Міністерство освіти і науки України

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

**Автореферат**

дисертації на здобуття наукового ступеня

кандидата біологічних наук

Дніпропетровськ – 2016

Дисертацією є рукопис.

Дисертаційна робота виконана на кафедрі зоології та екології   
Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара.

**Науковий керівник** : доктор біологічних наук, доцент,

**Жуков Олександр Вікторович,**

кафедра зоології та екології   
Дніпропетровського національного   
університету імені Олеся Гончара, професор.

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор,   
**Серебряков Валентин Валентинович,**кафедра зоології Київського національного університету імені Тараса Шевченко,   
завідувач.

доктор біологічних наук, доцент,

**ШабановДмитроАндрійович**,

кафедра зоології та екології тварин   
Харківського національного університету   
імені В. Н. Каразіна, професор.

Захист відбудеться «24» лютого 2016 р. о 1300 на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 08.051.04 для захисту дисертації на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук у Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара за адресою: 49010, м. Дніпропетровськ, пр. Гагаріна, 72, корпус 17, факультет біології, екології та медицини, ауд.711.

З дисертацією можна ознайомитись у науковій бібліотеці Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара за адресою 49050, м. Дніпропетровськ, вул. Казакова, 8.

Автореферат розісланий «22» січня 2016 р.

Вчений секретар

спеціалізованої вченої ради,

кандидат біологічних наук, доцент А. О. Дубина

# **ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ**

# **Актуальність теми**. В. М. Беклемішев (1994) 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» (Беклемишев, 1994). Взаємовідношення у межах геомеріди є екологічними, тому органи геомеріди є екоморфами за О. Л. Бельгардом (1950). Вчення О. Л. Бельгарда (1950, 1971) про степове лісознавствоє науковою основою дослідження біорізноманіття та функціонування природних та антропогенно-трансформованих екосистем в степовій зоні України. Концепції екоморф О. Л. Бельгарда (1950) та життєвих форм-біоморф М. П. Акімова (1947) відображають функціональний аспект екологічного різноманіття рослинності та тваринного населення. Творчий розвиток цих наукових напрямків ми знаходимо вченні В. Л. Булахова (2007) 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 підтримані функціональної стійкості.

Земноводніє важливим функціональним компонентом водних та наземних екосистем Придніпров’я. Роль амфібій в екосистемах висвітлено в роботах В.В. Стаховського (1929), В.В. Стаховського та М.Є. Пісаревої (1948), М.П. Акімова (1930), В.П. Гончарової(1961). Тривалий час дослідженням цього питання займається колектив герпетологів кафедри зоології та екології Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара (Гончарова, 1961; Константинова, 1973, 1985; Булахов 1975, 1977, 1983, 1984, 1998, 2000, 2008; Мисюра, 1980; Бобилев, 1989; Марченковська, 2011).

Важливою проблемою в екології є визначення зв’язку між різноманіттям та стійкістю екосистем (Пахомов, Кунах, 2005). 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 структури факторів, які його визначають.

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

Актуальним і важливим завданням є визначення закономірностей динаміки різноманіття угруповань земноводних у лісових біогеоценозах степового Придніпров’я, кількісних показників стійкості угруповань та характеристики функціональної активності амфібій як фактора стійкості екосистем.

**Зв’язок роботи з науковими програмами, планами, темами.**Робота виконувалася в рамках науково-дослідної роботи інституту біології Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара держбюджетної 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 довкілля»; № 0109U000140 «Розробка кадастру і створення Червоного списку тваринного світу промислового степового Придніпров’я».

**Мета і завдання дослідження.***Мета*: встановити закономірності динаміки та різноманіття угруповань амфібій лісових біогеоценозів долини р. Самара, оцінити показники стійкості угруповань та визначити сутність педотурбаційної динаміки едафічних властивостей унаслідок риючої 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 особливостей 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 риючої 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 дослідженьздійснена на основі типології лісів степової зони України (за О. Л. Бельгардом, 1950, 1971); облік амфібій проведено на пробних ділянках за допомогою траншейного методу обліку (Булахов та ін., 2009; Губанова, 2014); 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* – мультіноміальна модель різноманіття)(De'ath, 2012); визначення гумусу проведено за Тюріним, визначення нітратного азоту, сполук фосфору, доступні форми сполук калію зазагальноприйнятими методиками (Аринушкіна, 1970); для приведення до нормального закону розподілу експериментальні дані щодо чисельності амфібій було трансформовано за допомогою перетворення Бокса–Кокса. Параметр λ трансформації було обраховано для кожної популяції окремо за допомогою пакету AID (Asara et al., 2015).Корекція для множинного порівняння була проведена за допомогою пакету lsr за методом Хольма (Navarro, 2015). За допомогою цього пакету було обраховані кореляційні матриці з коефіцієнтами кореляції Пірсона та Спірмена.За основу опису динаміки угруповання взяті каскадні рівняння Лотки-Вольтерра (Chen, Cohen, 2001). Оцінка стійкості угруповання проведена за Мейем (Михайловский, 1988) та Ляпуновим (Сумароков, Жуков, 2007). Статистичнірозрахункипроведеніза допомогою програмиStatistica7.0 та статистичної оболонки *R* (R Core Team, 2013) та *R* пакету MDM (De'ath, 2011). 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:

***уперше:***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 риючої 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 ґрунтотвірних процесів, відкриті закономірності динаміки у часі компонент зоогенної динаміки ґрунтових властивостей;

***удосконалено:***методичні підходи для кількісної оцінки стійкості угруповань за Мейем 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 Олесі 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 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, підібрані 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 научная конференция «Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах». Д.: ДНУ, 2003, 28-31 октября; Всеукраїнської науково-практичної конференції “Біологічні основи охорони природи та раціонального використання тваринного світу”. Д., 2003; Научно-практическая конференция, посвященной 80-летию Крымского природного заповедника «Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины». Алушта, 2003; Всеукраїнська наукова конференція «Наукові читання, присвячені 170 річчю заснування кафедри зоології та 100- річчю з дня народження проф. О.Б. Кістяківського», м. Киів, 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; 13thOrdinaryGeneralMeeting«SocietasEuropaeHerpetologica (SEN)», Bonn, Germany, 2005;XIX-thinternationalcongressofzoology, Beiyng, 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.

**Структура і обсяг дисертації**. Дисертаційна робота складається з 7 розділів, висновків, рекомендацій виробництву, списку використаної літератури (320 джерел, з них 240- латиницею). Дисертація містить 43 рисунки та 41 таблицю. Загальний обсяг дисертації 175 сторінок.

**Подяки.**Автор висловлює подяку науковому керівнику роботи професору Жукову О.В. та професору Булахову В.Л. за наукове керівництво, кваліфіковану підтримку під час проведення досліджень та написанні роботи.

**Функціональна зоологія як концептуальна основа розв’язання питання стійкОстІ та різноманіття екосиСтем (АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД)**

У розділі наведено аналітичний огляд сучасного стану досліджень у галузі структури, функціонування та стійкості екосистем. Аналітичний огляд сучасної наукової літератури дозволив нам обґрунтувати актуальність, мету та завдання дисертаційної роботи.

**ОБ’ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ**

Комплексні системні дослідження проводились на основі вчення В. М. Сукачова (1964) про біогеоценоз та типології природних і штучних лісових екосистем степової зони України О. Л. Бельгарда (1950, 1971).Матеріал зібрано у 2002−2015 роках на екологічному профілі ННЦ ДНУ імені Олеся Гончара «Присамарський біосферний стаціонар імені О. Л. Бельгарда». Дослідження проведені у липо-ясеневій свіжій діброві у центральній заплаві та у свіжому суборі на другій піщаній терасі долини р. Самара. Облік амфібій проведено за допомогою траншейного методу. 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 (Asara et al., 2015). Корекція для множинного порівняння була проведена за допомогою пакету lsr за методом Хольма (Navarro, 2015). За допомогою цього пакету було обраховані кореляційні матриці з коефіцієнтами кореляції Пірсона та Спірмена.Для оцінки впливу педотурбаційної активності *Pelobatesfuscus* на едафічні властивості був організований польовий експеримент. Експериментальні ділянки були утворені в двох типах лісових біогеоценозів: заплавній липо-ясеневій діброві та свіжомусуборі на арені. У кожному дослідженому 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 45см. У 12 експериментальних боксів (в заплаві та арені відповідно) висаджувалися тварини у кількості 2 особин виду *Pelobatesfuscus*.Інші 12 боксів виконували функцію контролю. Зверху бокс накривався сіткою. У межах дослідного полігону контрольні та експериментальні бокси були розташовані випадково. 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. За допомогою MDM–процедури (*multinomial diversity model* – мультіноміальна модель різноманіття) встановлена залежність різноманіття від комплексу факторів середовища, просторових або часових предикторів (De'ath, 2012).У якості предикторів в робі розглянуто: фактор року (рівні фактору – 2002, 2003 та 2004 рр.); парцелярна структура біогеоценозу (рівні фактору – мертвопокривна, яглицева та мокрицева парцели); сезон року (весна, літо, осінь). Розрахунки виконані за допомогою статистичної оболонки *R* (R Core Team, 2013) та *R* пакету MDM (De'ath, 2011). Назви видів наведені за базою даних *Fauna Europaea* (<http://www.faunaeur.org/>).

# **Різноманіття та динаміка угруповань безхвостих земноводних в наземних екосистемах дОлини р. Самара**

# Результати досліджень чисельності та видового складу угруповань земноводних у наземних стаціях в центральній заплаві р. Самара у табл. 1. Встановлено, що домінантом в угрупованні земноводних є *Pelobates fuscus*. Чисельність цього виду становить у середньому за період досліджень 7,00±0,20 екз./10 діб. Цьому виду за чисельністю дещо поступається вид *Rana arvalis* (відмінності чисельності статистично вірогідні *t =* –2,61*, p =* 0,01), чисельність якого становить 6,28±0,18 екз./10 діб. Підлегле положення в угрупованні займають *Bombina bombina* та *Bufo bufo з* чисельністю 4,94±0,18 та 2,34±0,10 екз./10 діб відповідно.

***Таблиця 1***

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

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

Дисперсійний аналіз підтвердив статистично вірогідний вплив фактору року на чисельність амфібій. 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.

Проведений множинний аналіз різноманіття метаугруповання амфібій з метою визначення компонентів його різноманіття. У якості моделей досліджений вплив парцелярної структури біогеоценозу, сезону та року (табл. 2).

***Таблиця 2***

**Множина модель різноманіття (MDM) метаугруповання амфібій**

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Модель** | **Ентропія** | **Диференціальна ентропія** | **% від загального відхилення ентропії** | **Різноманіття** | **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 |

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 факторів 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.

Дослідження угруповань амфібій у суборі, яка розташована на арені р. Самара, дозволило встановити, що у наземних екосистемах цього комплексу мешкає чотири види земноводних: *Pelobates fuscus*, *Rana arvalis*, *Bufo bufo*, *Bombina bombina* (табл. 3).

***Таблиця 3***

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

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

Встановлено, що домінантом в угрупованні земноводних є *Pelobates fuscus*. Чисельність цього виду становить у середньому за період досліджень 2,32±0,16 екз./10 діб. Цьому виду за чисельністю дещо поступається вид *Rana arvalis*, чисельність якого становить 2,01±0,14 екз./10 діб. Підлегле положення в угрупованні займають *Bufo bufo* та *Bombina bombina* з чисельністю 1,49±0,13 та 1,16±0.09 екз./10 діб відповідно.

У результаті MDM-аналізу встановлено, що загальне різноманіття метаугруповання (гамма–різноманіття) становить 3,85. Різноманіття на рівні сайтів (альфа–різноманіття) становить 3,17 (медіана – 3,57, діапазон – 1,82–4,00, 1–й квантіль – 2,83, 3–й квантіль – 3,79), відповідно бета–різноманіття дорівнює 1,21. Сезон та рік, 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.

**оцінка Стійкості угруповань безхвостих амфібій**

На основі коефіцієнтів рангової кореляції Спірмена було обчислено показники стійкості угруповання амфібій в центральній заплаві р. Самара за Мейем (табл. 4).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. У сезонному аспекті стійкістю характеризується динаміка весною та осінню, а влітку динаміка є нейтральною. В біогеоценотичному аспекті стійкою є динаміка в мокрицевій та яглицевій парцелах, тоді як нейтральною є динаміка угруповання в мертвопокривній парцелі. Таким чином, обрахування кореляційної матриці чисельності угруповання амфібій дозволило встановити емпіричні метрики стійкості за Мейем. Найважливішим результатом є тотальна стійкість угруповання, тоді як у окремих аспектах поряд з переважанням стійких станів можуть спостерігатися нейтральні або нестійки стани угруповання.

***Таблиця 4***

**Оцінка стійкості угруповання амфібій за Р. Мейем**

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| **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 парцелами | | | | |
| Мокрицева | 0,55 | 0,61 | 0,90 | Стійке |
| Мертвопокривна | 0,61 | 0,61 | 1,00 | Нейтральне |
| Яглицева | 0,6 | 0,61 | 0,98 | Стійке |
| за весь період у парцелах | | | | |
| Усього | 0,59 | 0,61 | 0,97 | Стійке |

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. 5).

Компоненти поліному першого ступеню вказують на вплив популяцій на динаміку досліджуваної популяції, а компоненти другого ступеню – вплив взаємодії популяцій.Одержані регресійні рівняння складають систему рівнянь другого ступеню, яка має два рішення:

*Перший стаціонарний стан: Другий стаціонарний стан:*



Ці рішення відповідають стаціонарним станам динаміки популяцій, тобто таких, при яких швидкість зміни чисельності всіх популяцій дорівнює нулю. 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: Другий стаціонарний стан:*



Найбільше власне число динамічної матриці, яка описує поведінку угруповання в околиці першого стаціонарного стану є позитивним, з чого випливає асимптотична нестабільність цього стаціонарного стану. Другий стаціонарний стан є асимпотично стабільним, так як найбільше власне число відповідної динамічної матриці є негативним (–0,06+0,021*і*).

***Таблиця 5***

**Динамічні рівняння чисельності амфібій**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Змінні | *B. bufo* *R2* = 0,64 | | *B. bombina*  *R2* = 0,57 | | *R. arvalis*  *R2* = 0,55 | | *P. fuscus*  *R2* = 0,55 | |
| Ср.±ст. помилка, *р*–рівень | | Ср.±ст. помилка, *р*–рівень | | Ср.±ст. помилка, *р*–рівень | | Ср.±ст. помилка, *р*–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*12 | 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*22 | 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*32 | 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*42 | –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∙*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∙*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∙*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∙*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∙*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∙*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.*

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+SТ*)/2 є негативними:



Наведений алгоритм було застосовано не тільки для даних по динаміці угруповання за весь період досліджень, але й окремим його аспектам. 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. 6).

***Таблиця 6***

**Показники стійкості угруповання амфібій за різними аспектами**

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Аспект угруповання** | ***Чисельності у стаціонарних станах*** | | | | **Показники стійкості за Ляпуновим** | | |
| **Найбільше власне число динамічної матриці** | **Еластичність** | **Реактивність** |
| ***Bufo bufo*** | ***Bombina bombina*** | ***Rana arvalis*** | ***Pelobates fuscus*** |
| *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+0,32*i* | *–*3,44 | 0,34 |
| 2003 | 4,30 | 6,36 | 9,07 | 8,52 | *–*0,069+0,20*i* | 14,49 | 0,15 |
| 4,70 | 5,25 | 3,73 | 6,26 | 0,193+0,1*i* | *–*5,18 | 0,31 |
| 2004 | 5,46 | 4,87 | 6,83 | 10,20 | 0,56+0,11*i* | *–*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+1,11*i* | *–*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+0,06*i* | *–*6,13 | 0,22 |
| 10,81 | 5,05 | –5,56 | 11,83 | 0,582+0,23*i* | *–*1,72 | 0,83 |
| Осінь | 5,94 | 4,94 | 4,68 | 7,65 | 0,379+0,13*i* | *–*2,64 | 0,51 |
| 2,94 | 2,60 | 5,12 | 5,39 | 0,092+0,08*i* | *–*10,87 | 0,15 |
| *за парцелами* | | | | | | | |
| Мокрицева | 2,26 | 3,55 | 5,34 | 7,61 | 0,028+0,27*i* | *–*35,71 | 1,13 |
| 5,26 | 9,12 | 13,70 | 14,41 | 0,18 | *–*5,56 | 0,33 |
| Мертвопо­кривна | 1,53 | 4,82 | 7,92 | 8,90 | *–*0,086+0,09*i* | 11,63 | *–*0,03 |
| 1,33 | 1,03 | 9,13 | 0,33 | 0,189+0,43*i* | *–*5,29 | 0,35 |
| Яглицева | 2,84 | 4,57 | 5,26 | 5,93 | *–*0,075+0,06*i* | 13,33 | 0,01 |
| 6,65 | 4,41 | 6,47 | 9,53 | 0,371+0,11*i* | *–*2,70 | 0,71 |
| *за весь період у парцелах* | | | | | | | |
| Усього | 4,66 | 2,74 | 4,03 | 4,16 | 0,221+0,03*i* | *–*4,52 | 0,27 |
| 1,70 | 5,20 | 7,98 | 8,18 | –0,06+0,02і | 16,67 | *–*0,01 |

У сезонному аспекті всі стаціонарні стани не є стійкими. Це свідчить про те, що закінчений річний цикл динаміки угруповання володіє властивостями стійкості, а сезоні 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.

Як критерій Мея, так і критерій Ляпунова, дозволили встановити властивість стійкості угруповання амфібій у діапазоні часу дослідження та діапазоні досліджених парцел біогеоценозу.

**Експериментальне дослідження впливу педотурбаційної активності *Pelobatesfuscus* на динаміку едафічних властивостей лучно-лісового ґрунту на алювіальних відкладах**

Для інтегральної оцінки внеску досліджених факторів у динаміку едафічних показників був проведений аналіз компонентів варіації. 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 педотурбаціної 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. Серед показників гумусового стану ґрунту гумін найменшою мірою зазнає впливу досліджених факторів. Для гумінових кислот найважливішими факторами впливу є експериментальний вплив (25,34 % варіації) та взаємодія експериментального впливу, глибини шару ґрунту, де цей вплив позначається (42,04 % варіації). Для фульвокислот такий 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 риюча 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 %). 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 %).

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 заплавного лучно–лісового ґрунту на алювіальних відкладах, яка полягає у значному градієнті речовин у ґрунтовому профілі. За Б. Г. Розановим (2004) можна встановити наступні типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі: регресивно–акумулятивний (обмінний магній, нітрати, фосфор, калій), прогресивно–акумулятивний (обмінний кальцій), рівномірно акумулятивний (гумус), елювіально–ілювіальний (фульвокислоти), акумулятивно–елювіальний (гумінові кислоти, гумін) (табл. 7).

***Таблиця 7***

**Типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі за Б. Г. Розановим**

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| **Показник** | **Типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі** | |
| **Контроль** | **Експеримент** |
| Гумус, % | Рівномірно–акумулятивний | Прогресивно–акумулятивний |
| Сg, % | Акумулятивно–елювіальний | Прогресивно–акумулятивний |
| Cf, % | Елювіально–ілювіальний | Прогресивно–акумулятивний |
| G, % | Прогресивно–акумулятивний | Акумулятивно–елювіальний |
| Сгк/Сфк | Акумулятивно–елювіальний | Рівномірно–акумулятивний |
| Ca, мг–екв на 100 г | Прогресивно–акумулятивний | Недиференційований |
| Mg, мг–екв на 100 г | Регресивно–акумулятивний | Недиференційований |
| NO3, мг/100 г | Регресивно–акумулятивний | Регресивно–акумулятивний |
| P2O5, мг/100 г | Акумулятивно–елювіальний | Регресивно–акумулятивний |
| K2O, мг/100 г | Регресивно–акумулятивний | Регресивно–акумулятивний |

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

# **Експериментальне дослідження впливу педотурбаційної активності *Pelobates fuscus*на динаміку едафічних властивостей дерново–борового ґрунту арени**

# У динаміці вмісту гумусу в процесі експерименту в профілі дерново–борового ґрунту арени 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 %). Педотурбаційна активність *Pelobates fuscus* визначає особливості динаміки фракцій гумусу. Так, цей фактор пояснює 32,01, 37,21 та 37,51 % варіабельності для гумінових, фульвокислот та гуміну відповідно. Взаємодія глибини ґрунту та діяльності амфібій та потрійна взаємодія також значно впливають на груповий 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. Вміст магнію більшою мірою чутливий до педотурбаційної активності амфібій. 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 риючої 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 впливом часу. Найбільш суттєвим цей вплив є для гумусу, гумінових кислот, фульвокислот, гуміну, відношення гумінових та фульвокислот, калію. На якісному рівні цей вплив виражається у зміні типів профільного розподілу речовин (табл. 8).

***Таблиця 8***

**Типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі за Б. Г. Розановим**

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| **Показник** | **Типи розподілу речовин у ґрунтовому профілі** | |
| **Контроль** | **Експеримент** |
| Гумус, % | Регресивно–акумулятивний | Недиференційований |
| Сg, % | Регресивно–акумулятивний | Недиференційований |
| Cf, % | Регресивно–акумулятивний | Прогресивно–елювіальний |
| G, % | Прогресивно–елювіальний | Рівномірно–акумулятивний |
| Сгк/Сфк | Акумулятивно–елювіально–елювіальний | Недиференційований |
| Ca, мг-екв на 100 г | Прогресивно–акумулятивний | Недиференційований |
| Mg, мг-екв на 100 г | Прогресивно–акумулятивний | Прогресивно–акумулятивний |
| NO3, мг/100 г | Рівномірно–акумулятивний | Рівномірно–акумулятивний |
| P2O5, мг/100 г | Недиференційований | Прогресивно–елювіальний |
| K2O, мг/100 г | Регресивно–акумулятивний | Недиференційований |

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

**Багатовимірний факторний аналіз зоогенної динаміки едафічних властивостей**

Результати багатовимірного факторного аналізу зоогенної динаміки едафічних властивостей лучно–лісового ґрунту наведено в таблиці 9.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.

***Таблиця 9***

**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 |
| Сg | – | 0,94 | –0,27 |
| Cf | – | –0,80 | –0,58 |
| G | – | – | 0,98 |
| Сгк/Сфк | – | 0,96 | – |
| Ca | 0,65 | 0,19 | 0,22 |
| Mg | 0,82 | –0,14 | 0,16 |
| NO3, мг/100 г | 0,86 | 0,20 | 0,18 |
| P2O5, мг/100 г | 0,65 | 0,44 | – |
| K2O, мг/100 г | 0,82 | 0,38 | – |
| Доля від загальної варіації, % | 41,94 | 24,65 | 14,27 |

Варіювання ваг факторів протягом експерименту наведено на рисунку 1. 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.Наприкінці експерименту профільний розподіл приймає форму, яка може бути описана як рівномірно-акумулятивна. Такий тип профільного розподілу є більш вирівняним, ніж у контролі. Також особливістю цього фактору є певна нестабільність патернів профільного розподілу протягом часу, які більшою мірою мають характер флуктуацій, ніж послідовних поступових змін форми. Вочевидь, 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. Педотурбація вирівнює неоднорідність фізичних властивостей ґрунту, внаслідок чого пріоритетним стає розподіл речовин під впливом вертикального руху води в профілі ґрунту.



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

Фактор 3 описує динаміку переважно гуміну, який є нерозчинним компонентом гумусу навіть у лугах. Для алювіальних ґрунтів властиве збільшення цієї фракції, так як у процесі перевідкладення гумусованої маси розчині 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.

# **ВИСНОВКИ**

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 нестійки 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 риючої 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 ґрунтотворних 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 риючої 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 екотоксикологічних 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 потребупроведення 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. 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.

**ОСНОВНІ НАУКОВІ ПРАЦІ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ**

**У виданнях України, які включені до міжнародних наукометричних баз**

1. Жуков О.В. Різноманіття та динаміка угруповань земноводних заплавних екосистем заплави р. Самара / О.В. Жуков, **Н.Л. Губанова** // Вісник Дніпропетровського національного університету. – 2015.- Вип. 23(1). - С. 66–73 (*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, написання статті*).

**Публікації у наукових фахових виданнях України**

1. **Губанова Н.Л.** Вплив амфібій на вміст NPK в умовах степового Придніпров’я / Н.Л. Губанова // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д: ДНУ, 2004. – Вип. 8 (33). – С. 85-91.
2. **Губанова Н. Л.** Вплив риючої діяльності часникової жаби на фізичні властивості ґрунту / Н.Л. Губанова // Вісник Дніпропетровського національного університету. – 2005.– Вип. 13 (3/1). – С. 36–40.
3. **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.
4. **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.
5. **Губанова Н.Л.** Методика абсолютного обліку риючих форм земноводних / Н.Л. Губанова // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗНУ. – 2014. – Вип. 19, № 2. – С. 174–183

**Матеріали наукових конференцій**

1. 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(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
2. 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(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
3. 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 науково–практ. конф., 2–4 червня, 2003 р. Дніпропетровськ–Орджонікідзе. – Д., 2003. – С. 133–134(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
4. **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(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
5. Булахов В.Л.Масштабы роющей деятельности земноводных–почвороев в степных лесах Приднепровья /В.Л. Булахов, **Н.Л. Губанова**// Чтения памяти А.А.Браунера.– Одесса: Астропринт, 2003. – С. 160–161(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
6. **Губанова Н.Л.** Влияние земноводных на химические свойства почв и их функциональное значение в лесных экосистемах Присамарья /Н.Л.Губанова/ ІІ Международная научная конференция «Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах». –Д.: ДНУ, 2003, 28–31 октября. –С. 199–200.
7. **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.
8. 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(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
9. 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(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
10. Булахов В.Л. Закономірності біогеоценотичного розподілу риючої форми земноводних – часникової жаби (*Pelobates fuscus* L.) в лісових біогеоценозах Присамар’я/ В.Л. Булахов, **Н.Л. Губанова**// Сучасні проблеми зоологичної науки: мат. Всеукр. наук. конференції “Наукові питання, присв. 170 річчю засновання кафедри зоолгії та 100 – річчю з дня народження проф. О.Б. Кістяковского. – Киів: КНУ. – 2004. –– с. 22–24(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
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(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
12. 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.
13. Bulakhov, Valentin L., Viktor Y. Gasso &**Nadija L. Gubanova** Amphibians and reptiles as structural and functional constituent of forests in steppe Ukraine / V.L.Bulakhov, В. Я. Гассо, N. L. Gubanova // Societas Europae Herpetologica (SEN), Abstracts 13th Ordinary General Meeting, Bonn, Germany. P. 35(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, доповідь*).
14. Bulakhov V. L. Role of vertebrates in rehabilitation forests in steppe zone under strong industial pollution / V. L.Bulakhov,A. E.Pakhomov, A. A.Reva, **N. L. Gubanova**// Proceeding of the XIX th international congress of zoology – Beiyng, China, 2005. – P. 508 (*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).
15. 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 (*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, доповідь*).
16. Булахов В. Л. Формирование фауны и роль земноводних на участках лесной рекультивации шахтних отвалов Западного Донбасса / В.Л. Булахов, В.Я. Гассо, **Н.Л. Губанова**// Материалы Vмеждународной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах». – Д.: Лира, 2009. – С.265– 266(*Особистий внесок – проведення досліджень, інтерпретація результатів, підготовка доповіді*).

**АНОТАЦІЯ**

**Губанова Н. Л.Динаміка, різноманіття, стійкість угруповань амфібій та їх функціональна роль в лісових біогеоценозах долини р. Самара–** На правах рукопису.

Дисертація на здобуття вченого ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю – 03.00.16 – «екологія» – Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара: Дніпропетровськ, 2015.

У дисертації встановлені закономірності динаміки та різноманіття угруповань амфібій лісових біогеоценозів долини р. Самара.Оцінено показники стійкості угруповань та визначена сутність педотурбаційної динаміки едафічних властивостей унаслідок риючої діяльності амфібій.Встановлено, що у 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*. 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. 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. 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. Доведено, що екологічні наслідки педотурбаційного впливу риючої 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. Наслідки зоогенної динаміки ґрунтових властивостей, які не затухають протягом значного часу, можуть накопичуватися, створюючи значний біогеоценотичний ефект від риючої діяльності *Pelobates fuscus.*

Ключові слова: динаміка, чисельність, стійкість, педотурбації.

**АННОТАЦИЯ**

**Губанова Н. Л. Динамика, разнообразие, устойчивостьсообществ амфибий и их функциональная роль в лесных биогеоценозах долины р. Самара–** На правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности– 03.00.16 – «экология» – Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара: Днепропетровск, 2015.

В диссертации установлены закономерности динамики и разнообразиясообществ амфибий лесных биогеоценозов долины р. Самара.Оценены показатели устойчивости сообществ и определена сущность педотурбационной динамики эдафических свойств вследствие роющей деятельности амфибий. В исследованных биогеоценозах центральной поймы и арены долины р. Самара сообщества бесхвостых земноводных представленные четырьмя видами (*Pelobates fuscus*, *Rana arvalis, Bombina bombina* и *Bufo bufo*), среди которых доминантнымявляется*Pelobates fuscus*. Характерной особенностью динамики группировок амфибий является инвариантное соотношение компонентов группировки: порядок доминирования популяций всегда остается постоянным. Среди исследованных факторов наибольшее значение в формировании разнообразияиграетфактор сезонности. Парцеллярная структура биогеоценоза, сезон и год определяют вместе 9,08 % от общего варьирования энтропии группировки в центральной пойме. Сезон, год, а также их взаимодействие, определяют вместе 9,87 % от общего отклонения энтропии сообщества в арене. Среди указанных факторов наибольшее значение в формировании разнообразияиграет фактор сезонности, который описывает 5,49 % от общего отклонения энтропии в пойме и 6,16 % – в арене. Установлено, что группировка амфибий как целостная система в пределах исследованного пространственного и временного диапазонов в центральной пойме и арене характеризуется устойчивостью по критерию Мея. На фоне тотальной устойчивостисообществапо отдельным аспектамнаряду с преобладанием устойчивых состояний могут наблюдаться нейтральные или неустойчивые состояния. Применение динамических матриц дает возможность для более детального исследования динамики и устойчивости реальных сообществ. Критерии устойчивости сообществпо Ляпуновупозволяютохарактеризовать устойчивость сообществ в терминах эластичности, реактивности и качественно определить колебательную динамику. По критерию Ляпунова сообщество амфибий также является глобально устойчивым, но отдельные стационарные состояния во временном или биогеоценотических аспектах могут бить неустойчивыми, или устойчивыми, но существенно реактивными. Экологические последствияпедотурбационноговлиянияроющей деятельности *Pelobates fuscus*  имеют сложную природу. Главным механизмом влияния педотурбационной на динамику эдафических свойств, который объясняет 41,94-48,71 % общей дисперсии, является механическое перемешивание почвенной массы и выравнивание профильного распределения отдельных химических веществ в почве. Педотурбационнаяактивностьамфибийоказываетрегулирующеевлияниенапротекание почвообразовательныхпроцессов, котороевыходитзарамкитолькомеханическогоперемещенияпочвы. Измененияпрофильногораспределенияконцентрацийпочвенныхвеществ, модуляцияпочвенныхрежимоввлагиивоздуха, приводяткформированиюспецифическихусловий, которыенехарактерныдляпочвывнеграниц зоогенных педотурбаций. Инициированная педотурбациямивариабельностьэдафических свойств слагаетсяиз компонентов, которые отличаются особенностями динамики. Динамические тренды могут затухать на протяжениикороткого времени (1–3 месяца), среднего времени (3–12 месяцев), или не затухать, т.е. оставлять свое влияние на значительный период времени. Следствиязоогенной динамики почвенных свойств, которые не затухают на протяжении значительного времени, могут накапливаться, создавая значительныйбиогеоценотический эффект от роющей деятельности *Pelobates fuscus.*

Результаты диссертационной работы позволяют рекомендовать природоохранным учреждениям, а также учреждениям, которые проводят биологический мониторинг, проведение мониторинга численности и биологического разнообразиясообществ амфибий в наземных местопребываниях с учетом следующих рекомендаций. Количественные учеты группировок амфибий осуществлять с помощью траншейного метода. В национальных парках и заповедниках, а также других объектах природно-заповедного фонда, после количественного учета животных должны возвращаться в природу. Для проведения исследований в области оценки антропогенного влияния животных, собранные с помощью траншейного метода вне границ объектов природно-заповедного фонда, могут использоваться для проведения морфо-физиологических и экотоксикологических исследований. При интерпретации результатов мониторинга численности сообществ амфибий следует учитывать, что вариабельность численности видов сообщества не является надежным маркером устойчивости: устойчивоесообщество может включатьсущественно вариабельные популяции, а сообщество, котороеутратило свойство устойчивости, может временно характеризоваться стабильной динамикой элементов. Для оценки устойчивости необходимо признать практическую потребность проведения долгосрочных многолетних мониторинговых программ по оценке состояния сообществ животных, так как ограниченные во времени срезы состояния не могут иметь решающего значения в освещении их устойчивости. Полученные результаты подтверждают роль биогеоценотического (а в более широком смысле – ландшафтно-экологического) разнообразия в формировании свойства устойчивости группировок. Поэтому охрана биогеоценотическогоразнообразия является основой поддержания устойчивостисообществ амфибий.

Ключевые слова: динамика, численность, устойчивость, педотурбации

**SUMMARY**

**GubanovaN. L. Dynamics, diversity, stability of amphibiancommunities and their functional role in forest biogeocenoses of the river Samara valley**

Dissertation for degree of Candidate of biological sciences by speciality 03.00.16 – ecology. –Oles HoncharDnepropetrovsk National University, Ministry of Education and Science of Ukraine, Dnipropetrovsk, 2015.

Dynamics and a diversity of amphibian communities of valley of the river Samara forest biogeocenoses have been established in dissertation.Indicators of community stability have been estimated.The essence of edafic properties pedoturabation dynamics owing to amphibians digging activity have been defined. Four species of anura (*Pelobates fuscus*, *Rana arvalis, Bombina bombina* and *Bufo bufo*) have been found to be presented in forest biogeoceonosis of the river Samara valley among which *Pelobates fuscus*is dominant. The biogeocenose partilar structure, a season and year define together 9,08 % from the total variation of community entropy in central part of the river flooded area. The season and year, and also their interaction, define together 9,87 % from the total of community entropy variation in arena. Amphibians community have been established as being complete system within the investigated regional and time ranges in central part of river valley flooded area and on arena is characterised by stability by May criterion. By Lyapunov's criterion the amphibians community also is globally stable, but separate stationary states in time or biogeoceonotic aspects can bits the unstable. It is proved that ecological consequences pedoturbation influences of digging activity *Pelobates fuscus* have the complex nature. Mechanical hashing of soil mass and alignment of profile allocation of separate chemical materials of a soil is the main mechanism of pedoturbation influence on edafic properties dynamics which explains 41,94-48,71 % of a total variance. Consequences of zoogene dynamics of soil properties which do not fade throughout considerable time, can collect, creating considerable biogeoceonotic effect from digging activity *Pelobates fuscus.*

Keywords: dynamics, number, firmness, педотурбации.

Пiдписано до друку 15.01.2016. Формат 60×84 1/16. Папір офсетний

Умовн. друк. арк. 1,53. Обл.-вид. арк. 1,6. Зам. № 467.

Наклад 100 прим.

Видавець «ФОП Середняк Т.К.», 49000, Дніпропетровськ, 18, а/с 1212

Свідоцтво про внесення суб’єкта видавничої справи до Державного реєстру   
видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції ДК № 4379 від 02.08.2012.

Ідентифікатор видавця в системі ISBN 7257

49000, Дніпропетровськ, 18, а/с 1212

тел. (063)-401-55-03, (056)-798-22-47

E-mail: s-k-y@ukr.net,

[www.isbn.com.ua](http://isbn.com.ua)

www.adverta.com.ua

[www.vk.com/izdatelstvo\_adverta](http://vk.com/izdatelstvo_adverta)

www.facebook.com/adverta.Izdatelstvo