



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
 Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seria Biologiâ, ekologiâ
 Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 2015. 23(1), 66–73.

doi:10.15421/011510

ISSN 2310-0842 print
 ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

УДК 574.3:59.009

Різноманіття та динаміка угруповань земноводних заплавних екосистем р. Самара

О.В. Жуков, Н.Л. Губанова

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, Україна

Надано оцінку впливу чисельності та різноманіття угруповань земноводних на стан лісових екосистем у різних парцелах. Серед досліджених видів земноводних за допомогою факторів ентропії, коефіцієнтів різноманіття встановлено домінуючий вид. Урахування впливу предикторів дає можливість виявити чисельність і таксономічне різноманіття амфібій в умовах заплавної липово-ясеневі дїброви. У результаті обліку виявлено *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), *Rana arvalis* Nilsson, 1842, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), *Bombina bombina* (Linnaeus, 1758). За чисельністю амфібій відбувалися зміни протягом років спостереження. Характерна особливість динаміки амфібій – інваріантне співвідношення компонентів угруповання, порядок домінування популяцій завжди залишається постійним. Різноманіття метаугруповання (гамма-різноманіття) становить 3,76, різноманіття на рівні сайтів (альфа-різноманіття) – 3,52, бета-різноманіття – 1,07. Серед досліджених факторів найбільше значення у формуванні різноманіття має фактор сезонності. Загальний чинник, який впливає на чисельність тварин, – стабільність структури метаугруповання амфібій, що відображено за допомогою індексів різноманіття. Фактор року майже не впливає на стан популяцій амфібій і проявляється у стабільному розподілі популяцій за парцелами біогеоценозу та інваріантному стосовно років співвідношенню чисельностей популяцій, які складають угруповання. Стабільний рівень видового багатства угруповання амфібій у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Варіабельність різноманіття між угрупованнями зумовлена саме динамікою видів.

Ключові слова: амфібії; заплавна липово-ясеневі дїброва; парцела; чисельність; сезонність

Diversity and dynamics of amphibians in floodplain ecosystems of the Samara river

O.V. Zhukov, N.L. Gubanova

Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine

High emphasis is placed on amphibian importance as a buffer system, which has inhibiting effect on technogenic transformation of biogeocoenoses. Issues of the animals' use in biological restoration, ecological rehabilitation of technogenic landscapes and in bioindication of environmental conditions are covered. Change in any component of the ecosystem leads to changing of the whole ecosystem. Anuran amphibians are extremely vulnerable to harmful effects of many factors of natural and anthropogenic origin. That is why, the destruction of forests, draining of wetlands, global climate change, global and local environmental pollution lead to complete disappearance or drastic decrease in numbers of many species of amphibians, reduction and fragmentation of their habitats, increased diversity and overall proportion of morphological anomalies in the natural populations of this group of animals. Recent studies of morphological changes in amphibians are increasingly being used to assess the state of the natural state of their populations and quality of their environment. In the biogeocoenoses which are in the conditions of transformation amphibians have a number of advantages relative to their activity, the rate of reproduction, and eurybiont character. Practical recommendations on protection and enrichment of the regional herpetofauna are given. The impact of the number and species diversity of amphibians on forest ecosystems of the steppe Dnieper in various conditions is assessed. Parametric entropy factors, the coefficient of biodiversity helped to identify the dominant species of amphibians. Taking into account the influence of predictors, there is the possibility to determine the number and species diversity of amphibians in the conditions of floodplain lime-ash forest. As a result of recording, the following species were caught: *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), *Rana arvalis* Nilsson, 1842, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), *Bombina bombina* (Linnaeus, 1758). In the number of amphibians there have been changes. Invariant ratio of the communities is the

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, пр. Гагаріна, 72, Дніпропетровськ, 49000, Україна
Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Gagarin Ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010, Ukraine
 Tel.: +38-098-858-23-79. E-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

characteristic feature of the dynamics of amphibians, and the order of dominance. General diversity state of metagroup is 3.76. Diversity at the site level is 3.52, accordingly.

Keywords: amphibians; floodplain lime-ash forest; parcel; number; seasonal fluctuation

Вступ

Кліматичні зміни в Європі – це наслідок глобального потепління. З 1901 по 2005 рік середня температура по континенту збільшилась на 0,9 °C разом зі змінами у режимі опадів, напрямку та інтенсивності вітрів та збільшенням частоти екстремальних подій (Alcamo et al., 2007). Зміни клімату стають найважливішим драйвером зникнення видів (Foden et al., 2008). Як частина глобального різноманіття амфібії також постають перед загрозою зникнення (Wake and Vredenburg, 2008). Із початку 1970-х років спостерігається чітко визначена тенденція до зниження чисельності популяцій амфібій (Pounds and Crump 1994; Young et al., 2001; Ron et al., 2003) та збільшення випадків морфологічних аномалій під час індивідуального розвитку (Blaustein and Johnson, 2003; D'Amen et al., 2008). Близько 41% видів амфібій перебуває під загрозою, що є найвищим показником серед хребетних тварин (Baillie et al., 2010). Однак не існує єдиного фактора, який спричиняє зниження чисельності популяцій амфібій. До комплексу негативних чинників поряд із глобальним потеплінням належать зникнення оселищ, хвороби, інвазійні види, хімічне забруднення, надмірна експлуатація угідь (Alford and Richards, 1999; Pimm and Raven, 2000; Collins and Stoffer, 2003; Stuart et al., 2004; Marchenkovskaja, 2013). Ультрафіолетова радіація (UV-B, 280–315 нм) здатна пошкоджувати розвиток амфібій на всіх фазах життєвого циклу (Blaustein and Bancroft, 2007). Збільшення ультрафіолетового опромінення, що відбувається внаслідок стратосферного витончення озонового шару (Middleton, 2001), розглядається як суттєвий фактор зниження чисельності деяких амфібій (Blaustein and Kiesecker, 2002).

Природні та штучні лісові екосистеми степового Придніпров'я – цінні об'єкти, які можуть бути втрачені під час створення екомережі як ключові території, буферні зони, екологічні коридори та відновлювані території. Вони потребують проведення моніторингових досліджень кругообігу органо-мінеральних речовин із метою розробки теоретичних засад і здійснення практичних заходів степового лісорозведення та догляду за лісовими насадженнями різного призначення у степовій зоні (Pakhomov and Brygadyrenko, 2005; Svetkova and Dubina, 2008). Лісові біогеоценози справжніх степів України різняться не лише видовим складом, структурно-функціональними та екологічними особливостями, а й кількісними показниками розподілу, накопичення та міграції органо-мінеральних речовин, наявність яких пов'язана з видовим різноманіттям зооценозу (Alimov, 1993).

Видове різноманіття – ключова концепція для розуміння та менеджменту екосистем (Pakhomov and Kunah, 2005). Воно визначається як ефективна кількість видів (родів, родин тощо), представлена певною кількістю особин (De'ath, 2012). Різноманіття залежить від кількості видів та їх пропорційної чисельності (Magurran, 2004). Воно збільшується при зростанні кількості видів та вирівняності розподілу їх чисельності (Pielou,

1975). Різноманіття представлене як ефективна кількість видів, тобто кількість однаково представлених видів, різноманіття яких дорівнює різноманіттю угруповання зі спостережуваними значеннями чисельності.

У межах типу біогеоценозу формується певний склад консортів, видове різноманіття яких, кількісні показники та структура домінування в угрупованні залежать 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) викликає зміни видового різноманіття консортів, структури їх домінування в угрупованні, кількісних характеристик. Наслідком цього стають зміни у ценотичних взаємозв'язках між живими організмами (Kozlovskiy, 2011).

Різноманіття також характеризується порядком, який є відносною вагою чисельності видів (Bulakhov et al., 2003; Pakhomov and Kunah, 2005; De'ath, 2012). Зважування чисельності може бути здійснене зведенням частки виду p_i у степінь q , який зветься порядком різноманіття. Порядок може набувати будь-якого значення, найчастіше його обирають рівним 0, 1 та 2, а відповідні різноманіття є кількістю видів (видове багатство) Шеннона та Сімпсона.

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 спричиняють повне зникнення або різке зменшення чисельності багатьох видів амфібій, скорочення та фрагментацію їх ареалів, підвищення різноманіття та морфологічних аномалій у їх природних популяціях. Останнім часом дослідження морфологічних змін амфібій все частіше використовуються для оцінки природного стану їх популяцій та якості середовища існування (Marushhak and Muravines, 2013). У біогеоценозах, що перебувають в умовах трансформації, залишається невелика кількість хребетних, придатних до моніторингових досліджень (Pakhomov et al., 2011). Враховуючи це, амфібії мають значну кількість переваг щодо їх швидкості розмноження, еврибіонтності тощо (Akulenko, 2009; Bobyliv et al., 2014). Вплив ссавців на рівень біорізноманіття та стан екосистем степового Придніпров'я вивчено досить ретельно (Bulakhov and Pakhomov, 2006), а значення представників класу земноводних залишається не повністю розкритим (Cawford, 2012).

Мета цієї статті – оцінити статистичні параметри динаміки чисельності популяцій амфібій та показники різноманіття їх угруповань у лісовому біогеоценозі центральної заплави р. Самара.

Матеріал і методи досліджень

В умовах степового Придніпров'я земноводні віддають перевагу заплавної місцевості (Konstantinova and

Bulakhov, 1973). Серед типів біогеоценозів слід виділити заплаву липово-ясеневу діброву з добре розвиненим чагарниковим підліском, у межах якої спостерігається значна чисельність безхвостих амфібій. Матеріал цієї статті зібрано у 2002–2004 роках на екологічному профілі ННЦ ДНУ імені Олеса Гончара «Присамарський біосферний стаціонар імені О.Л. Бельгарда». У межах липово-ясеневі діброви розрізняють декілька парцелярних структур: мертвопокривна, мокрицева та яглицева парцели, які займають 20, 40 та 30% площі біогеоценозу відповідно (Lisovec' and Brailko, 2011). Мокрицева мезофільна (свіжа) парцела пов'язана з підвищеними позиціями під ясенем і кленом польовим. Мертвопокривна парцела розташована під наметом щільнокронних порід (дуба звичайного, кленів гостролистого та польового) із зімкненістю крон 0,9. Яглицева мезогірофільна (волога) парцела пов'язана зі зниженими позиціями рельєфу (Nazarenko, 2012).

Облік амфібій проведено на пробних ділянках за допомогою ловчих траншей кільцевої форми. Діаметр траншеї складав 5,2, глибина – 0,4, ширина – 0,2 м. У кожній частині кола, яка відповідає півночі, півдню, заходу та сходу, розташовані ловчі циліндри (діаметром 0,2 та висотою 0,4 м). Циліндри вкопано у кільцевій траншеї так, що верхня частина циліндра збігалася з дном траншеї. Виймали тварин один раз на добу протягом періоду спостережень. У результаті обліку відловлено часникову жабу (*Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768)), гостроморду ропуху (*Rana arvalis* Nilsson, 1842), жабу звичайну (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)) та кумку червоночереву (*Bombina bombina* (Linnaeus, 1758)).

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

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

Ентропія – адитивна величина, а різноманіття – експоненціальна ентропія та мультиплікативна величина. Різноманіття 0D – кількість видів, а 2D – різноманіття, яке базується на індексі Сімсона. Різноманіття має α , β та γ -ієрархію. За допомогою MDM-процедури (multinomial diversity model – мультиноміальна модель різноманіття) встановлено залежність різноманіття від комплексу факторів середовища, просторових або часових предикторів (De'ath, 2012).

Як предиктори у статті розглянуто фактор року (рівні фактора – 2002, 2003 та 2004 рр.), парцелярну структуру біогеоценозу (рівні фактора – мертвопокривна, яглицева та зірчоникова парцели), сезон року (весна, літо, осінь).

У 2002 році обліки проведено влітку (з 1 по 10 липня) та восени (з 16 по 25 вересня), у 2003 – навесні (з 12 по 21 травня), влітку (з 1 по 10 липня) та восени (з 16 по 25 вересня), у 2004 році – навесні (з 12 по 23 травня), влітку (з 1 по 10 липня) та восени (з 16 по 25 вересня).

Розрахунки виконано за допомогою статистичної оболонки R (R Core Team, 2013) та R пакета MDM (De'ath, 2011). Назви видів наведено за базою даних Fauna Europaea (<http://www.faunaeur.org/>).

Результати та їх обговорення

Домінантом у угрупованні земноводних є *P. fuscus*, чисельність цього виду становить у середньому за період досліджень $7,0 \pm 0,2$ екз./10 пастко-діб. Найбільшим коефіцієнтом варіації характеризується кількість найменш чисельного виду. Коефіцієнт варіації для *B. bufo* становить 67%, а для *P. fuscus* – 45%. Коефіцієнти варіації чисельності *P. fuscus* і *R. arvalis* однакові (табл. 1). Статистичні розподіли чисельності для всіх популяцій амфібій асиметричні зі зсувом у лівий бік. Спостережувані розподіли апроксимовані законом Пуассона (рис. 1).

Розподіл Пуассона застосовується для моделювання випадкового потоку (Puzachenko, 2004; Shebanin, 2008). 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 *B. bufo* статистично вірогідно може бути описана законом Пуассона. Одержаний результат свідчить про те, що чисельність як така не вказує безпосередньо на ступінь преференції біотопу. Випадковий характер динаміки формується за умов відсутності дії лімітуючих факторів, що зумовлює відхилення розподілу чисельності.

Графічний аналіз розбіжностей теоретичного та спостережуваного розподілів дозволяє встановити причини не випадкового характеру динаміки. Для *B. bombina* елімінуються максимальні чисельності популяції, внаслідок чого розподіл представників цього виду не випадково «зрізаний» зверху. Така конфігурація може бути наслідком дії лімітуючих факторів. Те ж саме відбувається відносно популяції *R. arvalis*. Для *P. fuscus* відхилення від випадкового розподілу зумовлене стабілізацією чисельністю як справа, так і зліва від модальних значень. Таким чином, для чисельних компонентів угруповання амфібій досліджуваного біогеоценозу характерне відхилення від випадкового статистичного розподілу внаслідок дії регулювальних факторів.

Таблиця 1

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

Вид	$\bar{x} \pm SE$	CV, %	Довірчий інтервал; $\pm 95\%$	$As \pm SE_{As}$	$Ex \pm SE_{Ex}$
<i>B. bufo</i>	$2,34 \pm 0,10$	66,9	2,14 – 2,54	$0,96 \pm 0,16$	$1,19 \pm 0,31$
<i>B. bombina</i>	$4,94 \pm 0,18$	56,3	4,58 – 5,29	$0,46 \pm 0,16$	$0,04 \pm 0,31$
<i>R. arvalis</i>	$6,28 \pm 0,18$	45,0	5,92 – 6,64	$0,74 \pm 0,16$	$0,83 \pm 0,31$
<i>P. fuscus</i>	$7,00 \pm 0,20$	45,0	6,59 – 7,40	$0,76 \pm 0,16$	$0,88 \pm 0,31$

Примітки: \bar{x} – середнє значення, CV – коефіцієнт варіації, As – асиметрія, Ex – ексцес.

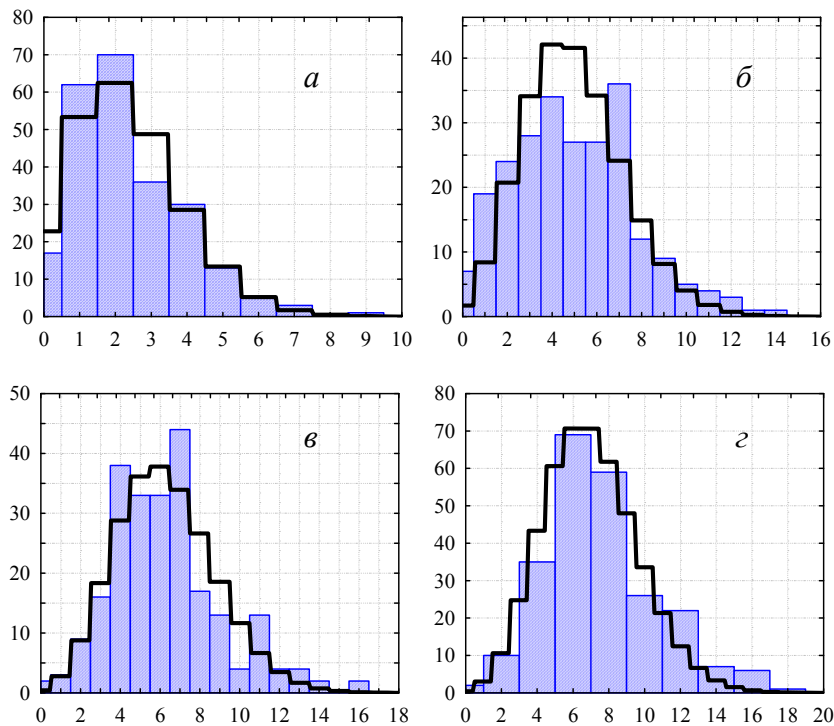


Рис. 1. Статистичний розподіл чисельності амфібій: лінія вказує гіпотетичний розподіл Пуассона; *a* – *B. bufo* (Lambda = 2,34, тести відповідності розподілу Пуассона: Колмогорова – Смирнова $d = 0,04$, $\chi^2 = 7,44$, $df = 5$, $P = 0,19$); *б* – *B. bombina* (Lambda = 4,94, $d = 0,08$, $P < 0,10$, $\chi^2 = 48,28$, $df = 8$, $P = 0,00$); *в* – *R. arvalis* (Lambda = 6,28, $d = 0,05$, $\chi^2 = 28,52$, $df = 9$, $P = 0,00$); *г* – *P. fuscus* (Lambda = 7,0, $d = 0,05$, $\chi^2 = 20,49$, $df = 5$, $P = 0,01$); по осі абсцис – кількість пастко-діб, по осі ординат – кількість особин

У чисельності амфібій відбувалися зміни протягом років спостереження (рис. 2). Характерною особливістю динаміки амфібій є інваріантне співвідношення компонентів угруповання: порядок домінування популяцій завжди залишається постійним. Порівняно з 2002 у 2003 р. відбулося значне зростання чисельності *B. bombina* та *R. arvalis* (у 2,72 та 1,67 раза відповідно). Чисельність

B. bufo та *P. fuscus* демонструвала повільніше зростання (у 1,49 та 1,39 раза відповідно). У 2004 році спостерігалось зменшення чисельності *B. bufo*, у той час як для інших видів зменшення або не було зовсім (*P. fuscus*), або воно було дуже незначним. Дисперсійний аналіз підтвердив статистично вірогідний вплив фактора року на чисельність амфібій (табл. 2).

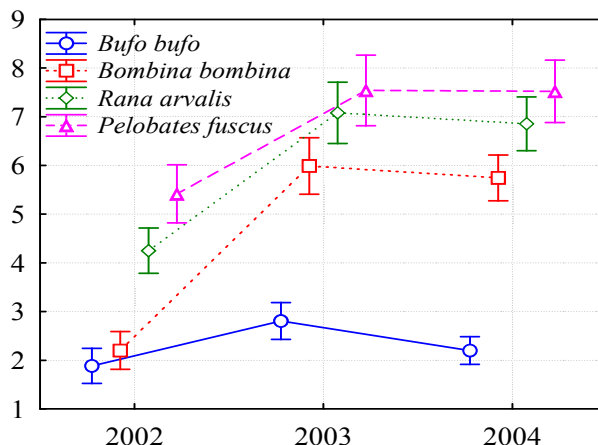


Рис. 2. Динаміка чисельності амфібій по роках:

наведено середні значення та 95% довірчі інтервали; вісь абсцис – роки, вісь ординат – чисельність, екз./10 пастко-діб

Варіабельність чисельності амфібій має статистично вірогідну компоненту мінливості по роках. Також можна припустити стабільність (інваріантність) структури метаугруповання амфібій. Кількісно структура може бути відображена в термінах показників різноманіття (кількість видів, індекси Шеннона та Сімпсона). Ми провели множинний аналіз різноманіття метаугруповання амфі-

бій із метою визначити компоненти, які формують це різноманіття як модель досліджень, вплив парцелярної структури біогеоценозу, сезону та року (табл. 3).

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 кватиль – 3,40, 3-й кватиль – 3,86),

відповідно бета-різноманіття дорівнює 1,07. Парцели, сезон і рік визначають разом тільки 9,1% загального відхилення ентропії. Серед указаних факторів найбільше значення у формуванні різноманіття має фактор сезонності, який описує 5,5% загального відхилення ентропії.

Загальний висновок, який випливає з одержаних результатів, це стабільність структури метагрупування амфібій, яка відображена за допомогою індексів різноманіття.

Залежність показників різноманіття від порядку ентропії q формує профіль різноманіття (рис. 3).

Таблиця 2

Дисперсійний аналіз впливу фактора року на чисельність амфібій

Види	Сума квадратів ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів помилки	Середня помилка	F-відношення	P-рівень <0,001
<i>B. bufo</i>	33,0	16,5	546	2,33	7,1	0,00
<i>B. bombina</i>	604,3	302,1	1219	5,21	57,9	0,00
<i>R. arvalis</i>	332,8	166,4	1554	6,64	25,0	0,00
<i>P. fuscus</i>	200,3	100,1	2140	9,15	10,9	0,00

Примітки: степені вільності ефекту – 2, степені вільності помилки – 234.

Таблиця 3

Множинна модель різноманіття (MDM) метагрупування амфібій

Модель	Ентропія	Диференційна ентропія	Частка 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

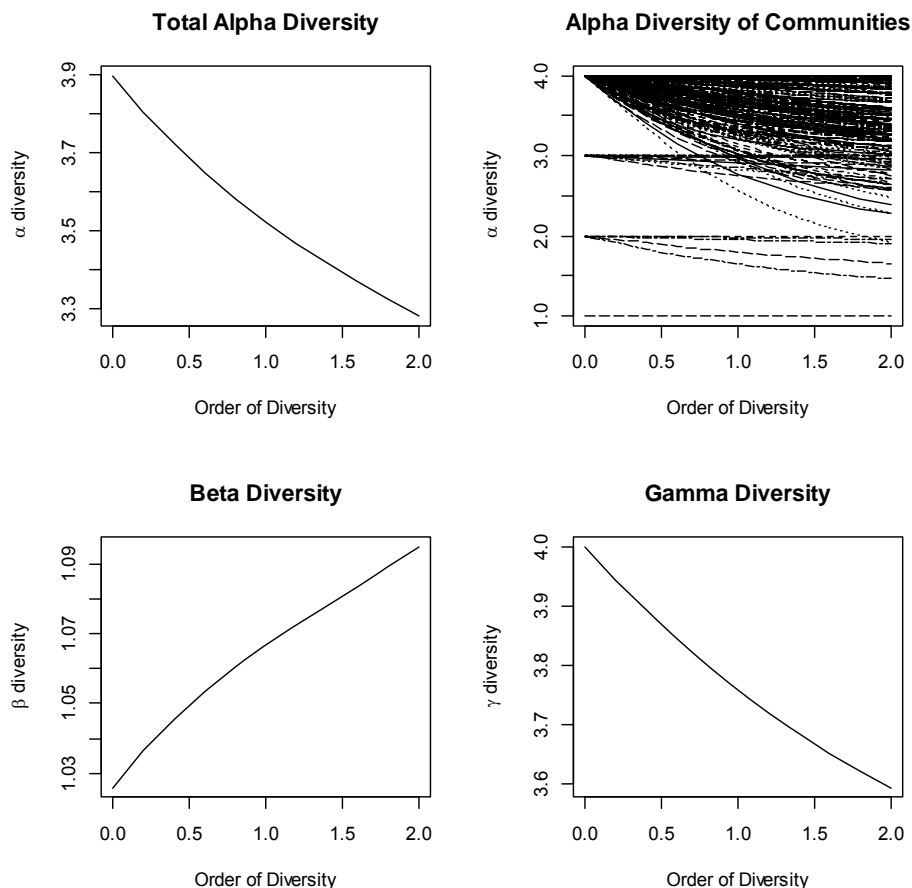


Рис. 3. Профіль різноманіття метагрупування амфібій у заплаві р. Самара:
по осі абсцис – ентропія, по осі ординат – різноманіття

За своєю природою показники α - та μ -різноманіття зменшуються зі збільшенням порядку q (Leinster, 2011; Marcon et al., 2014), що ми спостерігаємо за власними

результатами. Порядок ентропії змінює акцент у ролі видів із різною чисельністю: у разі збільшення порядку урахується більшою мірою значення більш численних

видів у формуванні різноманіття. Одержані дані свідчать про те, що у формуванні загального різноманіття суттєву роль відіграють більш численні види. Загальний низький рівень видового багатства угруповання амфібій у дослі-

джуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Таким чином, варіабельність різноманіття між сайтами зумовлена динамікою чисельності масових видів.

Таблиця 4

Динамічна чисельність амфібій у центральній заплаві р. Самара по сезонах року (2002–2004 рр., екз./10 пастко-діб, $x \pm SE$)

Парцела	Сезон	<i>B. bufo</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>P. fuscus</i>
Зірочникова	весна	2,53 ± 0,50	6,26 ± 0,51	7,53 ± 0,60	9,00 ± 0,93
	літо	2,23 ± 0,27	5,70 ± 0,66	7,83 ± 0,68	8,90 ± 0,71
	осінь	2,37 ± 0,27	4,27 ± 0,37	5,33 ± 0,28	5,80 ± 0,29
Мертвопокровна	весна	2,26 ± 0,38	5,47 ± 0,50	6,58 ± 0,66	8,00 ± 0,75
	літо	1,97 ± 0,29	5,47 ± 0,63	7,83 ± 0,50	8,47 ± 0,56
	осінь	2,40 ± 0,25	3,07 ± 0,25	4,23 ± 0,26	4,53 ± 0,34
Яглицева	весна	2,47 ± 0,35	5,79 ± 0,52	7,32 ± 0,48	7,47 ± 0,52
	літо	2,03 ± 0,23	5,53 ± 0,61	6,20 ± 0,53	7,00 ± 0,44
	осінь	2,90 ± 0,30	3,87 ± 0,34	4,60 ± 0,35	5,07 ± 0,35
Усього		2,34 ± 0,10	4,94 ± 0,18	6,28 ± 0,18	7,00 ± 0,20

Чисельність *B. bufo* у мокрицевій і мертвопокровній парцелах звичайно максимальна 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 *B. bufo* (табл. 5).

Аналіз гістограми розподілу чисельності вказує на особливості стану популяції цього виду залежно від пар-

целярної структури біогеоценозу. Розподіл чисельності в умовах мертвопокровної парцели значно більш асиметричний порівняно з розподілом у мокрицевій та яглицевій парцелах. Розподіл чисельності *B. bufo* в мокрицевій та яглицевій парцелах статистично вірогідно може бути описаний розподілом Пуассона, у той час як розподіл у мертвопокровній парцелі суттєво відхиляється від цього закону, що свідчить про наявність регулярних факторів, які відхиляють розподіл у бік менших значень чисельності.

Таблиця 5

Дисперсійний аналіз впливу факторів сезону та парцелярної структури біогеоценозу

Види	Сума квадратів ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів помилки	Середня помилка	F-відношення	p-рівень
<i>B. bufo</i>	17,99	2,25	561,32	2,46	0,91	0,51
<i>B. bombina</i>	242,04	30,25	1582,01	6,94	4,36	0,00
<i>R. arvalis</i>	433,78	54,22	1453,84	6,38	8,50	0,00
<i>P. fuscus</i>	609,96	76,24	1731,04	7,59	10,04	0,00

Примітка: степені вільності ефекту – 8, степені вільності помилки – 228.

За чисельністю *B. bufo* не спостерігається відмінностей у парцелах дослідженого біогеоценозу, тоді як аналіз розподілу свідчить про те, що в межах мертвопокровної парцели відмічено значні зміни чисельності.

Парцели з рослинним покривом відрізняються від парцели з відсутністю рослинного покриву, що дозволяє зробити припущення про причини екстремального характеру мертвопокровної парцели. Відмінностей між парцелами за чисельністю *B. bufo* не встановлено. Міграційна здатність цього виду амфібій на фоні зумовленого пертинентного впливу лісової рослинності стабільності мікрокліматичного режиму лісового біогеоценозу сприяє вирівнюванню щільності населення амфібій. Мертвопокровна парцела – це ділянка лісу без трав'яного покриву з більш жорстким мікрокліматичним режимом, що може впливати на чисельність *B. bufo*.

Висновки

Серед досліджених факторів найбільше значення у формуванні різноманіття має фактор сезонності. Загальним чинником, що впливає на чисельність тварин, є ста-

більність структури метаугруповання амфібій. Це відображено за допомогою індексів різноманіття. Фактор року майже не впливає на стан популяції амфібій і проявляється в стабільному розподілі популяції за парцелами біогеоценозу та інваріантному стосовно років співвідношенні чисельностей популяцій, які складають угруповання. Стабільний рівень видового багатства угруповання амфібій у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Варіабельність різноманіття між угрупованнями зумовлена саме динамікою видів.

Бібліографічні посилання

- Akulenko, N., 2009. Pravomerno li ispol'zovanie perifericheskoy krovi amfibij dlja opredelenija stepeni antropogennogo zagrjaznenija? [Is it possible to use the peripheral blood of amphibians to determine the degree of anthropogenic pollution]. Zoocenosis – 2011. Dnipropetr. Univ. Press, Dnipropetrovsk, 237–239 (in Russian).
- Alcamo, J., Moreno, J.M., Novaky, B., Bindi, M., Corobov, R., Devoy, R.J.N., Giannakopoulos, C., Martin, E., Olesen, J.E., Shvidenko, A., 2007. Europe. In, Climate Change 2007: Im-

- pacts, 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. 541–580.
- Alford, R., Richards, S., 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30, 133–165.
- Alimov, A., 1993. Raznoobrazie v soobshhestvah zhitvnyh i ego sohranenie [The diversity in the communities of animals and preservation]. *Uspehi Sovremennoj Biologii* 113(6), 652–658 (in Russian).
- Angulo, A., Foden, W., Vie, J.-C., Hilton-Taylor, C., Stuart, S., 2008. Species susceptibility to climate change impacts. The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN Gland, Switzerland.
- Baillie, J., Griffiths, J., Turvey, S., Loh, J., Collen, B., 2010. Evolution lost: Status and trends of the world's vertebrates. Zoological Society of London. United Kingdom.
- Blaustein, A., Kiesecker, J., 2002. Complexity in conservation: Lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecol. Lett.* 5, 597–608.
- Blaustein, A., Johnson, P., 2003. The complexity of deformed amphibians. *Front. Ecol. Environ.* 1, 87–94.
- Blaustein, A., Bancroft, B., 2007. Amphibian population declines: Evolutionary considerations. *BioScience* 57, 437–444.
- Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriaviy, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).
- Bulakhov, V.L., 1988. Mesto pozvonochnykh zhitvnykh v lesnykh biogeocenoazah [Place of vertebrates in forest biogeocenoses]. *Monitoringovyje Issledovanija Ekosistem Stepnoj Zony, ih Ohrana i Racional'noe Ispol'zovanie* 3, 145–151 (in Russian).
- Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. Bio-raznoobrazie kak funkcional'naja osnova jekosistem [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 11(1), 3–8.
- Bulakhov, V.L., Pakhomov, O.Y., 2006. Biologichne riznomanittja Ukrainy. Dnipropetrovs'ka oblast'. Ssavci (Mammalia) [Biological diversity of Ukraine. Dnepropetrovsk region. Mammals]. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Cobbold, J., Powell, 2011. Evolution stabilises the synchronising dynamics of poikilotherm life cycles. *Bull. Math. Biol.* 73(5), 1052–1081.
- Collins, J., Storfer, A., 2003. Global amphibian declines: Sorting the hypotheses. *Diver. Distribut.* 9, 89–98.
- Crawford, A., 2012. DNA barcoding applied to ex situ tropical amphibian conservation programme reveals cryptic diversity in captive populations. *Mol. Ecol. Resour.* 3, 1–14.
- Cvetkova, N., Dubina, A., 2008. Uroven' soderzhanija mikroelementov v pochvah urbosistem industrial'nykh gorodov stepnogo Pridneprov'ja [The level of trace elements in soils of urban systems in industrial cities steppe Dnieper region]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 16(1), 168–174 (in Russian).
- D'Amen, M., Salvi, D., Antocchia, A., Bombi, P., 2008. Studio degli effetti delle emissioni naturali del gas radon su *Triturus carnifex* (Amphibia, Salamandridae): Un approccio multidisciplinare. *Herpetologia Sardinia* 180–183.
- De'ath, G., 2012. Multivariate regression trees: A new technique for modelling species – environment relationships. *Ecology* 83, 1105–1111.
- Dure, M., Kehr, A., 2008. Diversity of amphibians in rice fields from Northeastern Argentina. *Intercepsiya* 33(7), 523–527.
- Kozlovskij, B., 2011. Osobennosti raspredelenija tjazhelykh metallov v organah *Calamagrostis epigeios* vo vremena rosta na otvalah ugol'nyh shaft [Peculiarities of heavy metals distribution in organs of the *Calamagrostis epigeios* growing on coal mine dumps]. *Zoocenosis* – 2011. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk, 5–6 (in Russian).
- Konstantinova, N., Bulakhov, V.L., 1973. Charakteristika struktury populjacij *P. fuscus* v uslovijah lesov Prissamar'ja [Characterization of the population structure of *P. fuscus* in terms of Samara river forest]. *Voprosy Stepnogo Lesovdenija* 4, 151–157 (in Russian).
- Konstantinova, N., 1973. O vidovom sostave i raspredelenii amfibij lesnykh biogeocenov Prissamar'ja [On the species composition and distribution of amphibians in forest biogeocenoses near the river Samara]. *Voprosy Stepnogo Lesovdenija* 4, 158–160 (in Russian).
- Lainster, T., 2011. An informal introduction to topos theory. School of Mathematics and Statistics, University of Glasgow.
- Lisovec', O.I., Braïlko, B.A., 2011. Biologo-ekologichnaya charakteristika trav'janogo pokrivu lipo-jasenevoi dibrovny central'noj zaplavy r. Samara [Biological and ecological characteristics of the grass cover in lipo-ash oak forest central floodplain of the river Samara]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 19(2), 86–92 (in Ukrainian).
- Magurran, A., 2004. Measuring biological diversity Blackwell Science. In: *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford, 105.
- Marchenkovskaja, A., 2013. Soobshhestva amfibij (Amphibia, Anura) na raznykh etapah antropogennoj sukcesii biogeocenov [Community of amphibians (Amphibia, Anura) at different stages of anthropogenic succession of biogeocenoses]. *Biologichnij Visnik MDPU im. B. Hmel'nic'kogo* 1(7), 82–89 (in Russian).
- Marcon, T., Margot, G., Mendonça, J., Carvalho, M., 2014. Holocene environmental climatic changes based on palynofacies and organic geochemical analyses from an inland pond at altitude in Southern Brazil. *American Journal of Climate Change* 3, 95–117.
- Margot, G., 2014. Environmental climatic changes based on palynofacies and organic geochemical analyses from an inland pond at altitude in Southern Brazil. *American Journal of Climate Change* 3, 95–117.
- Marushhak, O., Muravinec, O., 2013. Morfologichni anomaliji reproduktyvnoji chastyny populjaciji shesti vidiv bezhvostih amfibij fauny Ukrainy [Morphological abnormalities of the reproductive parts of the populations of six species of anuran amphibian fauna of Ukraine]. *Zoocenosis* – 2013. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk, 103–105.
- Middleton, E., Herman, J., Celarier, E., Wilkinson, J., 2001. Evaluating ultraviolet radiation exposure with satellite data at sites of amphibian declines in Central and South America. *Conserv. Biol.* 15, 914–929.
- Nazarenko, N.M., 2012. Ekologo-cenotychna struktura bajrachnykh dibrov pivnichnogo stepu Ukrainy [Eco-cenotical structure ravine oak forests in the Northern steppe of Ukraine]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 20(2), 46–56 (in Ukrainian).
- Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. Koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnogo sere-dovyshha Dnipropetrovskoi' oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 13(1), 213–225.
- Pakhomov, O., Kunakh, O., 2005. Funkcional'ne riznomanittja gruntovoi mezofauny zaplavnykh stepovykh lisiv v umovah shtuchnogo zabrudnennja sere-dovyshha [Functional diversity of soil mesofauna in floodplain forests in steppe conditions of artificial pollution]. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Pakhomov, O.Y., Gasso, V.Y., Goloborodko, K.K., Poljakov, M.V., Grycan, Y.I., Bulakhov, V.L., Brygadyrenko, V.V.,

- Kljuchko, Z.F., Mezherin, S.V., Novicky, R.O., Pysanec, Y.M., Pljushh, I.G., Ponomarenko, O.L., Puchkov, O.V., Radchenko, V.G., 2011. Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti. Tvarynnyj svit [The red book of Dnipropetrovsk region. Animals]. New Print, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Pimm, S., Raven, P., 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403, 843–845.
- Pounds, J., 1994. Amphibian decline and climate disturbance: The case of the golden toad and the harlequin frog. *Conserv. Biol.* 8, 72–85.
- Puzachenko, J., 2004. Matematicheskie metody v ekologicheskikh i geograficheskikh issledovaniyah [Mathematical methods in environmental and geographical studies]. Academy, Moscow (in Russian).
- R Development Core Team, 2013. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ron, S., Duellman, W., Coloma, L., Bustamante, M., 2003. Population decline of the jambato toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *J. Herpetol.* 37, 116–126.
- Shabanov, D., Litvinchuk, S., 2010. Zelenye ljagushki: Zhizn' bez pravil ili osobyj sposob evoljucii? [Green frog is a life without rules or a special way of evolution]. *Priroda* 3, 29–36 (in Russian).
- Shebanin, V., Mel'nik, S., Kramarenko, S., Ganganov, V., 2008. Analiz struktury populjacij [Analysis of population structure]. Mikolaïv (in Ukrainian).
- Schenkova, V., Horsák, M., Plesková, Z., Pawlikowski, P., 2012. Habitat preferences and conservation of *V. geyeri* (Gastropoda: Pulmonata) in Slovakia and Poland. *J. Mollusc. Stud.* 78, 105–111.
- Stuart, S., Chanson, S., Cox, N., Young, B., 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306, 1783–1786.
- Wake, D., Vredenburg, V., 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 105, 11466–11473.
- Young, B., Lips, K., Reaser, J., Ibanez, R., 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conserv. Biol.* 15, 1213–1223.
- Zhukov, O., 2009. Ekomorfichnij analiz konsorcij gruntovih tvarin [Environmental analysis in soil animals consortia]. Svidler, Dnipropetrovsk (in Russian).

Надійшла до редколегії 03.04.2015