою вмісту гуміну (рис. 6.4). Очевидно, що ця динаміка викликана педотурбацією активністю *Pelobates fuscus*. Встановлена динаміка статистично вірогідна (табл. 6.4).

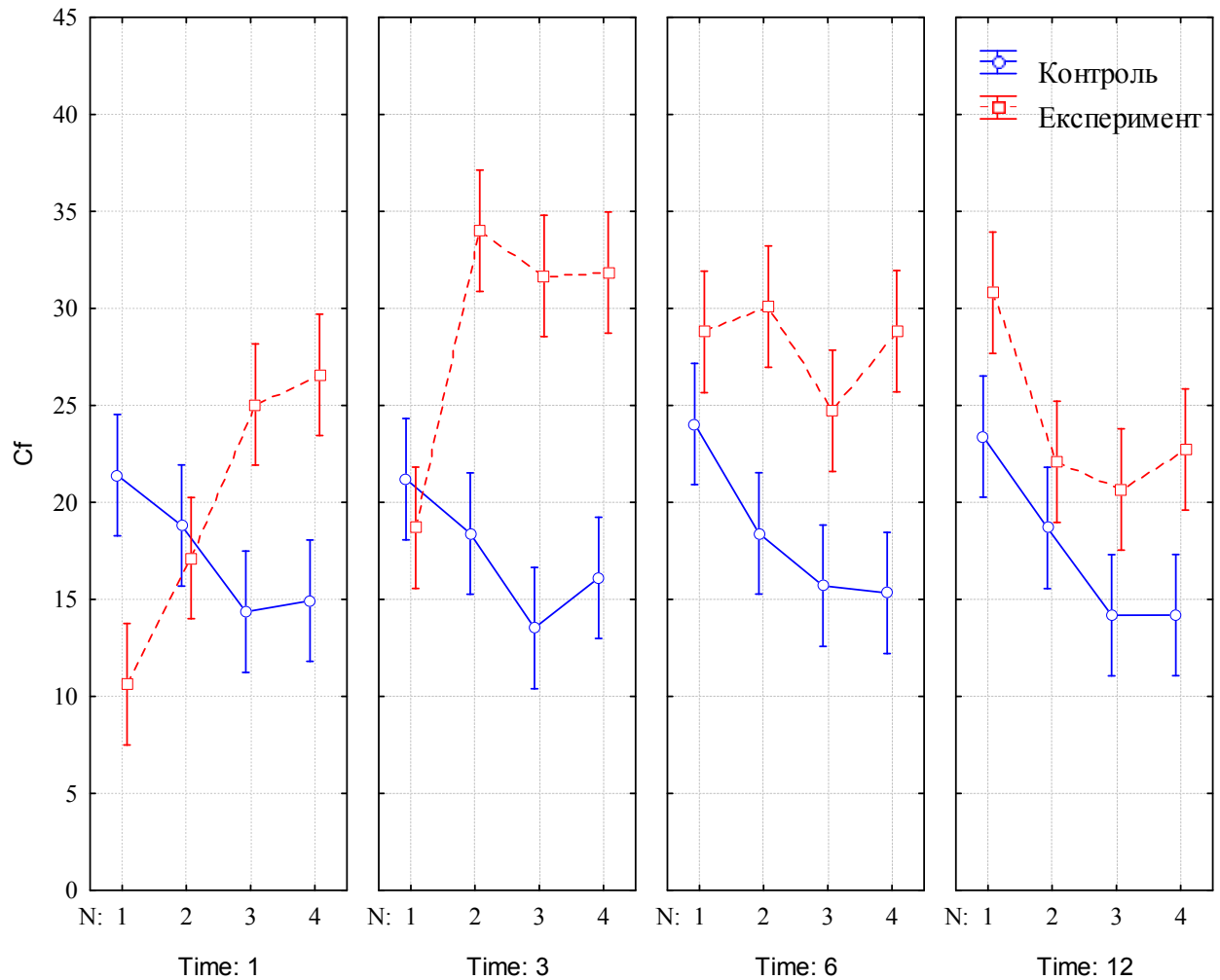


Рис. 6.3. Динаміка вмісту фульвокислот (% від загального С) в профілі дерново-борового ґрунту арени в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Таблиця 6.3

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту фульвокислот в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	0,18	1	0,18	21505,27	0,00
Time	0,00	3	0,00	37,15	0,00
Variant	0,00	1	0,00	58,81	0,00
N	0,04	3	0,01	1677,65	0,00
Time*Variant	0,00	3	0,00	107,20	0,00
Time*N	0,00	9	0,00	48,84	0,00
Variant*N	0,04	3	0,01	1649,66	0,00
Time*Variant*N	0,00	9	0,00	64,60	0,00
Error	0,00	64	0,00	—	—

Умовні позначки: див. табл. 5.8.

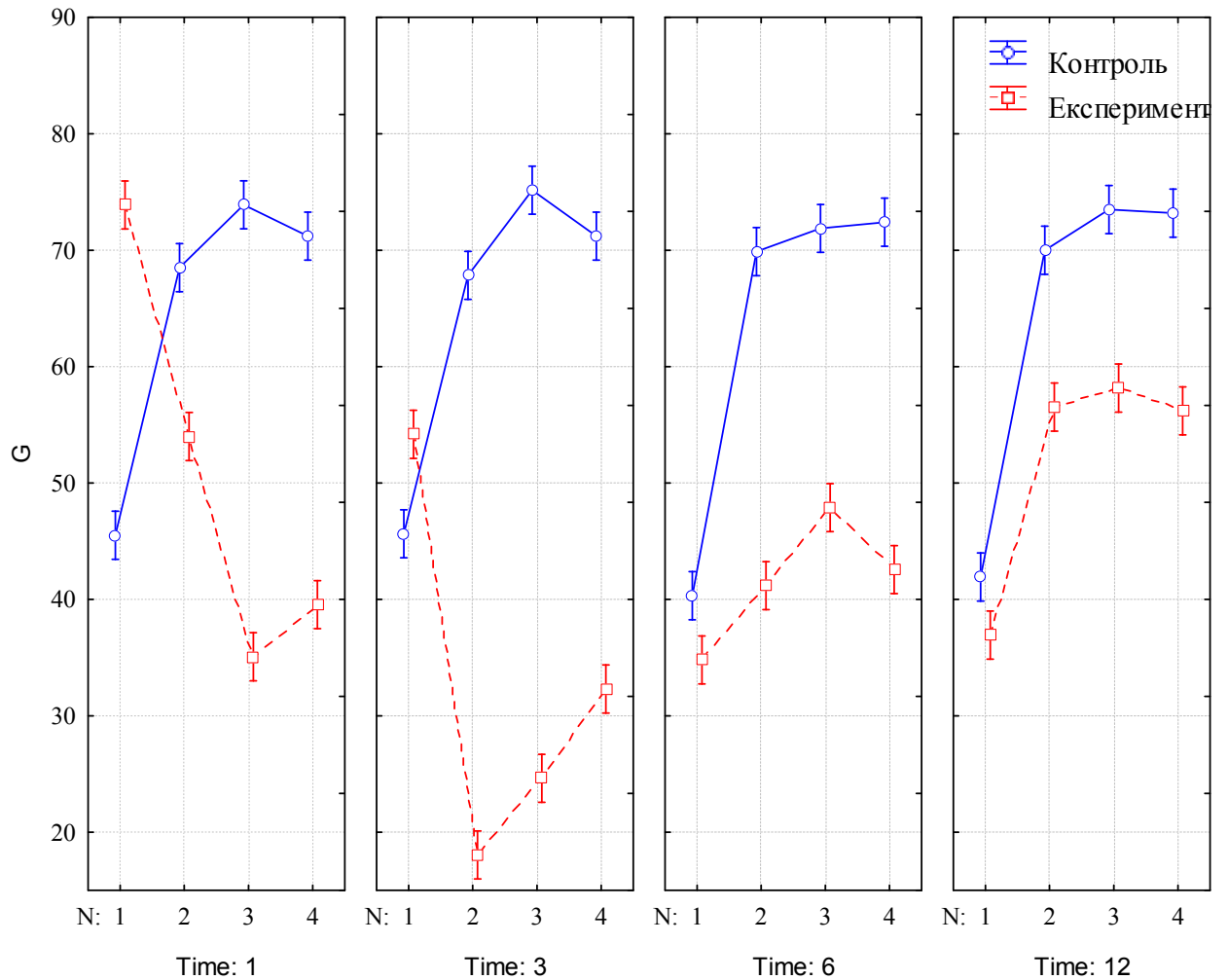


Рис. 6.4. Динаміка вмісту гуміну (% від загального С) в профілі дерново-борового ґрунту арени в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Таблиця 6.4

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту гуміну в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	343004,32	1	343004,32	439686,25	0,00
Time	1514,82	3	504,94	647,27	0,00
Variant	8259,55	1	8259,55	10587,65	0,00
N	3508,51	3	1169,50	1499,15	0,00
Time*Variant	1528,33	3	509,44	653,04	0,00
Time*N	3307,83	9	367,54	471,13	0,00
Variant*N	8011,10	3	2670,37	3423,06	0,00
Time*Variant*N	2543,37	9	282,60	362,25	0,00
Error	49,93	64	0,78	—	—

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

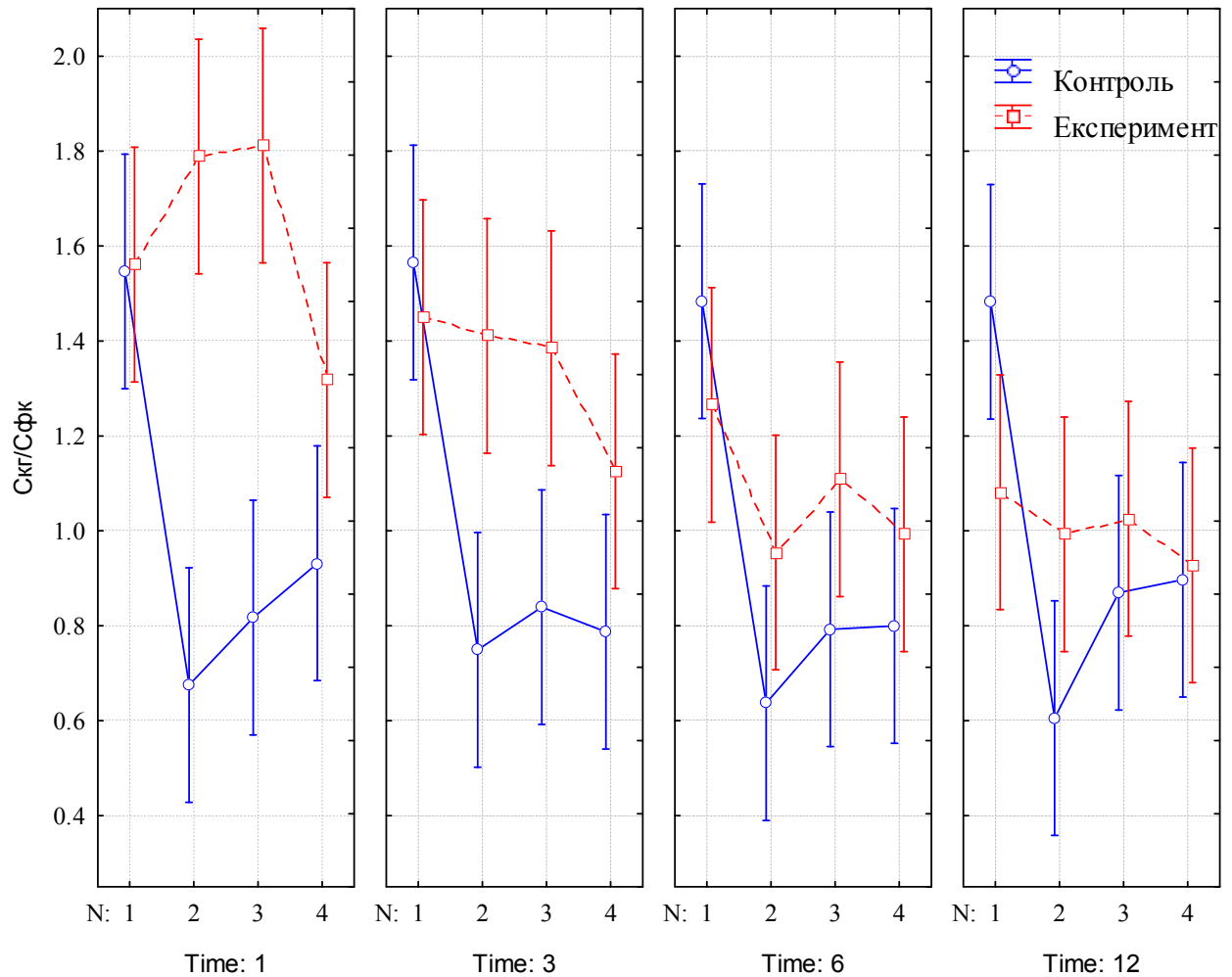


Рис. 6.4. Динаміка показнику $C_{гк}/C_{фк}$ в профілі дерново-борового ґрунту арени в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 1

Таблиця 6.4

Результати дисперсійного аналізу варіації показнику $C_{гк}/C_{фк}$ в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	119,34	1	119,34	2599,81	0,00
Time	1,63	3	0,54	11,86	0,00
Variant	2,09	1	2,09	45,45	0,00
N	3,35	3	1,12	24,32	0,00
Time*Variant	1,19	3	0,40	8,63	0,00
Time*N	0,22	9	0,02	0,54	0,84
Variant*N	2,27	3	0,76	16,47	0,00
Time*Variant*N	0,25	9	0,03	0,61	0,79
Error	2,94	64	0,05	—	—

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

6.5. Динаміка $C_{гк}/C_{фк}$

Динаміка відношення гумінових та фульвокислот досить стохастична (рис. 6.5), тому вплив таких факторів, як взаємодія часу та глибини та потрібна взаємодія часу, глибини та типу впливу, не є статистично вірогідними (табл. 6.5). Такі результати свідчать про те, що переважним механізмом впливу на динаміку гумусових речовин є саме механічне переміщення, тоді як вплив на динаміку розкладення на якісний склад гумусових речовин в умовах арени дещо знаходиться на другому плані.

6.6. Динаміка обмінних основ

Загальний високий рівень варіабельності обмінного кальцію робить дещо невиразним його динаміку, викликану педотурбаційною активністю *Pelobates fuscus* (рис. 6.6). Як наслідок, статистично вірогідним впливом характеризуються тільки деякі з факторів, а саме глибина шару ґрунту, взаємодія часу експерименту та глибини шару ґрунту, взаємодія впливу та часу та потрібна взаємодія досліджених факторів (табл. 6.7). Важно відмітити, що наприкінці експерименту встановлюється рівноважний стан розподілу обмінного кальцію у профілі ґрунту, який відповідає дещо більш високому рівню, порівняно з контролем. Відповідно, як в контролі, так і при експериментальному впливі, профільний розподіл обмінного кальцію можна визнати як прогресивно–акумулятивний.

У випадку з обмінним магнієм кінцевий рівноважний розподіл та розподіл у контролі відповідає елювіально–ілювіальному типу (рис. 6.7). Відмінності між контролем та експериментом статистично вірогідні (табл. 6.7).

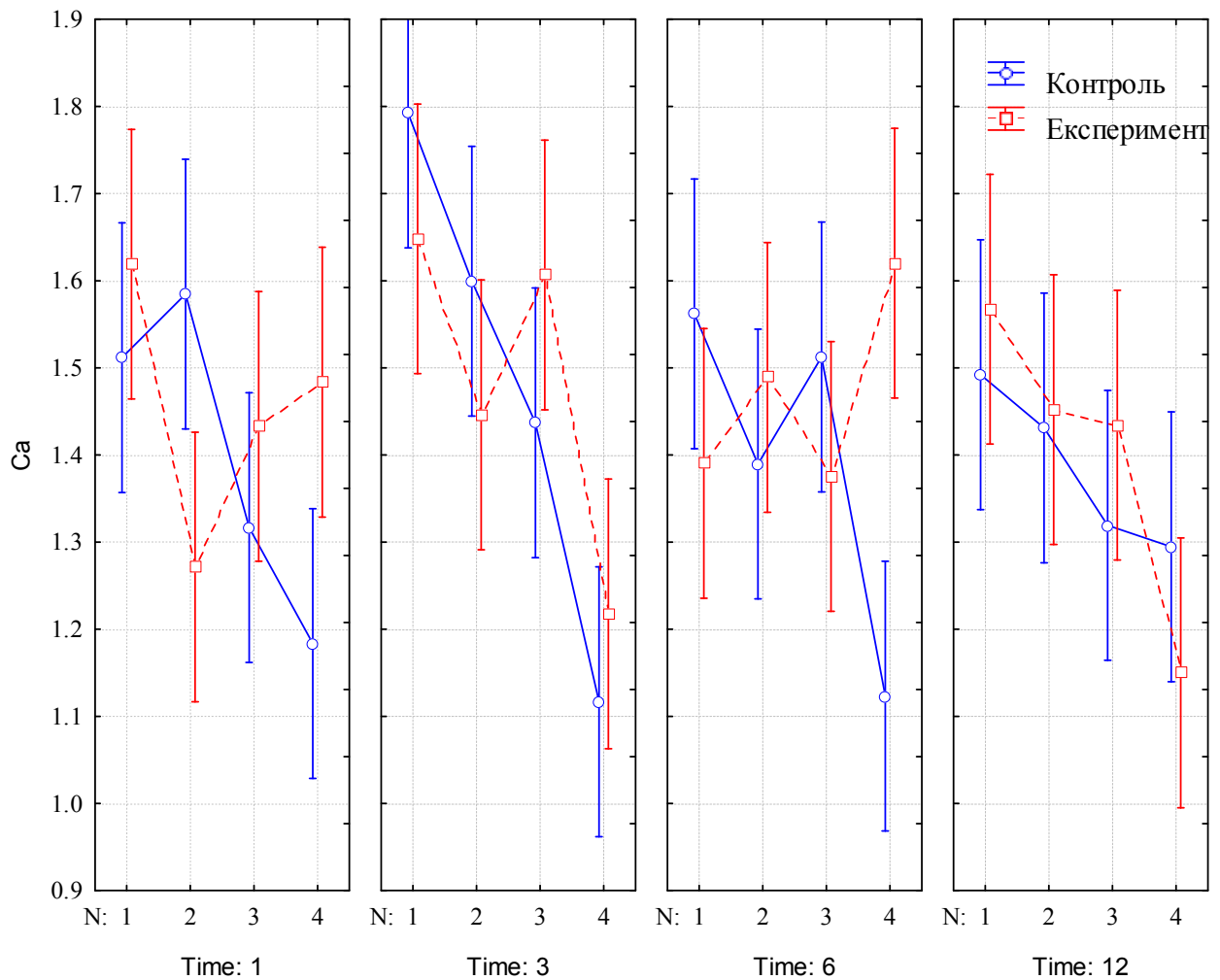


Рис. 6.6. Динаміка вмісту обмінного кальцію в профілі дерново-борового ґрунту арени в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Таблиця 6.6

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту обмінного кальцію в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	197,25	1	197,25	10951,52	0,00
Time	0,10	3	0,03	1,86	0,15
Variant	0,03	1	0,03	1,50	0,23
N	1,09	3	0,36	20,25	0,00
Time*Variant	0,02	3	0,01	0,42	0,74
Time*N	0,38	9	0,04	2,35	0,02
Variant*N	0,26	3	0,09	4,87	0,00
Time*Variant*N	0,65	9	0,07	4,01	0,00
Error	1,15	64	0,02	—	—

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

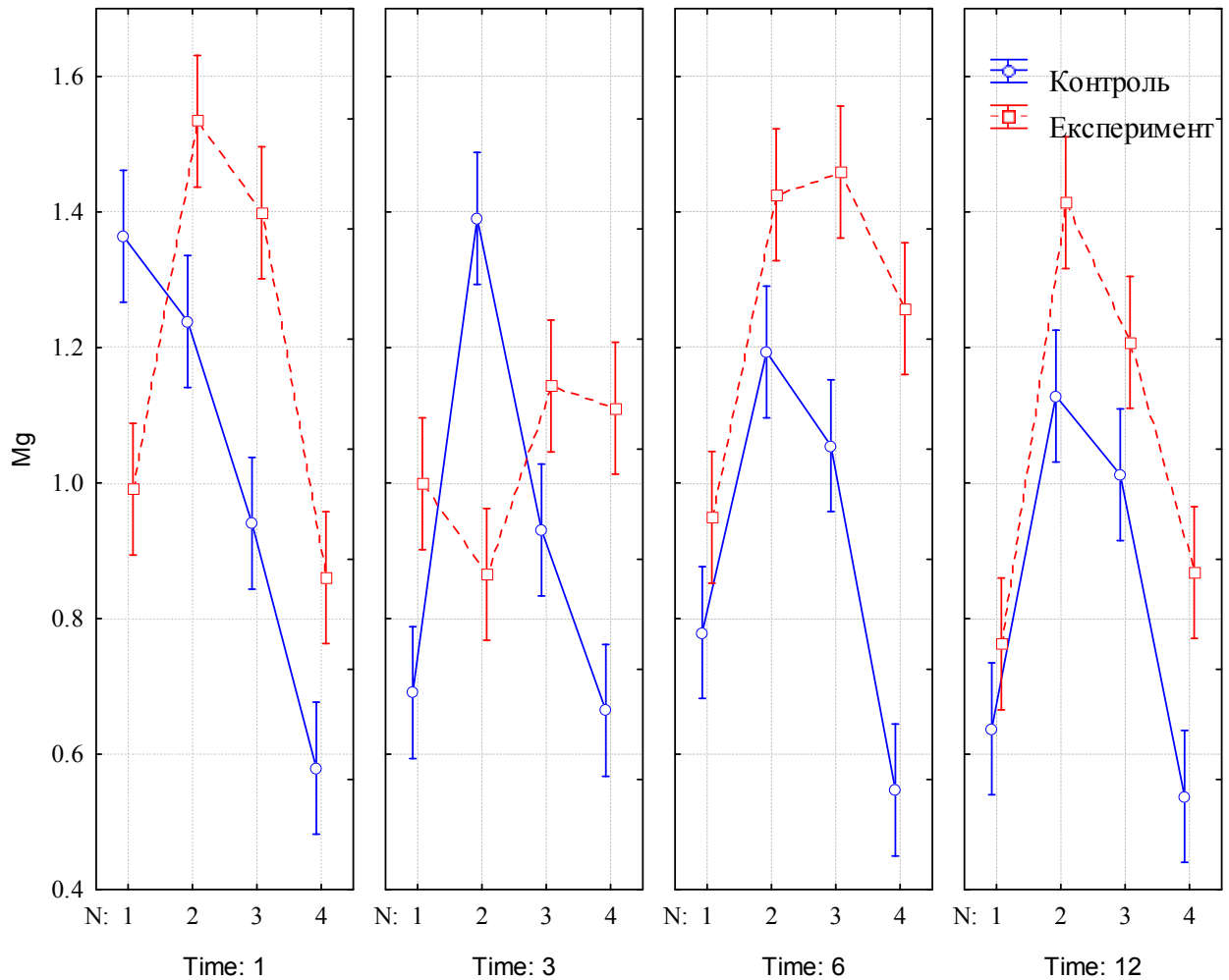


Рис. 6.7. Динаміка вмісту обмінного магнію в профілі дерново-борового ґрунту арени в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Таблиця 6.7

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту обмінного магнію в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	101,69	1	101,69	14293,61	0,00
Time	0,48	3	0,16	22,44	0,00
Variant	1,19	1	1,19	166,62	0,00
N	3,40	3	1,13	159,12	0,00
Time*Variant	0,24	3	0,08	11,38	0,00
Time*N	0,82	9	0,09	12,81	0,00
Variant*N	0,64	3	0,21	30,12	0,00
Time*Variant*N	1,12	9	0,12	17,46	0,00
Error	0,46	64	0,01	—	—

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

6.7. Динаміка нітратів, фосфору та калію

Аналіз впливу рийної діяльності *Pelobates fuscus* на динаміку азоту, фосфору та калію в ґрунті наведено в нашій публікації [37]. Розподіл у профілі нітратів у контролі можна охарактеризувати як прогресивно-аккумулятивний (рис. 6.8).

Рис. 6.8. Динаміка вмісту нітрату в профілі дерново–борового ґрунту арени в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Педотурбаційна активність *Pelobates fuscus* призводить до кількісного збільшення нітратів у межах всього профілю, а також до перетворення типу профільного розподілу на регресивно–аккумулятивний. Встановлені тренди статистично вірогідні (табл. 6.8). Вміст фосфору в профілі дерново-борового ґрунту арени в контролі є прогресивно-аккумулятивним (рис. 6.9). Протягом

першого місяця відбуваються несуттєві зміни цього показнику. Але вже через 3 місяці відбувається значне зростання концентрації фосфору в ґрунті.

Таблиця 6.8

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту нітрату

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	1,95	1	1,95	4767,71	0,00
Time	0,29	3	0,10	236,19	0,00
Variant	0,48	1	0,48	1170,51	0,00
N	0,40	3	0,13	324,84	0,00
Time*Variant	0,25	3	0,08	201,20	0,00
Time*N	0,05	9	0,01	14,65	0,00
Variant*N	0,00	3	0,00	2,94	0,04
Time*Variant*N	0,03	9	0,00	7,86	0,00
Error	0,03	64	0,00	—	—

Умовні позначки: див. табл. 6.7.

Рис. 6.9. Динаміка вмісту фосфору в профілі дерново–борового ґрунту арени в процесі експерименту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Профільний розподіл фосфору в кінці експерименту стає рівномірно-елювіальним. Встановлені тренди статистично вірогідні (табл. 6.9). Профільний розподіл калію в дерново-боровому ґрунті арени непорушеного складення можна ідентифікувати як регресивно–акумулятивний (рис. 6.10).

Таблиця 6.9

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту фосфору

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	4949,27	1	4949,27	12993,37	0,00
Time	20,07	3	6,69	17,56	0,00
Variant	114,91	1	114,91	301,68	0,00
N	1,37	3	0,46	1,20	0,32
Time*Variant	40,45	3	13,48	35,40	0,00
Time*N	11,49	9	1,28	3,35	0,00
Variant*N	6,14	3	2,05	5,38	0,00
Time*Variant*N	5,64	9	0,63	1,64	0,12
Error	24,38	64	0,38	—	—

Умовні позначки: див. табл. 6.7.

Рис. 6.10. Динаміка вмісту калію в профілі дерново-борового ґрунту

Умовні позначки: див. рис. 5.8

Протягом першого місяцю експерименту вміст калію практично не змінюється під впливом ріючої діяльності амфібій порівняно з контролем. Зміни стають відчутними вже через 3 місяці. В кінці експерименту вміст калію у шарах 10–40 см значно збільшується, але у шарі 0–10 см цей показник майже не відрізняється від контролю. Встановлені тенденції статистично вірогідні (табл. 6.10).

Таблиця 6.10

Результати дисперсійного аналізу варіації вмісту калію в процесі експерименту

Предиктори	SS	Degr. of Freedom	MS	F	p
Константа	15231,04	1	15231,04	7507,08	0,00
Time	685,37	3	228,46	112,60	0,00
Variant	1140,15	1	1140,15	561,96	0,00
N	786,34	3	262,11	129,19	0,00
Time*Variant	394,66	3	131,55	64,84	0,00
Time*N	118,98	9	13,22	6,52	0,00
Variant*N	499,05	3	166,35	81,99	0,00
Time*Variant*N	254,89	9	28,32	13,96	0,00
Error	129,85	64	2,03	—	—

Умовні позначки: Time – фактор часу; Variant – фактор контроль/експеримент; N – фактор глибини ґрунту.

Таким чином, результати польового експерименту тривалістю один рік свідчать про значні масштаби наслідків педотурбаційної діяльності *Pelobates fuscus* в дерново-боровому ґрунті в судіброві на арені р. Самара. Супіщаний ґрунт цього місцеперебування є придатним субстратом для закопування часничниці. У процесі закопування відбувається механічне взаємне перенесення ґрунту, та як наслідок – значна трансформація морфологічної організації складення ґрунту та профільного розподілу речовин. Порівняно з місцеперебуваннями центральної заплави, на арені едафотопи представлені біднішими варіантами, що виражається у меншій товщині гумусованих горизонтів, меншій концентрації гумусу та поживних речовин.

З іншого боку, агрегатна структурність цих ґрунтів є досить малою, внаслідок чого не відбувається суттєвого розпушення ґрунту при ритті амфі-

біями та пов'язаних з цим змін режимів ґрунтового повітря, швидкостей фільтрації та інфільтрації. Тому очікуваним є переважання механізмів педотурбаційної активності, пов'язаних з механічним переміщенням ґрунту, та значно менше значення опосередкованих ефектів, викликаних перебудовою екологічного середовища у товщі ґрунту. Ці припущення були перевірені за допомогою аналізу компонентів варіації едафічних властивостей під впливом педотурбаційної активності *Pelobates fuscus*.

6.8. Аналіз компонентів варіації едафічних властивостей внаслідок педотурбаційної активності *Pelobates fuscus*

В динаміці вмісту гумусу в процесі експерименту в профілі дерново-борового ґрунту арили найважливішу роль відіграють такі фактори, як глибина шару ґрунту (цей фактор пояснює 20,06 % варіабельності ознаки), взаємодія глибини шару ґрунту та фактору педотурбаційної активності (45,51 % варіабельності) та потрійна взаємодія часу, глибини та активності амфібій (28,38 %) (рис. 6.11).

Педотурбаційна активність *Pelobates fuscus* визначає особливості динаміки фракцій гумусу. Так, цей фактор пояснює 32,01, 37,21 та 37,51 % варіабельності для гумінових, фульвоксилот та гуміну відповідно. Взаємодія глибини ґрунту та діяльності амфібій та потрійна взаємодія також значно впливають на фракційний склад гумусу в процесі експерименту. Для відношення гумінових кислот до фульвокислот слід також відзначити суттєвий вплив взаємодії часу та педотурбаційної активності.

Таким чином, груповий склад гумусу є більш чутливим до впливу педотурбаційної активності, ніж абсолютний його вміст. Це свідчить про те, що поряд з механічним переміщенням ґрунтової маси при ритті амфібіями відбувається значна корекція екологічних режимів, яка призводить до зміни особливостей трансформації органічних решток у ґрунті.

Обмінні кальцій та магній характеризуються подібною структурою факторів, які визначають їх динаміку протягом експерименту. Це фактори глибини шару ґрунту та потрійна взаємодія досліджених факторів. Вміст магнію більшою мірою чутливий до педотурбаційної активності амфібій.

Рис. 6.11. Компоненти варіації едафічних властивостей у процесі експерименту

Умовні позначки: Time – експозиція експерименту; Variant – контроль/експеримент; N – шари ґрунту; 1*2, ..., 1*2*3 – взаємодії між відповідними факторами.

Нітрати зазнають впливу переважно від педотурбаційної діяльності амфібій (36,81 % варіабельності ознаки), глибини шару ґрунту (23,81 %) та взаємодії часу та педотурбаційної активності (29,22 %). Серед вказаних факторів для динаміки фосфатів перевагу мають тільки два – педотурбаційна діяльність (54,19 %) та взаємодія часу та педотурбаційної активності (27,87 %).

Вміст калію є чутливим до більшого переліку факторів та їх комбінацій – педотурбаційний вплив (31,10 %), взаємодія часу та педотурбаційної активності (14,75 %), взаємодія педотурбаційної активності та глибини шару ґрунту (19,72 %) та потрійна взаємодія факторів (15,03 %).

Педотурбаційний вплив є найважливішим фактором динаміки едафічних характеристик в умовах експерименту. Цей фактор безпосередньо визначає особливості динаміки майже всіх ознак, за винятком гумусу та обмінного кальцію. Для них вплив ріючої активності амфібій опосередкований через глибину шару ґрунту (гумус) та потрійну взаємодію всіх факторів (обмінний кальцій).

Наступною за рівнем впливу на динаміку едафічних показників у профілі дерново–борового ґрунту арени виступає взаємодія педотурбаційного впливу та глибини ґрунтового шару. Це відображає зміни профільного розподілу вмісту речовин з плином часу. Найбільш суттєвим цей вплив є для гумусу, гумінових кислот, фульвоксилот, гуміну, відношення гумінових та фульвоксилот, калію. На якісному рівні цей вплив виражається у зміні типів профільного розподілу речовин (табл. 6.11).

Таблиця 6.11

**Типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі за
Б. Г. Розановим [69] в умовах експерименту**

Показник	Типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі	
	Контроль	Експеримент
Гумус, %	Регресивно–акумулятивний	Недиференційований
Cg, %	Регресивно–акумулятивний	Недиференційований
Cf, %	Регресивно–акумулятивний	Прогресивно–елювіальний
G, %	Прогресивно–елювіальний	Рівномірно–акумулятивний
C _{гк} /C _{фк}	Акумулятивно–елювіально–елювіальний	Недиференційований
Ca, мг-екв на 100 г	Прогресивно–акумулятивний	Недиференційований
Mg, мг-екв на 100 г	Прогресивно–акумулятивний	Прогресивно–акумулятивний
NO ₃ , мг/100 г	Рівномірно–акумулятивний	Рівномірно–акумулятивний
P ₂ O ₅ , мг/100 г	Недиференційований	Прогресивно–елювіальний
K ₂ O, мг/100 г	Регресивно–акумулятивний	Недиференційований

Головною особливістю такого впливу є зниження різноманіття типів профільного розподілу до переважно недиференційованого, або різних ступнів наближення до такого типу.

Висновки за розділом

1. В умовах арени педотурбаційна активність *Pelobates fuscus* призводить до суттєвих змін профільного розподілу вмісту гумусу. Рік після початку експерименту загальний патерн профільного розподілу стабілізується на рівні, який відповідає контролю, але з тією відмінністю, що в шарах 10–40 см показники вмісту гумусу стають статистично вірогідні більшими за контрольні показники.
2. Переважним механізмом впливу педотурбаційної активності амфібій на динаміку гумусових речовин є саме механічне переміщення, тоді як вплив на динаміку розкладення на якісний склад гумусових речовин в умовах арени знаходиться на другому плані.
3. В контролі та при експериментальному впливі профільний розподіл обмінного кальцію є прогресивно–акумулятивним, а магнію – елювіально–ілювіальним. У результаті експерименту встановлюється рівноважний стан розподілу обмінних кальцію та магнію у профілі ґрунту, який перевищує за абсолютними значеннями розподіл у контролі.
4. У процесі закопування *Pelobates fuscus* відбувається механічне взаємне перенесення ґрунту, та як наслідок – значна трансформація морфологічної організації складення ґрунту та профільного розподілу речовин. Розподіл у профілі нітратів у контролі є прогресивно-акумулятивним.
5. Педотурбаційний вплив є найважливішим фактором динаміки едафічних характеристик в умовах експерименту. Цей фактор безпосередньо визначає особливості динаміки майже всіх ознак, за винятком гумусу та обмінного кальцію. Для них вплив ріючої активності амфібій опосередкований через глибину шару ґрунту (гумус) та потрібну взаємодію всіх факторів (обмінний кальцій).

РОЗДІЛ 7. БАГАТОВИМІРНИЙ ФАКТОРНИЙ АНАЛІЗ ЗООГЕННОЇ ДИНАМІКИ ЕДАФІЧНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ

7.1. Аналіз зоогенної динаміки едафічних властивостей лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах

У попередніх розділах представлені результати експериментального дослідження впливу педотурбаційної активності *Pelobates fuscus* на едафічні властивості. Викладення матеріалу мало характер аналітичного огляду, коли вплив зоогенної педотурбації розглядався окрема для конового едафічного показника. Але очевидно, що процеси, ініційовані риючою діяльністю амфібій у ґрунті, мають складний та цілісний характер. Інакше кажучи, інтегральні процеси трансформації у ґрунтотворних процесів знаходять своє відображення у динаміці окремих показників. Очевидно, що закономірним етапом дослідження є синтез одержаних даних для формування цілісного уявлення про досліджуване явище та процес. Для вирішення цього завдання нами було застосовано багатовимірний факторний аналіз (для того щоб не путати з вітчизняною назвою ANOVA – факторним, або дисперсійним, аналізом).

Зміст багатовимірного факторного аналізу полягає у тому, щоб на основі дослідження варіювання маніфестних вимірюваних змінних визначити властивості схованих, або латентних змінних, які полягають в основі динаміки процесу [49, 68]. Такі змінні називаються факторами. Якщо інформаційну значущість маніфестних змінних неможна порівняти апріорі, то значущість факторів визначають відповідні власні числа, на основі яких можна відібрати певну кількість факторів. При чому ця кількість звичайно менше кількості маніфестних змінних, які застосовані для аналізу. Таким чином відбувається зниження розмірності простору, в якому відображається явище або процес без суттєвої втрати корисної інформації.

Результати багатовимірної факторної аналізу зоогенної динаміки едафічних властивостей лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах наведено в таблиці 7.1.

Таблиця 7.1

Багатовимірний факторний аналіз варіювання едафічних характеристик лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах в умовах експерименту

(наведені статистично вірогідні факторні навантаження)

Показник	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Гумус, %	0,82	-0,25	-0,15
Cg	—	0,94	-0,27
Cf	—	-0,80	-0,58
G	—	—	0,98
C _{гк} /C _{фк}	—	0,96	—
Ca	0,65	0,19	0,22
Mg	0,82	-0,14	0,16
NO ₃ , мг/100 г	0,86	0,20	0,18
P ₂ O ₅ , мг/100 г	0,65	0,44	—
K ₂ O, мг/100 г	0,82	0,38	—
Доля від загальної варіації, %	41,94	24,65	14,27

Встановлено, що простір ознак може бути відображений за допомогою трьох факторів, які разом здатні пояснити 80,66 % загальної дисперсії сукупності ознак. Фактор 1 статистично вірогідно корелює з вмістом гумусу, вмістом обмінних катіонів, та азотом, фосфором та калієм. Цей фактор можна інтерпретувати як родючість ґрунту, пов'язану з вмістом гумусу. Фактор 2 найбільшою мірою чутливий до співвідношення гумусових та фульвокислот, що надає можливість його ідентифікувати як маркер процесу гуміфікації. Фактор 3 найбільшою мірою пов'язаний з гуміном (позитивний знак навантаження) та гуміновими та фульвокислотами (від'ємний знак). Цей фактор можна інтерпретувати як співвідношення між інертним гуміном з одного боку та гуміновими і фульвокислотами – з іншого.

Варіювання ваг факторів протягом експерименту наведено на рисунку 7.1.

Рис. 7.1. Варіювання ваг факторів 1–3 протягом експерименту

Аналіз даних, наведених на рисунку свідчить про те, що фактор 1 відображає скоординовану динаміку едафічних показників, які у ґрунті в не порушеному стані характеризуються регресивно-акумулятивним типом профільного розподілу. До групи цих показників належать гумус, обмінні основи та поживні речовини (N, P, K). Цей фактор відображає головні генетичні особливості лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах, так як морфологічні особливості переважно маркуються кольором, обумовленим профільним розподілом гумусу.

У процесі зоогенної динаміки група цих показників зазнає змін у своєму профільному розподілі, який пов'язаний з вирівнюванням розподілу по профілю. Внаслідок чого, тип профільного розподілу перетворюється на такий, який суттєво наближається до недиференційованого. Важливо відмітити, що стабілізація профільного розподілу відбувається через 6 місяців експерименту.

Також важливо відмітити, що фактор 1 не пов'язаний власне з груповим складом гумусу, тобто вказані перетворення більшою мірою мають механічну природу та не мають суттєвого значення для модифікації якісного аспекту трансформації органічної речовини у ґрунті. Процедура факторного аналізу дозволяє оцінити роль механічного переміщення ґрунту, пов'язаного з фактором 1, як домінуючий механізм впливу зоогенної педотурбації, який пояснює понад 41,94 % варіації сукупності едафічних ознак.

Фактор 2 відображає варіювання едафічних ознак, для профільного розподілу яких у непорушеному стані властивий акумулятивно-елювіально-ілювіальний тип. До цієї групи належать гумінові кислоти, нітрати, фосфор та калій. На першому етапі експерименту відбувається інверсія профільного розподілу вказаної групи речовин. В кінці експерименту профільний розподіл приймає форму, яка може бути описана як рівномірно-акумулятивна. Слід відзначити, що такий тип профільного розподілу є більш вирівняним, ніж тип розподілу у контролі. Також особливістю цього фактору є певна нестабіль-

ність патернів профільного розподілу протягом часу, які більшою мірою мають характер флуктуацій, ніж послідовних поступових змін форми. Очевидно, що мобільність сполук, динаміку яких обіймає фактор 2, призводить до накладення на процес механічного переміщення ґрунту при ритті амфібіями процесів вертикальної міграції під впливом профільного току води у ґрунті. Можна припустити, що очевидно нерівномірний розподіл речовин у контролі, динаміку яких описує фактор 2, обумовлений шаруватістю складення алювіальних ґрунтів. Педотурбація вирівнює неоднорідність фізичних властивостей ґрунту, внаслідок чого пріоритетним стає розподіл речовин під впливом вертикального руху води в профілі ґрунту.

Фактор 3 описує динаміку переважно гуміну, який є нерозчинним компонентом гумусу навіть у лугах. Для алювіальних ґрунтів властиве збільшення цієї групи, так як у процесі перевідкладення гумусованої маси розчинні компоненти гумусу, переважно фульвокислоти, а меншою мірою – гумінові кислоти, вилуговуються. Інертність гуміну має своїми наслідками ту обставину, що після відкладення алювію не відбувається переміщення гуміну в профілі заплавного ґрунту. З цієї причини профільний розподіл гуміну та пов'язаних з ним речовин (деяка компонента обмінних основ, нітрати) характеризуються значною варіабельністю. Профільний розподіл гуміну в ґрунті непорушеного складу можна охарактеризувати як акумулятивно–недиференційований. Можна визнати, що у рамках застосованого плану експерименту, визначити основні закономірності трансформації, обумовлені фактором 3, є проблематичним.

7.2. Аналіз зоогенної динаміки едафічних властивостей дерново-борового ґрунту на арені

Результати багатовимірної факторної аналізу зоогенної динаміки едафічних властивостей дерново–борового ґрунту на арені наведено в таблиці 7.2.

Таблиця 7.2

Багатовимірний факторний аналіз варіювання едафічних характеристик дерново–борового ґрунту на арені в умовах експерименту
(наведені статистично вірогідні факторні навантаження)

Показник	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Гумус, %	–	0,59	0,56
Cg	0,49	0,84	–
Cf	0,76	0,42	–
G	–0,63	–0,72	–
Cгк/Сфк	–	0,81	0,18
Ca	–	0,20	0,84
Mg	0,30	–0,23	0,54
NO ₃ , мг/100 г	0,81	–	0,23
P ₂ O ₅ , мг/100 г	0,90	–	–
K ₂ O, мг/100 г	0,72	0,29	0,32
Доля від загальної варіації, %	48,71	14,73	11,00

Встановлено, що простір ознак може бути відображений за допомогою трьох факторів, які разом здатні пояснити 74,44 % загальної дисперсії сукупності ознак.

Фактор 1 статистично вірогідно корелює з вмістом обмінного магнію, нітратів, фосфору, калію. Він також позитивно корелює з часткою гумінових та фульвоксилот, та від’ємно – з часткою гуміну. Цей фактор можна інтерпретувати як погоджену динаміку маркерів родючості ґрунту.

Фактор 2 найбільшою мірою корелює з вмістом загального гумусу та його фракцій – гумінові та фульвоксилоти, а також співвідношенням цих фракцій. Цей фактор можна інтерпретувати як інтенсивність процесів гуміфікації органічної речовини ґрунту.

Фактор 3 корелює з вмістом гумусу, обмінних основ, нітратів та калію.

Профільний розподіл факторних навантажень протягом експерименту наведено на рисунку 7.2.

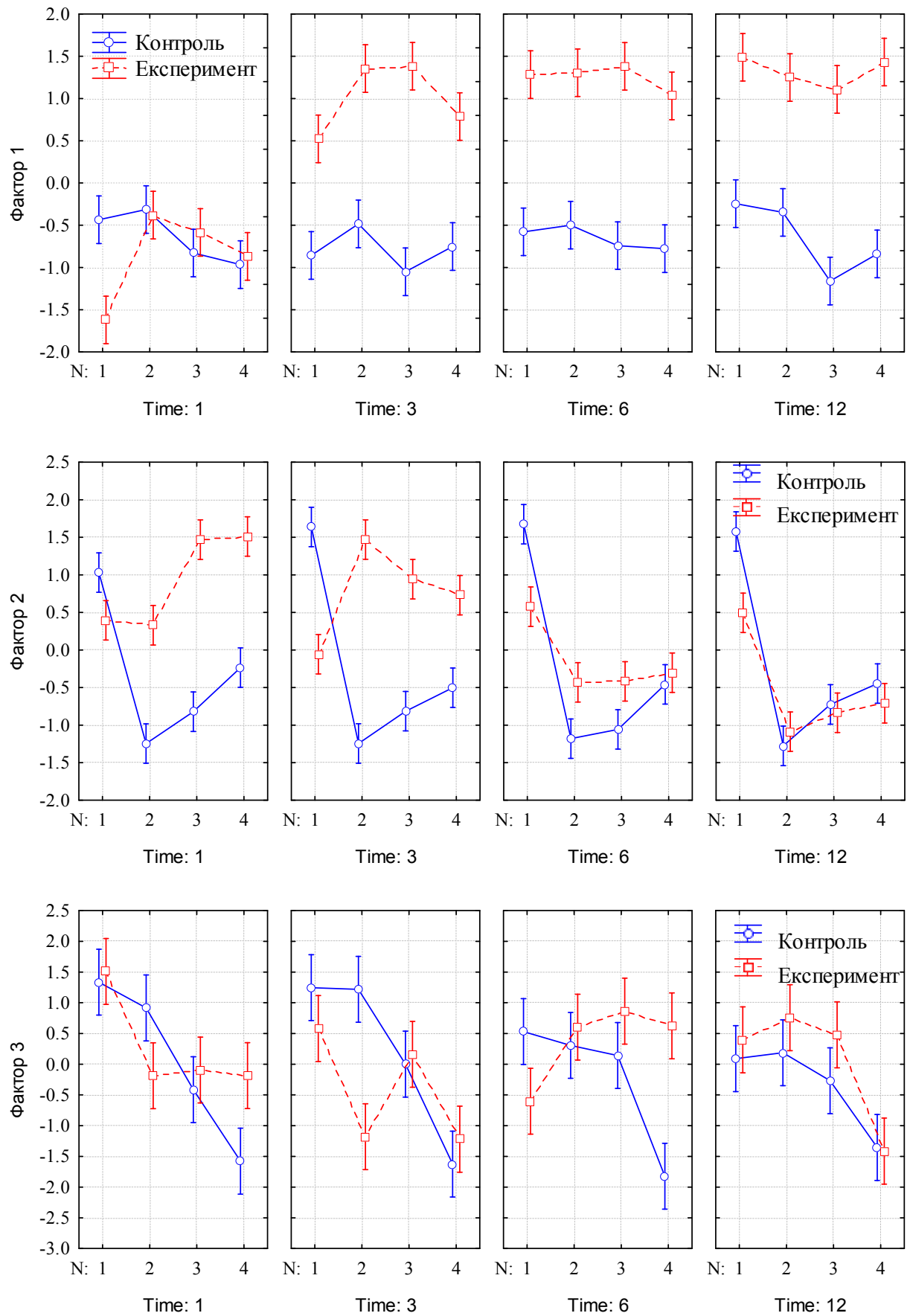


Рис. 7.2. Варіювання ваг факторів 1–3 протягом експерименту

Сукупність едафічних показників, динаміку яких протягом експерименту відображає фактор 1, у ґрунті непорушеного складення характеризуються прогресивно–акумулятивним типом профільного розподілу. У результаті педотурбаційної активності амфібій цей тип розподілу перетворюється на недиференційований. Крім того, відбувається різке підвищення абсолютних значень відповідних показників вже через 3 місяці експерименту. Цей фактор має суттєве значення, так як описує 41,94 % загального варіювання сукупності ознак. Природою цього фактору є механічне переміщення ґрунтової маси у межах профілю, так як цей фактор не корелює з індексом Скг/Сфк, який відображає якісні перетворення у складі гумусу.

Фактор 2 відбиває динаміку едафічних властивостей, які виникають протягом експерименту, але до його кінця ці флуктуації згасають. Слід відзначити, що згасання відбувається вже між 3 та 6 місяцями з початку активного впливу земноводних на ґрунт.

Фактор 3 вказує на типі зоогенної динаміки, який наприкінці експерименту повторює прогресивно–акумулятивний тип розподілу в контрольних умовах з деякою відмінністю в абсолютних значеннях. Цей фактор відбиває рівномірне підвищення таких показників у профілі ґрунту, як відношення гумінових кислот до фульвокислот, обмінних кальцію та магнію, азоту та калію. Очевидно, що фактор 1 відбиває власне педотурбаційну динаміку едафічних властивостей внаслідок риючої діяльності *Pelobates fuscus*, тоді як фактори 2 та 3 відображають наслідки в трансформації ґрунотворних процесів. Три фактори відрізняють три типи динаміки ґрунтових властивостей. Наслідки педотурбаційної діяльності швидко не згасають у часових межах проведеного експерименту та, вірогідно, вони відчутні загалом значний період часу. Умови постановки експерименту дещо фокусують на обмеженому просторі вплив амфібій на ґрунт. Але результати експерименту свідчать про те, що навіть за умов незначних локальних впливів деякі ефекти можуть накопичуватися роками та призводити до підтримання строкатості ґрунтового покриву.

Висновки за розділом

1. Багатовимірний аналіз головних компонент дозволив виявити головні напрямки варіювання едафічних показників під впливом педотурбаційної активності *Pelobates fuscus*. Як в ґрунтах заплави, так і арени, виокремлено три таких трендів, або багатовимірних факторів. Ці фактори мають якісні особливості та певну ритмічність у динаміці процесів.

2. В обох досліджених типах ґрунтів перший фактор, який описує найбільшу частину варіювання ознак, віддзеркалює вплив механічного перерозподілу ґрунтової маси в профілі унаслідок ріючої активності амфібій. В заплаві фактор 1 описує динаміку гумусу, обмінних основ та поживних речовин (N, P, K). На арені фактор 1 можна інтерпретувати як погоджену динаміку маркерів родючості ґрунту – вміст обмінного магнію, нітратів, фосфору, калію. Він також позитивно корелює з часткою гумінових та фульвоксилот, та від’ємно – з часткою гуміну.

3. Педотурбаційна активність амфібій має регулюючий вплив на протікання ґрунтотворних процесів, який виходить за рамки тільки механічного переміщення ґрунту, що відображають фактори 2 та 3. Зміни профільного розподілу концентрацій ґрунтових речовин, модуляція ґрунтових режимів вологи та повітря, призводять до утворення специфічних умов, які не характерні для ґрунту поза межами зоогенних педотурбацій.

ВИСНОВКИ

На основі проведеної роботи переходимо до висновків.

1. У досліджених біогеоценозах центральної заплави та арени долини р. Самара угруповання безхвостих земноводних представлені чотирма видами (*Pelobates fuscus*, *Rana arvalis*, *Bombina bombina* та *Bufo bufo*), серед яких домінантом є *Pelobates fuscus*. Характерною особливістю динаміки угруповань амфібій є інваріантне співвідношення компонентів угруповання: порядок домінування популяцій завжди залишається постійним. Серед досліджених факторів найбільше значення у формуванні різноманіття відіграє фактор сезонності.
2. Парцелярна структура біогеоценозу, сезон та рік визначають разом 9,08 % від загального варіювання ентропії угруповання в центральній заплаві. Сезон та рік, а також їх взаємодія, визначають разом 9,87 % від загального відхилення ентропії угруповання в арені. Серед вказаних факторів найбільше значення у формуванні різноманіття відіграє фактор сезонності, який описує 5,49 % від загального відхилення ентропії в заплаві та 6,16 % – і арені. Встановлено, що варіабельність альфа- та бета-різноманіття обумовлена динамікою чисельності саме багаточисельних видів.
3. Установлено, що угруповання амфібій як цілісна система у межах дослідженого просторового та часового діапазонів в центральній заплаві та на арені характеризується стійкістю за критерієм Мея. На фоні тотальної стійкості угруповання у окремих аспектах поряд з переважанням стійких станів можуть спостерігатися нейтральні або нестійкі стани.
4. Застосування динамічних матриць надає можливості для більш детального дослідження динаміки та стійкості реальних угруповань. Критерії стійкості угруповання за Ляпуновим дозволяють характеризувати угруповання у термінах еластичності, реактивності та якісно визначати коливальну динаміку. За критерієм Ляпунова угруповання амфібій також є глобально стійкими, але окремі стаціонарні стани в часовому або біогеоценотичних аспектах можуть біти нестійкими, або стійкими, але суттєво реактивними.

5. Екологічні наслідки педотурбаційного впливу ріючої діяльності *Pelobates fuscus* мають складну природу. Головним механізмом впливу педотурбацій на динаміку едафічних властивостей, який пояснює 41,94–48,71 % загальної дисперсії, є механічне перемішування ґрунтової маси та вирівнювання профільного розподілу окремих хімічних речовин ґрунту.
6. Педотурбаційна активність амфібій має регулюючий вплив на протікання ґрунотворних процесів, який виходить за рамки тільки механічного переміщення ґрунту. Зміни профільного розподілу концентрацій ґрунтових речовин, модуляція ґрунтових режимів вологи та повітря, призводять до утворення специфічних умов, які не характерні для ґрунту поза межами зоогенних педотурбацій.
7. Ініційована педотурбаціями варіабельність едафічних властивостей складається з компонентів, які відрізняються особливостями динаміки. Динамічні тренди можуть затухати протягом короткого часу (1–3 місяці), середнього часу (3–12 місяців), або не затухати, тобто залишати свій вплив на значний період часу. Наслідки зоогенної динаміки ґрунтових властивостей, які не затухають протягом значного часу, можуть накопичуватися, створюючи значний біогеоценотичний ефект від ріючої діяльності *Pelobates fuscus*.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

Природоохоронним установам, а також установам, які проводять біологічний моніторинг, рекомендується здійснювати моніторинг чисельності та біологічного різноманіття угруповань амфібій в наземних місцеперебуваннях з урахуванням наступних рекомендацій. Кількісні обліки угруповань амфібій здійснювати за допомогою траншейного методу. У національних парках та заповідниках, а також інших об'єктах природно-заповідного фонду, після кількісного обліку тварини повинні повертатися у природу. Для проведення досліджень у галузі оцінки антропогенного впливу тварини, зібрані за допомогою траншейного методу поза межами об'єктів природно-заповідного фонду, можуть використовуватися для проведення морфо-фізіологічних та еко-токсикологічних досліджень.

При інтерпретації результатів моніторингу чисельності угруповань амфібій слід враховувати, що варіабельність чисельності складових угруповання не є надійним маркером стійкості угруповання: стійке угруповання може складатися зі значно варіабельних популяцій, а угруповання, яке втратило властивість стійкості, може тимчасово характеризуватися стабільною динамікою елементів.

Для оцінки стійкості необхідно визнати практичну потребу проведення довгострокових багаторічних моніторингових програм по оцінці стану угруповань тварин, так як обмежені у часі зрізи стану не можуть мати вирішального значення у висвітленні їх стійкості.

Також одержані результати підтверджують роль біогеоценотичного (а у більш широкому сенсі – ландшафтно-екологічного) різноманіття у формуванні властивості стійкості угруповань. Тому охорона біогеоценотичного різноманіття є основою підтримання стійкості угруповань амфібій.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Акимов М. П. Биоморфический метод изучения биоценозов / М. П. Акимов // Бюллетень московского о-ва исп. природы. – Т. LIX (3). – 1954. – С. 27–36.
2. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. - М.: Наука, 1970 - 920 с.
3. Беклемишев В.Н. Методология систематики / В. Н. Беклемишев. – М.: КМК Scientific Press Ltd. – 1994. – 250 с.
4. Белова Н. А. Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1999. – 346 С.
5. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард // Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
6. Бельгард А. Л. Степное лесоведение / А. Л. Бельгард // М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 С.
7. Бобильов Ю. П. Мінливість трофічної ніши популяцій безхвостих амфібій / Ю. П. Бобильов // ZOOCENOSIS–2009. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах V Міжнародна наукова конференція. Україна, Дніпропетровськ, ДНУ, 2009. – С. 261-262.
8. Бобылев Ю. П. Кадастровая характеристика герпетофауны центрального степного Приднестровья / Ю. П. Бобылев // Всесоюзн. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. Тез. докл. – Уфа, 1989. – С. 261–263.
9. Бобылев Ю. П. Репродуктивные особенности бесхвостых амфибий техногенных ландшафтов степного Приднестровья. / Ю. П. Бобылев // Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции (Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.). 1985. – Ленинград: Наука. – С. 30–31.
10. Бобылев Ю. П. Структура и форма взаимосвязей популяций амфибий со средой обитания / Ю. П. Бобылев, О. С. Аврамова // Структурно-

- функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов. Тез. докл. итогов. науч. конф. – Д.: ДГУ, 1978. – С. 8.
11. Булахов В. Питание и трофическая роль земноводных в степных лесах Украины / В. Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства – К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. – С. 32–35.
 12. Булахов В. Л. Фауна позвоночных животных как структурный компонент лесных биогеоценозов степной зоны Украины / В. Л. Булахов // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Д.: ДГУ, 1980. – С. 11–14.
 13. Булахов В. Л. Роющие земноводные как естественные экологические факторы формирования физических свойств почв в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В.Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Экология и биология почв: Мат. межд. научн. конф. – Ростов–на Дону, 2005. – С. 73– 74.
 14. Булахов В. Л. Формирование фауны и роль земноводных на участках лесной рекультивации шахтных отвалов Западного Донбасса / В.Л. Булахов, В.Я. Гассо, Н.Л. Губанова // Материалы V международной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах». – Д.: Лира, 2009. – С.265– 266.
 15. Булахов В. Л. Закономерности распределения позвоночных животных в лесных биогеоценозах днепровских водохранилищ степной зоны СССР / В. Л. Булахов, О. М. Мясоедова // Изв. Днепроп. отдела географ. о-ва Украины. – Д., 1973. Вып. 3 – С. 39–53.
 16. Булахов В. Л. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Земноводні та плазуни (Amphibia et Reptilia) / В. Л. Булахов, В. Я. Гас-со, О. Є. Пахомов. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2007. – 420 с.
 17. Булахов В. Л. Значение биоразнообразия в становлении экологической устойчивости и функционировании экосистем / В.Л. Булахов, И.Г. Емельянов, А.Е. Пахомов // Материалы 2 международной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах». – Д.: ДНУ, 2003. – С. 3-5

18. Булахов В. Л. К методике изучения пластических экстерьерных признаков у наземных позвоночных // Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины. – К.: Наук. думка, 1969. – С. 19–21.
19. Булахов В. Л. Математическое моделирование зависимости плотности населения амфибий от биогеоценотических факторов экстразональных лесных экосистем / В. Л. Булахов, И. В. Алексахин // Проблемы экологии Прибайкалья. – Иркутск: Иркутск. ун – т, 1982. Ч. 1. – С. 9–10.
20. Булахов В. Л., Константинова Н. Ф. О закономерностях распределения амфибий и рептилий лесов Приорелья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1975. Вып. 5. – С. 211–216.
21. Булахов В. Л., Константинова Н. Ф. О суточной активности *Pelobates fuscus* в условиях Центральной поймы лесов Присамарья // Некоторые актуальные вопросы современного естествознания. – Д.: ДГУ, 1971. – С. 133–135.
22. Булахов В. Л., Константинова Н. Ф. Характеристика структуры популяций чесночницы обыкновенной в условиях лесов Присамарья // Вопр. степ. лесовед.: тр. Комплексной экспедиции ДГУ. – Д.: ДГУ, 1973. Вып. 4. – С. 151–157.
23. Булахов В. Л., Пахомов О. Є. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia). – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2006. – 356 с.
24. Булахов В. Л. Энергетический баланс земноводных лесных экосистем центрально-степного Приднепровья / В. Л. Булахов, Н. Л. Губанова // Матеріали другої Всеукраїнської науково–прак. Конф. "Україна наукова". – Д.: Наука і освіта, 2002 – т. 11. – С. 36–37.
25. Булахов В. Л. Роль земноводных в охране защитных лесных насаждений в условиях интенсивного пресса в промышленном степном Приднепровье / В. Л. Булахов, Н. Л. Губанова // Мат–лы Международ. научно–прак. конф. "Актуальные проблемы экологии". – Караганда: КарГУ. – т. 2002. – С. 64–67.

26. Булахов В.Л. Масштабы роющей деятельности земноводных – почвороев в степных лесах Приднестровья / В.Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Чтения памяти А.А.Браунера. – Одесса: Астропринт, 2003. – С. 160–161.
27. Булахов В.Л. Организация заповедных территорий для сохранения важнейших функциональных групп позвоночных в условиях усиленного техногенного пресса / В.Л. Булахов, А.Пахомов, А.А. Рева, Н.Л. Губанова // Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины, их изучение и охрана. Материалы научно – практической конференции, посвященной 80-летию Крымского природного заповедника. – Алушта, 2003. – с. 9– 11.
28. Булахов В.Л. О необходимости смены устоявшейся парадигмы в формировании природного заповедного пространства в условиях смены собственности и интенсивного пресса антропогенеза в решении глобальных проблем биоэтики./ В.Л. Булахов, А.Пахомов, А.А. Рева, Н.Л. Губанова // Глобальна біоетика: сучасні вимири, проблеми, рішення. Мат. III міжнародного симпозіум з біоетики. Київ: Сфера, 2004. – с. 40 –41.
29. Булахов В.Л. Закономірності біогеоценотичного розподілу ріючої форми земноводних – часникової жаби (*Pelobates fuscus* L.) в лісових біогеоценозах Присамар'я / В.Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Сучасні проблеми зоологічної науки: мат. Всеукр. наук. конференції “Наукові питання, присв. 170 річчю заснування кафедри зоолгії та 100 – річчю з дня народження проф. О.Б. Кістяковського. – Київ: КНУ. – 2004. — с. 22–24.
30. Булахов В. Л., Пахомов О. Є. Функціональна зоологія. – Д.: Вид-во ДНУ, 2010. – 392 с.
31. Быков Б.А. Экологический словарь / Б.А. Быков – Алма-Ата: Наука. – 1983. –216 с.
32. Гончарова В. П. Об амфибиях и рептилиях Самарского леса / В. П. Гончарова // Материалы к науч. конф. ДГУ. – Д.: ДГУ, 1961. – С. 59.

33. Губанова Н. Л. Вплив риучої діяльності часникової жаби на фізичні властивості ґрунту / Н.Л. Губанова // Вісник Дніпропетровського національного університету. – 2005. – Вип. 13 (3/1). – С. 36–40.
34. Губанова Н. Л. Динаміка чисельності популяцій амфібій у посушливий період / Н.Л. Губанова // Вісник Дніпропетровського національного університету. – 2005. – Вип. 13 (3/2). – С. 60–64.
35. Губанова Н. Л. Вплив екскреторної діяльності часникової жаби (*Pelobates fuscus*) на кількісний вміст комплексу NPK в ґрунтах степових лісів Придніпров'я / Н.Л. Губанова // Науковий вісник Чернівецького національного університету. – 2005. – Вип. 252. – С. 48–52.
36. Губанова Н. Л. Значение роющей деятельности амфибий в биоремедиации загрязненных почв / Н.Л. Губанова/ Матеріали Першої конференції Українського Герпетологічного Товариства – К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. – С. 44–46.
37. Губанова Н.Л. Вплив амфібій на вміст NPK в умовах степового Придніпров'я / Н.Л. Губанова // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д.: ДНУ, 2004. – Вип. 8 (33). – С. 85-91.
38. Губанова Н.Л. Методика абсолютного обліку риучих форм земноводних / Н.Л. Губанова // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗНУ. – 2014. – Вип. 19, № 2. – С. 174–183
39. Губанова Н.Л. Пространственная структура бесхвостых земноводных в различных экосистемах степной зоны Приднепровья / Н.Л. Губанова, В. Л.Булахов // Чтения памяти А.А.Браунера. – Одесса: Астропринт, 2003. – С. 162–163.
40. Губанова Н.Л. Влияние земноводных на химические свойства почв и их функциональное значение в лесных экосистемах Присамарья / Н.Л. Губанова / II Международная научная конференция «Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах». – Д.: ДНУ, 2003, 28–31 октября. – С. 199–200.

41. Губанова Н.Л. Роль земноводных в формировании экосистем центрально–степного Приднепровья / Н.Л. Губанова // Матеріали Всеукраїнської науково–практичної конференції “Біологічні основи охорони природи та раціонального використання тваринного світу”. Дніпропетровськ, 2003. – С. 8.
42. Ермохин М. В. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица / М. В. Ермохин, В. Г. Табачишин, Г. А. Иванов, Д. С. Богословский // Современная герпетология. – 2013. – Том 13, вып. 1/2. – С. 22 – 26.
43. 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.
44. 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.
45. Жуков А. В. Биоразнообразие и устойчивость в пространстве почвенной мезофауны // Экология и ноосферология. – 2005. – Т. 16, №3–4. – С. 165–177.
46. Жуков А. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (*Lumbricidae*): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах // Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с.
47. Жуков О. В. Динамічна стійкість угруповання земноводних короткозаплавних лісових екосистем / О. В. Жуков, Н. Л. Губанова // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2015. – Вип. 23, т. 1. – С. 66–73.
48. Жуков О. В. Різноманіття та динаміка угруповань земноводних заплавних екосистем р. Самара-Дніпровська / О. В. Жуков, Н. Л. Губанова // Вісник

Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2015. – Вип. 23, т. 1. – С. 66–73.

49. Ким Д. О., Мьюлер Ч. У. Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы / Д. О. Ким, Ч. У. Мьюлер // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. – 1989. – С. 5-77

50. Коновалова Т. М. Трехмерная структура почвы в области пороя слепыша (*Spalax microphthalmus*) // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 2. – С. 71–75.

51. Константинова Н. Ф. О видовом составе и распределении амфибий в лесных биогеоценозах Присамарья / Н. Ф. Константинова // Вопросы степного лесоведения. – Д.: ДГУ. Вып. 4, 1973 – С. 158–160.

52. Константинова Н. Ф. Характеристика питания амфибий Присамарья / Н. Ф. Константинова // Вопросы степного лесоведения. – Д.: ДГУ, 1972. Вып. 3. – С. 132–142.

53. Кравченко М.А., Шабанов Д.А. Уровни биоразнообразия *Pelophylax esculentus* complex / М.А. Кравченко, Д.А. Шабанов // Биоразнообразие и устойчивое развитие. Тезисы Междунар. научно-практ. конф. – Симферополь: КНЦ, 2010. – С.68-71

54. Марченковская А.А. Анализ некоторых биохимических показателей в организмах водных видов амфибий из биотопов Днепровско-Орельского природного заповідника / А.А. Марченковская // Вісник ДНУ. Біологія Екологія. Вип. , том . – 2004 . С. 154–161.

55. Марченковская А.А. Влияние гидротехнических сооружений на биохимические параметры наземных видов амфибий Приднепровского региона / А.А. Марченковская // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона//Межведомственный сборник научных работ. Вып. 6, Донецк ДонНУ, 2006, С. 136–139.

56. Марченковская А.А. Состояние популяций водных амфибий Днепровско-Орельского природного заповідника // Вісник ДНУ. Біологія Екологія. Вип. 11, том 1. – 2003. – С. 183–188.

57. Марченковская А.А. Сравнительный анализ морфофизиологических показателей бесхвостых видов амфибий из разных по степени техногенного влияния зон обитания / А.А. Марченковская, А.Н. Мисюра // Вісник ДНУ. Біологія Екологія. Вип. 13, том 1. – 2005. – С. 150–158.
58. Марченковская А.А. Характеристика некоторых экологических показателей представителей батрахофауны в условиях города / А.А. Марченковская, А.Н. Мисюра // Вісник ДНУ. Біологія Екологія. Вип. , том 1. – 2004. – С. 93–100.
59. Марченковська О. О., Гассо В. Я., Місюра А. М., Загубіженко Н. І., Жуков О. В., Кульбачко Ю. Л. Різноманітні групи тварин як біоіндикатори забруднення природного середовища важкими металами // Наук. Вісн. Укр. держ. лісотехніч. ун-ту. – Львів. – 1999. – Вип. 9–11. – С. 76–79.
60. Михайловский Г. Е. Описание и оценка состояния планктонных сообществ / Г. Е. Михайловский. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
61. Михайловский Г. Е. Описание и оценка состояния планктонних сообществ / Г. Е. Михайловский // М.: Наука. – 214 с.
62. Пахомов А. Е., Жуков А. В. Положительное и отрицательное влияние экологического инжиниринга: сравнение парадигм // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – Д. – Сер. Біологія. Екологія. – 2004. – № 1. – С. 141–146.
63. Пахомов А. Е., Жуков А. В. Формирование почвенной мезофауны под влиянием педотурбационной активности микромаммалей // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Д. – 1998. – Вып. 4. – С. 72–77.
64. Пахомов А. Е., Коновалова Т. М., Жуков А. В. ГИС-подход для оценки изменчивости электропроводности почвы под влиянием педотурбационной активности слепыша (*Spalax microphthalmus*) // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2010. – Вип. 18, т. 1. – С. 58–66.
65. Пахомов А.Е. Использование средообразующей деятельности позвоночных в биологической рекультивации техногенных ландшафтов / А.Е. Пахомов, В.Л. Булахов, А.А. Рева, Н.Л. Губанова // Матеріали Міжнародної на-

- уково–практ. конф., 2–4 червня, 2003 р. Дніпропетровськ–Орджонікідзе. – Д., 2003. – С. 133–134.
66. Пахомов О. Є., Кунах О. М. Функціональне різноманіття ґрунтової мезофауни заплавних степових лісів в умовах штучного забруднення середовища. – Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 324 С.
67. Писанец Е. М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). / Е. М. Писанец – Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины, 2007. – 312 с.
68. Пузаченко Ю. Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях / Ю. Г. Пузаченко. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 416 с.
69. Розанов Б.Г. Морфология почв / Б.Г. Розанов // М.: Академический Проект, 2004. – 432 с.
70. Стаховский В. В. Некоторые данные о наземных позвоночных долины р. Орели (приток Днепра) / В. В. Стаховский, М. Е. Писарева // Науч. зап. сб. автореф. – Д.: Ремеслен. училище, 1948. Т. 30. – С. 71–73.
71. Стаховский В. В. Фауна наземных позвоночных Днепропетровщины и перспективы ее обогащения / В. В. Стаховский. Автореф дис. канд. биол. наук. – Д.: ДГУ, 1929. – 30 с.
72. Стрижак О. В. Еколого-мікроморфологічна характеристика аренних боорвих біогеоценозів р. Самари / О. В. Стрижак // Екологія та ноосферологія. – 2012. Т. 23, № 3–4. – С. 37–48.
73. Сукачев В. Н. Основы понятия лесной биogeоценологии // Основы лесной биogeоценологии. – Сб. науч. тр. – М., 1964. – С. 5–50.
74. Сумароков А. М. Обоснование восстановления экологического потенциала агробиоценозов при уменьшении пестицидных нагрузок в Украине / А. М. Сумароков, А. В. Жуков // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. 2006 (2007). – Т. 14, вып. 1–2. – С. 145–154.
75. Тиунов А. В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты: Автореф. дис. ... д-

- ра биол. наук: 03.00.16 / Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. – М., 2007. – 44 с.
76. Травлеев А. П. К вопросу о биогеоценотическом формировании фауны позвоночных в искусственных лесах степной зоны Украины / А. П. Травлеев, В. Л. Булахов // Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины. – К.: Наук. думка, 1969. – С. 115–116.
77. Травлеєв А. П. Про взаємовідношення рослинності та гігروتопів з комплексами хребетних тварин в лісових біогеоценозах Присамар'я / А. П. Травлеєв, В. Л. Булахов // 6-й з'їзд укр. бот. т-ва. – К.: Наук. думка, 1977. – С. 324–325.
78. Шибанін В.С. Аналіз структури популяцій / В.С. Шибанін, С.С. Крамаренко, В.М. Ганганов. – Миколаїв, 2008. – 232 с.
79. Царик Й. Самовідновлення популяцій за різних умов їхнього росту // Вісник Львівського університету. Сер. Біологія. – 2010., вип. 53. – С. 94-99
80. Цветкова Н. Н. Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Д.: Ліра, 2013. – 238 с.
81. Alcamo J. 2007: Europe. Climate Change / J. Alcamo, J.M. Moreno, B. Novak, M. Bindi et al. // Europe Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., Hanson, C.E., (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. – 2007. – P. 541–580.
82. Alford R.A. 1999. Ecology: resource use, competition, and predation. Pp. 189–214 // Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. McDiarmid, R.W., and R. Altig (Eds). The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
83. Alford R.A. H.M. Wilbur 1985. Priority effects in experimental pond communities: competition between Bufo and Rana. Ecology 66:1097–1105.

84. Alford R.A. Global amphibian declines: a problem in applied ecology / R.A. Alford, S.J. Richards // *Annual Review of Ecology and Systematic*. – 1999. – Vol. 30. – P. 133–165.
85. Akulenko, N., 2009. Is it possible to use the peripheral blood of amphibians to determine the degree of anthropogenic pollution? *Zoocenosis* — 2011, 237-239.
86. Armstrong R. A. The effects of connectivity on community stability / R. A. Armstrong // *American Naturalist*. – 1982. – Vol. 120. – P. 391–402.
87. Asara Ö., Ilkb O., Dage O. Estimating Box-Cox power transformation parameter via goodness of fit tests. *Communications in Statistics - Simulation and Computation*. 2015. DOI:10.1080/03610918.2014.957839
88. Babbitt K.J. 2001. Behaviour and growth of Southern Leopard Frog (*Rana sphenoccephala*) tadpoles: effects of food and predation risk. *Canadian Journal of Zoology* 79:809–814.
89. Babbitt K.J. and W.E. Meshaka. 2000. Benefits of eating conspecifics: effects of background diet on survival and metamorphosis in the Cuban Treefrog (*Osteopilus septentrionalis*). *Copeia*:469–474.
90. Babbitt K.J. M.J. Baber and T.L. Tarr. 2003. Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal of Zoology* 81:1539–1552.
91. Baber M.J. and K.J. Babbitt. 2003. The relative impacts of native and introduced predatory fish on a temporary wetland tadpole assemblage. *Oecologia* 136:289–295.
92. Baillie J.E.M. *Evolution Lost: Status and Trends of the World's Vertebrates* / J.E.M. Baillie, J. Griffiths, S.T. Turvey, J. Loh, B. Collen. – Zoological Society of London. United Kingdom. – 2010. – 72 p.
93. Balvanera P. A.B. Pfisterer N. Buchmann J.-S. He T. Nakashizuka D. Raffaelli and B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146–1156.

94. Bannon A.W. K.L. Gunther and M.W. Decker. 1995. Is epibatidine really analgesic? Dissociation of the activity, temperature, and analgesic effects of ($\pm$)-epibatidine. *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 51:693–698.
95. Barnosky A.D. N. Matzke S. Tomiya G.O.U. Wogan B. Swartz T.B. Quental C. Marshall J.L. McGuire E.L. Lindsey K.C. Maguire et al. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51–57.
96. Beard K.H. A.K. Eschtruth K.A. Vogt D.J. Vogt and F.N. Scatena. 2003. The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem processes at two scales in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 19:607–617.
97. Beard K.H. K.A. Vogt and A. Kulmatiski. 2002. Topdown effects of a terrestrial frog on forest nutrient dynamics. *Oecologia* 133:583–593.
98. Beddington J. R. Concepts of stability and resilience in predator–prey models / J. R. Beddington, C. A. Free, J. H. Lawton // *Journal of Animal Ecology*. – 1976. – № 45. – P. 791–816.
99. Beebee T. J. C. Discriminant analysis of amphibian habitat determinants in south-east England / T. J. C. Beebee // *Amphib.-Reptilia*. – 1985. – Vol. 6. – P. 35–43.
100. Bengtsson J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10:191–199.
101. Bengtsson J. and M.P. Berg. 2005. Variability in soil food web structure across time and space. Pp. 201–210 In *Dynamic Food Webs: Multispecies Assemblages, Ecosystem Development, and Environmental Change*. de Ruiter, P.C., V. Wolters, and J.C. Moore (Eds.). Academic Press, Boston, Massachusetts, USA.
102. Berger W. H. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments / W. H. Berger, F. L. Parker // *Science*. – 1970. – № 168. – P. 1345–1347.
103. Berglund B. The spadefoot toad 1993–1996 / B. Berglund // *Lansstyrelsen i Skanelan Miljoenheten, Meddelande nr.* – 1998. – Vol. 98. 9.

104. Blab J. Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien (Biology, ecology and protection of amphibians) / J. Blab // Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. Bonn: Kilda Verlag. – 1986. – H. 18. S. 1 – 150.
105. Blaustein L. and J. Margalit. 1994. Mosquito larvae (*Culiseta longiareolata*) prey upon and compete with toad tadpoles (*Bufo viridis*). *Journal of Animal Ecology* 63:841–850.
106. Blaustein L. and J. Margalit. 1996. Priority effects in temporary pools: nature and outcome of mosquito larva-toad tadpole interactions depend on order of entrance. *Journal of Animal Ecology* 65:77–84.
107. Blaustein L. M. Kiflawi A. Eitam M. Mangel and J. Cohen. 2004. Oviposition habitat selection in response to risk of predation in temporary pools: mode of detection and consistency across experimental venue. *Oecologia* 138:300–305.
108. Blaustein A. R. Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions / A. R. Blaustein, D. W. Wake, W. P. Sousa // *Conserv. Biol.* – 1994. – 8. – P. 60–71.
109. Blaustein A.R. Amphibian population declines: evolutionary considerations / A.R. Blaustein, B.A. Bancroft // *BioScience*. – 2007. – Vol. 57. – P. 437–444.
110. Blaustein A.R. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations / A.R. Blaustein, J.M. Kiesecker // *Ecology Letters*. – 2002. – Vol. 5. – P. 597–608.
111. Blaustein A.R. The complexity of deformed amphibians / A.R. Blaustein, P.T.J. Johnson // *Frontiers in Ecology and Environment*. – 2003. – Vol. 1. – P. 87–94.
112. Bouche M. B. Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes. // Kilbertus, G., Reisinger, O., Mourey, A., Cancela da Fonseca, J.A. (Eds.), *Humification et Biodegradation*. – Pierron, Sarreguemines, 1975. – P. 157–168.
113. Boyce S. J.K. Webb S.L. Shephard M.G.N. Russell R.G. Hill and N.M.J. Rupniak. 2000. Analgesic and toxic effects of ABT-594 resemble epibatidine and nicotine in rats. *Pain* 85:443–450.

114. Briggs L. Comparable demography among populations of the fire-bellied toad (*Bombina bombina* L.) in Denmark / L. Briggs // Abstr. 2nd World Congr. Herpetol. (Adelaide, 29 December 1993 — 6 January 1994). – 1994. – P. 40.
115. Brodman R. and R. Dorton. 2006. The effectiveness of pond-breeding salamanders as agents of larval mosquito control. *Journal of Freshwater Ecology* 21:467–474.
116. Brouwer R. et al. (2013). A synthesis of approaches to assess and value ecosystem services in the EU in the context of TEEB. University Amsterdam Institute for Environmental Studies
117. Brown J.H. and D.W. Davidson. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196:880–882.
118. Bulakhov V. L. Role of vertebrates in rehabilitation forests in steppe zone under strong industrial pollution / V. L. Bulakhov, A. E. Pakhomov, A. A. Reva, N. L. Gubanov // Proceeding of the XIX th international congress of zoology – Beijing, China, 2005. – P. 508.
119. Bulakhov, V. L. Amphibians and reptiles as structural and functional constituent of forests in steppe Ukraine / V.L. Bulakhov, V. Y. Gasso, N. L. Gubanov // *Societas Europae Herpetologica (SEN)*, Abstracts 13th Ordinary General Meeting, Bonn, Germany. P. 35.
120. Burger J. W. Arizabal and M. Gochfeld. 2002. Nesting behavior of a Gladiator Frog *Hyla boans* in Peru. *Journal of Herpetology* 36:640–648.
121. Burton T.M. and G.E. Likens. 1975 Energy flow and nutrient cycling in salamander populations in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Ecology* 56:1068–1080.
122. Burton T.M. and G.E. Likens. 1975. Salamander populations and biomass in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Copeia* 1975:541–546.
123. Calvet X. and F. Gomollón. 2005. What is potent acid inhibition, and how can it be achieved? *Drugs* 65:13– 23.

124. Cardinale B.J. D.S. Srivastava J. Emmett Duffy J.P. Wright A.L. Downing M. Sankaran and C. Jouseau. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443:989–992.
125. Carlson A. Extinction dynamics and the regional persistence of a tree frog metapopulation / A. Carlson, P. Edenhamn // *Proc. R. Soc. Lond.* – 2000. – B 267. – P. 1311–1313.
126. Carpenter S. R. Resilience and resistance of alake phosphorus cycle before and after a food web manipulation / S. R. Carpenter, C. E. Kraft, R. Wright, X. He, P. A. Soranno, J. R. Hodgson // *American Naturalist*. – 1992. – № 140. – P. 781–798.
127. Casper G.S. 2005. *Plethodon cinereus* (Green, 1818) Eastern Red-backed Salamander. Pp. 796–800 // *Amphibian Declines: The Conservation Status of United States Species*. Lannoo, M. (Ed.). University of California Press, Berkeley, California, USA. Chalcraft, D.R., and W.J. Resetarits. 2003. Predator identity and ecological impacts: functional redundancy or functional diversity? *Ecology* 84:2407–2418.
128. Changgeng Q. L. Tongchuan T.Y. Shen L. LibertineGarahan J. Eckman T. Biftu and S. Ip. 1993. Epibatidine is a nicotinic analgesic. *European Journal of Pharmacology* 250:R13–R14. Clark, A.M. 1996. Natural products as a resource for new drugs. *Pharmaceutical Research* 13:1133–1141.
129. Chen X., Cohen J. Transient dynamic and food-web complexity in the Lotka–Volterra cascade model // *Proc. R. Soc. London*. – 2001. – № 268. – P. 869–867.
130. Clark V.C. C.J. Raxworthy V. Rakotomalala P. Sierwald B.L. Fisher and J. Meinwald. 2005. Convergent evolution of chemical defense in poison frogs and arthropod prey between Madagascar and the neotropics // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:11617– 11622.
131. Collins J.P. and M.L. Crump. 2009. *Extinction in Our Times: Global Amphibian Decline*. Oxford University Press, New York, New York, USA.

132. Collins J.P. Global amphibian declines: sorting the hypotheses / J.P. Collins, A. Storfer // *Diversity and Distributions*. 2003. – Vol. 9. – P. 89–98.
133. Connelly S. C. Pringle R. Bixby R. Brenes M. Whiles K. Lips S. Kilham and A. Huryn. 2008. Changes in stream primary producer communities resulting from large-scale catastrophic amphibian declines: can small-scale experiments predict effects of tadpole loss? *Ecosystems* 11:1262–1276.
134. Connelly S. C.M. Pringle M.R. Whiles K.R. Lips S. Kilham and R. Brenes. 2011. Do tadpoles affect leaf decomposition in neotropical streams? *Freshwater Biology* 56:1863–1875.
135. Corbett K. Conservation of European reptiles and amphibians / Corbett, K.. – Christopher Helm, London. – 1989.
136. Cottingham K. L. Predictive indices of ecosystem resilience in models of north temperate lakes / K. L. Cottingham, S. R. Carpenter // *Ecology*. – 1994. – Vol. 75. – P. 2127–2138.
137. Crawford, A., 2012. DNA barcoding applied to ex situ tropical amphibian conservation programme reveals cryptic diversity in captive populations. *Molecular Ecology Resources*, 1–14.
138. D'Amen M. Studio degli effetti delle emissioni naturali del gas radon su *Triturus carnifex* (Amphibia, Salamandridae): un approccio multidisciplinare / M. D'Amen, D. Salvi, A. Antoccia, P. Bombi et al. // *Herpetologia sardiniae*. – 2008. – P. 180–183.
139. Daily G.C. S. Alexander P.R. Ehrlich L. Goulder J. Lubchenco P.A. Matson H.A. Mooney S. Postel S.H. Schneider D. Tilman et al. 1997. Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology* 2:1–16.
140. Daily G. C. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems* / G. C. Daily. – Island Press, Washington. – 1997. – 392 p.
141. de Jong, Y. et al. (2014) Fauna Europaea – all European animal species on the web // *Biodiversity Data Journal* 2: e4034. doi: 10.3897/BDJ.2.e4034.

142. DeAngelis D. L. Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience / D. L. DeAngelis // *Ecology*. – 1980. – № 61. – P. 764–771.
143. DeAngelis D. L. Nutrient dynamics and food-web stability/ D. L. DeAngelis, P. J. Mulholland, A. V. Palumbo, A. D. Steinman, M. A. Huston, J. W. Elwood // *Annual Reviews of Ecology and Systematics*. – 1989. – Vol. 20. – P. 71–95.
144. De'ath, G. MDM: Multinomial Diversity Model. R package version 1.1. 2011.
145. DeForest J.L. D.R. Zak K.S. Pregitzer and A.J. Burton. 2004. Atmospheric nitrate deposition, microbial community composition, and enzyme activity in northern hardwood forests. *Soil Science Society of America Journal* 68:132–138.
146. DeGraaf R.M. 1991. *The Book of the Toad*. Park Street Press, Rochester, Vermont, USA. Deyrup, M., L.
147. Deyrup and J. Carrel. 2013. Ant species in the diet of a Florida population of Eastern Narrowmouthed Toads, *Gastrophryne carolinensis*. *Southeastern Naturalist* 12:367–378.
148. Diaz S. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes / S. Diaz, M. Cabido // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2001. – Vol. 16. – P. 646–655.
149. Dickman M. 1968. The effect of grazing by tadpoles on the structure of a periphyton community. *Ecology* 49:1188–1190.
150. Duellman W.E. and L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
151. DuRant S.E. and W.A. Hopkins. 2008. Amphibian predation on larval mosquitoes. *Canadian Journal of Zoology* 86:1159–1164.
152. Earl J.E. and R. Semlitsch. 2012. Reciprocal subsidies in ponds: does leaf input increase frog biomass export? *Oecologia* 170:1077–1087.
153. Earl J.E. T.M. Luhring B.K. Williams and R.D. Semlitsch. 2011. Biomass export of salamanders and anurans from ponds is affected differentially by changes in canopy cover. *Freshwater Biology* 56:2473–2482.

154. Ecosystem services, agriculture and neonicotinoids. EASAC policy report 26. April 2015. ISBN: 978-3-8047-3437-1.
155. Fahrig L. Effects of road traffic on amphibian density / L. Fahrig // *Biol. Conserv.* – 1995. – Vol.73. – P. 177–182.
156. Fialho R.F. 1990. Seed dispersal by a lizard and a treefrog—effect of dispersal site on seed survivorship. *Biotropica* 22:423–424.
157. Fisher M. D. Huangfu T.Y. Shen and P.G. Guyenet. 1994. Epibatidine, an alkaloid from the poison frog *Epipedobates tricolor*, is a powerful ganglionic depolarizing agent. *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics* 270:702–707.
158. Fitzpatrick B.M. K. Shook and R.D.O. Izally. 2009. Frequency-dependent selection by wild birds promotes polymorphism in model salamanders. *BMC Ecology* 9:12.
159. Foden, W.B. Species susceptibility to climate change impacts / W.B. Foden, G.M. Mace, J.-C. Vie, A. Angulo et al. // Vie, J.-C., Hilton-Taylor, C., Stuart, S.N. (eds), *The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN Gland, Switzerland. – 2008. – 12 P.
160. Fog K. A survey of the results of pond projects for rare amphibians in Denmark / K. Fog // *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* – 1997. – Vol. 73. – P. 91–100.
161. Folgarait P. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7:1221–1244.
162. Frank D.A. 2008. Evidence for top predator control of a grazing ecosystem. *Oikos* 117:1718–1724.
163. Gallai N. et al. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68, 810–821.
164. Garner T. I. Stephen E. Wombwell and M. Fisher. 2009. The amphibian trade: bans or best practice? *EcoHealth* 6:148–151.
165. Gaston K. J. Global patterns in biodiversity / K. J. Gaston // *Nature*. – 2000. – № 405. – P. 220–227.

166. Gaston K. J. What is biodiversity? // Gaston K.J. (ed.), *Biodiversity: A Biology of Numbers and Differences*. – London, UK: Blackwell Science Ltd, 1996. – P. 1–9.
167. Gibbons J.W. 2003. Societal values and attitudes: Their history and sociological influences on amphibian conservation problems. Pp. 214–227 // *Amphibian Conservation*. Semlitsch, R.D. (Ed.). Smithsonian Institute, Washington, D.C., USA.
168. Gibbons J.W. C.T. Winne D.E. Scott J.D. Willson X. Glaudas K.M. Andrews B.D. Todd L.A. Fedewa L. Wilkinson R.N. Tsaliagos et al. 2006. Remarkable amphibian biomass and abundance in an isolated wetland: implications for wetland conservation. *Conservation Biology* 20:1457–1465.
169. Gill D.E. 1978. The metapopulation ecology of the Redspotted Newt, *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecological Monographs* 48:145–166.
170. Grahame K. 2012. *The Wind in the Willows*. 3rd Edition. Sterling Children's Books, New York, New York, USA.
171. Gratwicke B. M.J. Evans P.T. Jenkins M.D. Kusrini R.D. Moore J. Sevin and D.E. Wildt. 2009. Is the international frog legs trade a potential vector for deadly amphibian pathogens? *Frontiers in Ecology and the Environment* 8:438–442.
172. Greig H.S. P. Kratina P.L. Thompson W.J. Palen J.S. Richardson and J.B. Shurin. 2012. Warming, eutrophication, and predator loss amplify subsidies between aquatic and terrestrial ecosystems. *Global Change Biology* 18:504–514.
173. Hairston N.G. Sr. 1987. *Community Ecology and Salamander Guilds*. Cambridge University Press, New York, New York, USA.
174. Harper E.B. J.H.K. Pechmann and J.W. Petranka. 2009. Chapter 12. Field enclosures and terrestrial cages. Pp. 203–226 In *Ecology and Conservation of Amphibians: A Handbook of Techniques*. Dodd, C.K. (Ed.). Oxford University Press, New York, New York, USA.

175. Harrison, G. W. Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence, and variability / G. W. Harrison // *American Naturalist*. – 1979. – № 113. – P. 659–669.
176. Harwell M. A. Eigengroup analyses of linear ecosystem models / M. A. Harwell, H. L. Ragsdale // *Ecological Modelling*. – 1979. – № 7. – P. 239–255.
177. Hill M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology*. – 1973. – P. 427–431.
178. Hayes T.B. P. Falso S. Gallipeau and M. Stice. 2010. The cause of global amphibian declines: a developmental endocrinologist's perspective. *Journal of Experimental Biology* 213:921–933.
179. Hels T. The effect of road kills on amphibian populations / T. Hels, E. Buchwald // *Conserv. Biol.* – 2001. – Vol. 99. – P. 331–340.
180. Heneghan L. and T. Bolger. 1998. Soil microarthropod contribution to forest ecosystem processes: the importance of observational scale. *Plant and Soil* 205:113–124.
181. Hocking D.J. and K.J. Babbitt. 2014. The role of Redbacked Salamanders on ecosystem functions. *PLoS ONE* 9:e86854.
182. Hocking D.J. and R.D. Semlitsch. 2007. Effects of timber harvest on breeding-site selection by Gray Treefrogs (*Hyla versicolor*). *Biological Conservation* 138:506–513.
183. Hocking D.J. and R.D. Semlitsch. 2008. Effects of experimental clearcut logging on Gray Treefrog (*Hyla versicolor*) tadpole performance. *Journal of Herpetology* 42:689–698.
184. Hocking D.J. T.A.G. Rittenhouse B.B. Rothermel J.R. Johnson C.A. Conner E.B. Harper and R.D. Semlitsch. 2008. Breeding and recruitment phenology of amphibians in Missouri oak-hickory forests. *American Midland Naturalist* 160:41–60.
185. Hoffmann M. C. Hilton-Taylor A. Angulo M. Böhm T.M. Brooks S.H.M. Butchart K.E. Carpenter J. Chanson B. Collen N.A. Cox et al. 2010.

The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330:1503–1509.

186. Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems / C. S. Holling // *Annual Reviews of Ecology and Systematics*. – 1973. – № 4. – P. 1–23.

187. Homyack J.A. E.B. Sucre C.A. Haas and T.R. Fox. 2010. Does *Plethodon cinereus* affect leaf litter decomposition and invertebrate abundances in mixed oak forest? *Journal of Herpetology* 44:447–456.

188. Hooper D. U. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity / D. U. Hooper // *Ecology*. – 1998. – Vol. 79. – P. 704–719.

189. Horstman L. 1997. The Great Smoky Mountain Salamander Ball. 5th Edition. Great Smoky Mountains Association, Gatlinburg, Tennessee, USA.

190. Houlahan J. E. Quantitative evidence for global amphibian population declines / J. E. Houlahan // *Nature*. – 2001. – 404. – P. 752–755.

191. Huang C. C. Wang and P. Hou. 2007. Toads (*Bufo bankorensis*) influence litter chemistry but not litter invertebrates and litter decomposition rates in a subtropical forest of Taiwan. *Journal of Tropical Ecology* 23:161–168.

192. Ildos A. S. Analysis of amphibian habitat preferences in a farmland area (Po plain, northern Italy) / A. S. Ildos, N. Ancona // *Amphib.-Reptilia*. – 1994. – Vol. 15. – P. 307–316.

193. Ives A. R. Measuring resilience in stochastic systems / A. R. Ives // *Ecological Monographs*. – 1995. – № 65. – P. 217–233.

194. Ishhenko, V. G., 2007. Zhiznennyj reproduktivnyj uspeh i struktura populjacii ostromordoj ljagushki [Vital reproductive success and population structure of *Rana arvalis*] (*RANA ARVALIS* NILSS., 1842). Netradicionnoe reshenie obshhej zadachi. *Sovremennaja gerpetologija*. 1, 76-87.

195. Jensen J.B. and C.D. Camp. 2003. Human exploitation of amphibians: direct and indirect impacts. Pp. 199– 213 In *Amphibian Conservation*. Semlitsch, R.D. (Ed.). Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA.

196. Jordan C. F. Relative stability of mineral cycles in forest ecosystems / C. F. Jordan, J. R. Kline, D. S. Sasscer // *American Naturalist*. – 1972. – № 106. – P. 237–253.
197. Kinzig A. P. Implications of endemics–area relationships for estimates of species extinctions / A. P. Kinzig, J. Harte // *Ecology*. – 2000. – Vol. 81(12). – P. 3305–3311.
198. Kusak J., Huber D., Gomercic T. et al. The permeability of highway in Gorski kotar (Croatia) for large mammals // *Eur. J. Wildl. Res.* 2009. Vol. 55. P. 7–21.
199. Kupferberg S.J. 1997. Facilitation of periphyton production by tadpole grazing: functional differences between species. *Freshwater Biology* 37:427–439.
200. Lande R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities / R. Lande // *Oikos*. – 1996. – Vol. 76. – P. 5–13.
201. Lannoo M.J. 2008. *Malformed Frogs: The Collapse of Aquatic Ecosystems*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
202. Lannoo M.J. (Ed.). 2005. *Amphibian Declines: The Conservation Status of United States Species*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
203. Lawler S.P. 1989. Behavioural responses to predators and predation risk in four species of larval anurans. *Animal Behaviour* 38:1039–1047.
204. Lee J. J. The ecological role of consumers—an aggregated systems view / J. J. Lee, D. L. Inman // *Ecology*. – 1975. – № 56. – P. 1455–1458.
205. Leinster T. Measuring diversity: the importance of species similarity / T. Leinster, C. Cobbold // *Ecology*. – 2011. – Vol. 93. – P. 477–489.
206. Leonhardt S. et al. (2013). Economic gain, stability of pollination and bee diversity decrease from southern to northern Europe. *Basic and Applied Ecology* 14, 461–471
207. Li Y. J.M. Cohen and J.R. Rohr. 2013. Review and synthesis of the effects of climate change on amphibians. *Integrative Zoology* 8:145–161.
208. Liner E.A. 2005. *The Culinary Herpetologist. Bibliomania!*, Salt Lake City, Utah, USA.

209. Lips K.R. J. Diffendorfer J. Mendelson III and M. Sears. 2008. Riding the wave: reconciling the roles of disease and climate change in amphibian declines. *PloS Biology* 6:441–454.
210. Lips K.R. P.A. Burrowes J.R. Mendelson and G. Parra-Olea. 2005. Amphibian population declines in Latin America: a synthesis. *Biotropica* 37:222–226.
211. Lobel A. 1979. *Frog and Toad are Friends*. Harper Collins, New York, New York, USA.
212. Loman J. Breeding by *Rana temporaria*; the importance of pond size and isolation / J. Loman // *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* – 1988. – Vol. 64. – P. 113–115.
213. Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances / M. Loreau // *Oikos*. – 2000. – Vol. 91. – P. 3–17.
214. Loreau M. Material cycling and the stability of ecosystems / M. Loreau // *American Naturalist*. – 1994. – Vol. 143. – P. 508–513.
215. Lorin C. H. Saidi A. Belaid A. Zairi F. Baleux H. Hocini L. Bèlec K. Hani and F. Tangy. 2005. The antimicrobial peptide dermaseptin S4 inhibits HIV-1 infectivity in vitro. *Virology* 334:264–275.
216. Losey J. and Vaughan M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* 56, 311–323
217. Luhring T.M. 2013. Complex life-histories and biogeochemical cycles; interactions between amphibian life-history strategies and elemental cycling. Ph.D. Dissertation. University of Missouri, Columbia, Missouri, USA. 123 p.
218. MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // *Ecology*. – 1955. – Vol. 36. – P. 533–536.
219. MacArthur R. H. On the relative abundance of bird species // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1957. – Vol. 43, N. 3. – P. 293–295.
220. MacArthur R. H. On the relative abundance of species // *Am. Nat.* – 1960. – Vol. 94, N. 874. – P. 25–36.
221. MacArthur R. H., Wilson E. O. *The Theory of Island Biogeography*. – Princeton: Princeton University Press, 1967. – 360 p.

222. MacArthur, R., R. Levins. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // *American Naturalist*. – 1967. – Vol. 101. – P. 377–385.
223. Magurran A. E. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distribution / A. E. Magurran, P. A. Henderson // *Nature*. – 2003. – Vol. 422. – P. 714–716.
224. Magurran A. E. Measuring biological diversity / A. E. Magurran. – Blackwell Publishing, 2004. – 2015 p.
225. Magurran A. E. Species abundance distributions: pattern or process? / A. E. Magurran // *Funct. Ecol.* – 2005. – Vol. 19, N 1. – P 177–181.
226. Marcon E. Generalization of the Partitioning of Shannon Diversity / E. Marcon, I. Scotti, B. Herault, V. Rossi, G. Lang // *PLoS ONE* 9(3). – 2014. – e90289. doi:10.1371/journal.pone.0090289
227. Marnell F. Discriminant analysis of the terrestrial and aquatic habitat determinants of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) and the common frog (*Rana temporaria*) in Ireland / F. Marnell // *J. Zool. (Lond.)*. – 1998. – Vol. 244. – P. 1–6.
228. Marsh D.M. and P.C. Trenham. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15:40–49.
229. Marsh D. M. Metapopulation dynamics and amphibian conservation / D. M. Marsh, P. C. Trenham // *Conserv. Biol.* – 2000. – 15. – P. 40–49.
230. May R. M. Patterns of species abundance and diversity // M. L. Cody, J. M. Diamond (eds). *Ecology and Evolution of Communities*. – Cambridge: Harvard University Press. – 1975. – P. 81–120.
231. May R. M. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. – Princeton: Princeton University Press, 1974. – 240 p.
232. May R. M. Assessing extinction rates // R.M. May and J.H. Lawton (eds.), *Extinction rates*. – Oxford, UK: Oxford University Press, 1995. – P. 1–24.
233. Mazer A. 1994. *The Salamander Room*. Dragonfly Books, Random House Children's Books, New York, New York, USA.

234. Mazzoni R. A.A. Cunningham P. Daszak A. Apolo E. Perdomo and G. Speranza. 2003. Emerging pathogen in wild amphibians and frogs (*Rana catesbeiana*) farmed for international trade. *Emerging Infectious Diseases* 9:995–998.
235. McCallum M.L. 2007. Amphibian decline or extinction? Current declines dwarf background extinction rate. *Journal of Herpetology* 41:483–491.
236. McCoy M.W. M. Barfield and R.D. Holt. 2009. Predator shadows: complex life histories as generators of spatially patterned indirect interactions across ecosystems. *Oikos* 118:87–100.
237. Marushhak, O., Muravinec, O., 2013. Morphological abnormalities of the reproductive parts of the populations of six species of anuran amphibian fauna of Ukraine. *Zoocenosis* — 2013, 103-105.
238. Middleton E.M. Evaluating ultraviolet radiation exposure with satellite data at sites of amphibian declines in Central and South America / E.M. Middleton, J.R. Herman, E.A. Celarier, J.W. Wilkinson et al. // *Conservation Biology*. – 2001. – Vol. 15. – P. 914–929.
239. Milanovich J.R. 2010. Modeling the current and future roles of stream salamanders in headwater streams. Ph.D. Dissertation. University of Georgia, Athens, Georgia, USA. 156 p.
240. Milanovich J.R. W.E. Peterman N.P. Nibbelink and J.C. Maerz. 2010. Projected loss of a salamander diversity hotspot as a consequence of projected global climate change. *PLoS ONE* 5:1–19.
241. Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, D.C., USA.
242. Moore J.W. and B.X. Semmens. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters* 11:470–480.
243. Morin P.J. 1981. Predatory salamanders reverse the outcome of competition among three species of anuran tadpoles. *Science* 212:1284–1286.
244. Morin P.J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecological Monographs* 53:119–138.

245. Morin P.J. 1987. Predation, breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles. *Ecology* 68:675–683.
246. Morin P.J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science, Inc., Malden, Massachusetts, USA.
247. Morin P.J. S.P. Lawler and E.A. Johnson. 1990. Ecology and breeding phenology of larval *Hyla andersonii*: the disadvantages of breeding late. *Ecology* 71:1590–1598.
248. Myers C.W. and J.W. Daly. 1993. Tropical poison frogs. *Science* 262:1193. Myers, N. 1993. Questions of mass extinction. *Biodiversity and Conservation* 2:2–17.
249. Naeem S. Biodiversity enhances ecosystem reliability / S. Naeem, S. Li // *Nature*. – 1997. – Vol. 390. – P. 507–509.
250. Naeem S. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem / S. Naeem, J. P. Wright // *Ecology Letters*. – 2003. – Vol. 6. – P. 567–579.
251. Nakajima H. Sensitivity and stability of flow net-works / H. Nakajima // *Ecological Modelling*. – 1992. – Vol. 62. – P. 123–133.
252. Navarro D. J. (2015) *Learning statistics with R: A tutorial for psychology students and other beginners*. (Version 0.5) University of Adelaide. Adelaide, Australia
253. Neubert M. G. Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbation / M. G. Neubert, H. Caswell // *Ecology*. – 1997. – Vol. 78 (3). – P. 653–665.
254. Newsome S.D. C. Martinez del Rio S. Bearhop and D.L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:429–436.
255. Nielsen S. M. A one season study of the common spadefoot, *Pelobates fuscus* / S. M. Nielsen, T. Dige // *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* – 1995. – 71. – P. 106–108.

256. Nijman V. and C.R. Shepherd. 2011. The role of Thailand in the international trade in CITES-listed live reptiles and amphibians. *PLoS ONE* 6:e17825.
257. Nystrom P. The declining spadefoot toad *Pelobates fuscus*: calling site choice and conservation / P. Nystrom, L. Birkedal, Ch. Dahlberg, Ch. Bronmark // *Ecography*. – 2002. – Vol. 25. – P. 488–498.
258. O'Neill, R. V. Ecosystem persistence and heterotrophic regulation / R. V. O'Neill // *Ecology*. – 1976. – № 57. – P. 1244–1253.
259. Osborne P.L. and A.J. McLachlan. 1985. The effect of tadpoles on algal growth in temporary, rain-filled rock pools. *Freshwater Biology* 15:77–87.
260. Ovadia O. and O.J. Schmitz. 2002. Linking individuals with ecosystems: Experimentally identifying the relevant organizational scale for predicting trophic abundances. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:12927– 12931.
261. Parker P.M. 2011. The world market for frogs' legs: a 2011 global trade perspective. Icon Group International, Las Vegas, Nevada, USA. 14 p.
262. Parnell A.C. R. Inger S. Bearhop and A.L. Jackson. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE* 5:e9672.
263. Paulwels O.S.G. 2009. Book reviews: The culinary herpetologist. *Herpetological Review* 40:126–127.
264. Pechmann J.H.K. D.E. Scott J.W. Gibbons and R.D. Semlitsch. 1989. Influence of wetland hydroperiod on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetlands Ecology and Management* 1:3– 11.
265. Pechmann J. H. Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts / J. H. Pechmann, H. M. Wilbur // *Herpetologica*. – 1994. – 50. – P. 65–84.
266. Petchey O. L. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning / O. L. Petchey // *Oikos*. - 2003. – Vol. 101. – P.323–330.
267. Peterman W.E. J.A. Crawford and R.D. Semlitsch. 2008. Productivity and significance of headwater streams: population structure and biomass of the Black-

- bellied Salamander (*Desmognathus quadramaculatus*). *Freshwater Biology* 53:347–357.
268. Petranka J.W. 1998. Salamanders of the United States and Canada. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
269. Petranka J.W. and C.A. Kennedy. 1999. Pond tadpoles with generalized morphology: is it time to reconsider their functional roles in aquatic communities? *Oecologia* 120:621–631.
270. Petranka J.W. and D.A.G. Thomas. 1995. Explosive breeding reduces egg and tadpole cannibalism in the Wood Frog, *Rana sylvatica*. *Animal Behaviour* 50:731–739.
271. Petranka J.W. and L. Hayes. 1998. Chemically mediated avoidance of a predatory odonate (*Anax junius*) by American Toad (*Bufo americanus*) and Wood Frog (*Rana sylvatica*) tadpoles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:263–271.
272. Petranka J.W. and S. Murray. 2001. Effectiveness of removal sampling for determining salamander density and biomass: a case study in an Appalachian streamside community. *Journal of Herpetology* 35:36–44.
273. Pielou E. C. *Ecological Diversity* / E. C. Pielou. – New York: Wiley, 1975. – 420 p.
274. Pielou E. C. Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse / E. C. Pielou // *American Naturalist*. – 1966. – № 100. – P. 463–465.
275. Pimentel D. et al. (1997). Economic and environmental benefits of biodiversity. *Bioscience* 47 (11), 747–757
276. Pimm S. L. On feeding on more than one trophic level / S. L. Pimm, J. H. Lawton // *Nature*. – 1978. – № 275. – P. 542–544.
277. Pimm S. L. Extinction of numbers / S. L. Pimm, Raven P. // *Nature*. – 2000. – № 403. – P. 843–845.
278. Pimm S. L. The complexity and stability of ecosystems / S. L. Pimm // *Nature*. – 1984. – № 307. – P. 321–326.
279. Pimm S. L. Number of trophic levels in ecological communities / S. L. Pimm, J. H. Lawton // *Nature*. – 1977. – Vol. 268. – P. 329–331.

280. Pittman S.E. M.S. Osbourn and R.D. Semlitsch. 2014. Movement ecology of amphibians: a missing component for understanding population declines. *Biological Conservation* 169:44–53.
281. Pollierer M.M. R. Langel C. Korner M. Maraun and S. Scheu. 2007. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs. *Ecology Letters* 10:729–736.
282. Pope S.E. L. Fahrig and H.G. Merriam. 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology* 81:2498–2508.
283. Pounds J.A. and M.L. Crump. 1994. Amphibian declines and climate disturbance: the case of the Golden Toad and the Harlequin Frog. *Conservation Biology* 8:72–85.
284. Pounds J.A. Amphibian decline and Climate Disturbance: The case of the Golden Toad and the Harlequin Frog. / J.A. Pounds, M.L. Crump // *Conservation Biology*. – 1994. – Vol. 8. – P. 72–85.
285. R Core Team. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
286. Raffaelli D. Multi-trophic processes and ecosystem functioning / D. Raffaelli, W. H. van der Putten, L. Persson, D. A. Wardle et al. // M. Loreau, S. Naeem, and P. Inchausti, editors. *Biodiversity and ecosystem functioning: syntheses and perspectives*. - Oxford, UK. - Oxford University Press. – 2002. – P. 147–154.
287. Ranvestel A.W. K.R. Lips C.M. Pringle M.R. Whiles and R.J. Bixby. 2004. Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations. *Freshwater Biology* 49:274–285.
288. Regeister K.J. K.R. Lips and M.R. Whiles. 2006. Energy flow and subsidies associated with the complex life cycle of ambystomatid salamanders in ponds and adjacent forest in southern Illinois. *Oecologia* 147:303–314.

289. Regester K.J. M.R. Whiles and K.R. Lips. 2008. Variation in the trophic basis of production and energy flow associated with emergence of larval salamander assemblages from forest ponds. *Freshwater Biology* 53:1754–1767.
290. Reinhardt T. S. Steinfartz A. Paetzold and M. Weitere. 2013. Linking the evolution of habitat choice to ecosystem functioning: direct and indirect effects of pond-reproducing fire salamanders on aquatic-terrestrial subsidies. *Oecologia* 173:281–291.
291. Ricotta C. Additive partition of parametric information and its associated b-diversity measure / C. Ricotta // *Acta Biotheor.* – 2003. – Vol. 51 (2). – P. 91–100.
292. Renyi A. On measures of entropy and information // J. Neyman (ed.), *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability.* – Berkeley: University of California Press, 1961. – Vol. I. – P. 547–561.
293. Romero G.Q. F. Nomura A.Z. Gonçalves N.Y.N. Dias H. Mercier E.C. Conforto and D.C. Rossa-Feres. 2010. Nitrogen fluxes from treefrogs to tank epiphytic bromeliads: an isotopic and physiological approach. *Oecologia* 162:941–949.
294. Ron S.R. Population Decline of the Jambato Toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador / S.R. Ron, W.E. Duellman, L.A. Coloma, M.R. Bustamante // *Journal of Herpetology.* – 2003. – Vol. 37. – P. 116–126.
295. Rosenzweig M. L. *Species Diversity in Space and Time* / M. L. Rosenzweig. – Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995. – 386 p.
296. Rosenzweig M. L. Species diversity gradients: we know more and less than we thought / M. L. Rosenzweig // *Journal of Mammalogy.* – 1992. – Vol. 73. – P. 715–730.
297. Rosenzweig M. L. How are diversity and productivity related? / M. L. Rosenzweig, Z. Abramsky // D. Schluter and R. Ricklefs, editors. *Historical and geographical determinants of community diversity.* – University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. – 1993. – P. 52–65
298. Reshetilo, O., 2013. *Mehanizmi samovidnovlennya populyacyi zemnovodnih u visokogiriyi ukrainskih karpats* [The mechanisms of amphibian populations'...

- self-Renewal in the high-mountains of Ukrainian Carpathians]. Visn. Lviv. Univ. Ser. Biol., 62, 152–159.
299. Rubbo M. J. Lanterman R. Falco and T. Daniels. 2011. The influence of amphibians on mosquitoes in seasonal pools: can wetlands protection help to minimize disease risk? Wetlands 31:799–804.
 300. Rubbo M.J. V.R. Townsend S.D. Smyers and R.G. Jaeger. 2003. An experimental assessment of invertebrate/vertebrate predation: the interaction between wolf spiders (*Gladicosa pulchra*) and terrestrial salamanders (*Ambystoma maculatum*). Journal of Zoology 261:1–5.
 301. Sanford M.P. P.N. Manley and D.D. Murphy. 2009. Effects of urban development on ant communities: implications for ecosystem services and management. Conservation Biology 23:131–141.
 302. Sarkar S. Ecological theory and anuran declines / S. Sarkar // BioScience. – 1996. – 46. – P. 199–207.
 303. Schlaepfer M.A. C. Hoover and C.K. Dodd Jr. 2005. Challenges in evaluating the impact of the trade in amphibians and reptiles on wild populations. Bio-science 55:256–264.
 304. Schloegel L.M. A.M. Picco A.M. Kilpatrick A.J. Davies A.D. Hyatt and P. Daszak. 2009. Magnitude of the US trade in amphibians and presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus infection in imported North American Bullfrogs (*Rana catesbeiana*). Biological Conservation 142:1420– 1426.
 305. Schmitz O.J. 2008. Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. Science 319:952–954.
 306. Schmitz O.J. J.H. Grabowski B.L. Peckarsky E.L. Preisser G.C. Trussell and J.R. Vonesh. 2008. From individuals to ecosystem function: toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology. Ecology 89:2436–2445.
 307. Schriever T. M.W. Cadotte and D.D. Williams. 2013. How hydroperiod and species richness affect the balance of resource flows across aquatic-terrestrial habitats. Aquatic Sciences:1–13.

308. Seale D.B. 1980. Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and competition in a pond ecosystem. *Ecology* 61:1531–1550.
309. Sekercioglu C.H. G.C. Dally and P.R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:18042–18047.
310. Semlitsch R.D. D.E. Scott J.H.K. Pechmann and J.W. Gibbons. 1996. Structure and dynamics of an amphibian community: evidence from a 16-year study of a natural pond. Pp. 217–248 // *Long-Term Studies of Vertebrate Communities*. Cody, M.L., and J.A. Smallwood (Eds.). Academic Press, San Diego, California, USA. Shakespeare, W. 1994. *Macbeth*. William Shakespeare: The Complete Works. Barnes and Noble, Inc., New York, New York, USA.
311. Semlitsch R.D. (Ed.). 2003. *Amphibian Conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., USA.
312. Silva H.R. and M.C. Britto-Pereira. 2006. How much fruit do fruit-eating frogs eat? An investigation on the diet of *Xenohyla truncata* (Lissamphibia: Anura: Hylidae). *Journal of Zoology* 270:692–698.
313. Silva H.R. M.C. Britto-Pereira and U. Caramaschi. 1989. Frugivory and seed dispersal by *Hyla truncata*, a neotropical treefrog. *Copeia* 1989:781–783.
314. Sin H. K.H. Beard and W.C. Pitt. 2008. An invasive frog, *Eleutherodactylus coqui*, increases new leaf production and leaf litter decomposition rates through nutrient cycling in Hawaii. *Biological Invasions* 10:335–345.
315. Skelly D.K. 2001. Distributions of pond-breeding anurans: an overview of mechanisms. *Israel Journal of Zoology* 47:313–332.
316. Skelly D.K. 2002. Experimental venue and estimation of interaction strength. *Ecology* 83:2097–2101.
317. Skelly D.K. and E.E. Werner. 1990. Behavioral and life-historical responses of larval American Toads to an odonate predator. *Ecology* 71:2313–2322.
318. Skelly D.K. and J.M. Kiesecker. 2001. Venue and outcome in ecological experiments: manipulations of larval anurans. *Oikos* 94:198–208.

319. Skelly D. K. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage / D. K. Skelly, E. E. Werner, S. Cortwright // *Ecology*. – 1999. – 80. – P. 2326–2337.
320. Skidds D.E. F.C. Golet P.W.C. Paton and J.C. Mitchell. 2007. Habitat correlates of reproductive effort in Wood Frogs and Spotted Salamanders in an urbanizing watershed. *Journal of Herpetology* 41:439– 450.
321. Strijbosch H. Habitat selection of amphibians during their aquatic phase / H. Strijbosch // *Oikos*. – 1979. – Vol. 33. – P. 363–372.
322. Stuart S.N. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide / S.N. Stuart, J.S. Chanson, N.A. Cox, B.E. Young et al. // *Science*. – 2004. – Vol. 306. – P. 1783–1786.
323. TEEB (2010). The economics of ecosystems and biodiversity for national and international policymakers.
324. The EU Biodiversity Strategy to 2020 doi: 10.2779/39229
325. The R Foundation for Statistical Computing – 2010. R Version 2.12.1.
326. Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability / D. Tilman // *Ecology*. – 1996. – Vol. 77. – P. 350–363.
327. Veech J. A. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea / J. A. Veech, K. S. Summerville, T. O. Crist, J. C. Gering // *Oikos*. – 2002. – Vol. 99. – P. 3–9.
328. Vincent T. L. Return time and vulnerability for a food chain model / T. L. Vincent, L. R. Anderson // *Theoretical Population Biology*. – 1979. – № 15. – P. 217–231.
329. Vos C. C. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis* / C. C. Vos, J. P. Chardon // *J. Appl. Ecol.* – 1998. – Vol. 35. – P. 44–56.
330. Wootton, J.T. Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity // *Nature*. – 2005. – Vol. 433. – P. 309–312.
331. Whitmore T. C. Tropical deforestation and species extinction / T. C. Whitmore, J. A. Sayer (eds.). – London, UK: Chapman, Hall, 1992. – 180 p.

- 332. Whittaker R. Vegetation of the Great Smoky Mountains / R. Whittaker // Ecol. Monogr. – 1956. – Vol. 26. – P. 2–80.
- 333. Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity / R. Whittaker // Taxonomy. – 1972. – № 21. – P. 213–251.
- 334. Whittaker R. H. Vegetation of the siskiyou mountains, Oregon and California / R. Whittaker // Ecological Monographs. – 1960. – № 30. – P. 279–338.
- 335. Whittaker R. H. Dominance and diversity in land plant communities / R. H. Whittaker // Science. – 1965. – Vol. 147. – P. 250–260.
- 336. Wilson M. V. Measuring beta diversity with presence–absence data / M. V. Wilson, A. Shmida // J. Ecol. – 1984. – Vol. 72. – P. 1055–1064.
- 337. Young B.E. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America / B.E. Young, K.R. Lips, J.K. Reaser, R. Ibanez et al.// Conservation Biology. – 2001. – Vol. 15. – P. 1213–1223.