

УДК 574.4+581.524:591.9(252.51+253)

О. Н. Кунах¹, А. В. Жуков², Е. В. Прокопенко³, Ю. А. Балюк¹

¹Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, ²Дніпропетровський державний аграрний університет, ³Донецький національний університет

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ БАЙРАКА ЯЦЕВ ЯР

Наведено результати дослідження тваринного населення ґрунтів байраку Яців Яр. Показано зв'язок між властивостями екологічної структури угруповань тварин і особливостями відповідних типів лісових біогеоценозів.

O. N. Kunakh¹, A. V. Zhukov², E. V. Prokopenko³, Y. A. Balyuk¹

¹Oles' Gonchar Dnipropetrovsk National University,
²Dnipropetrovsk State Agricultural University, ³Donetsk National University

ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE ANIMAL COMMUNITY OF THE YATSEV YAR RAVINE

The results of the soil animal community investigation in the ravine Yatsev Yar are presented. The connection between ecological structure of animal communities and properties of the corresponding forest types has been shown.

Введение

Особый географический вариант байрачных сообществ представляют леса бывшей порожистой части Днепра [1], которые являются составной частью экологической сети юга Украины [4]. А. Л. Бельгард [2] приводит такое описание: «Овражно-балочная система, что прорезает правобережье порожистой части Днепра, дает приют байрачным лесам и перелескам, представляющим один из южных форпостов байрачных лесов. Лесная растительность сосредоточена главным образом в верховьях балок и частично по склонам северных экспозиций. Тальвег и южные склоны чаще всего безлесны; если южные склоны прорезаны поперечными водороедами, то древеснокустарниковая растительность располагается по этим ложбинкам. Дендрофлора этих лесов отличается отсутствием таких видов, как ильм (*Ulmus scabra*) и клен остролистный (*Acer platanoides*). Некоторые виды – липа (*Tilia cordata*) и лещина (*Corylus avellana*) – встречаются редко и находятся здесь на грани своего затухания. Из групп типов, образующих основу лесной растительности байрачных лесов порожистой части Днепра, надо в первую очередь отметить *D_n* и *E*. Первая группа типов представлена пакленовыми дубравами, вторая – бересто-чернокленовыми дубняками».

Материал и методы исследований

Ловушки Барбера были установлены в урочище Яцев Яр в период с 15 сентября по 30 октября 2007 года. В каждом биогеоценозе разместили по три ловушки Барбера, которые располагались на вершинах равностороннего треугольника с длиной ребра 3 м

[5; 8]. В качестве ловушек Барбера применяли стеклянные емкости объемом 0,5 л с диаметром отверстия 7,5 см, заполненные на 1/5 1 % раствором формальдегида. Выемка животных из ловушек производилась три раза за указанный период, в итоговой таблице указана суммарное число отловленных экземпляров (табл. 1).

Пробы отобраны в 7 биогеоценозах вдоль катены, заложенной поперек главного направления байрака в средней его части: степная целинка (F_1) (верхняя треть склона байрака северной экспозиции), бересто-пакленовая дубрава с ежой ($D_{ac 1-2}$) (верхняя треть склона северной экспозиции), липо-ясенева дубрава со звездчаткой ($D_{ac 2}$), липо-ясенева дубрава с широколиственным ($D_{ac 2-3}$) (нижняя треть склона северной экспозиции), пакленовая дубрава со снытью ($D_{n 3}$) (тальвег байрака), бересто-ясенева дубрава с мятликом лесным ($D_{n 2}$) (нижняя треть склона южной экспозиции) и степная целинка (F_2) (средняя треть южной экспозиции). Пробные площади охватывают диапазон условий влажности от мезо-ксерофильных суховатых (степная целинка в верхней трети склона) до мезо-гигрофильных влажных в тальвеге. Диапазон условий минерализации почвенного раствора (трофность) находится в пределах от D_{ac} до F .

Для целей экологической классификации почвенных беспозвоночных применена процедура TWINSPAN-анализа [6; 7].

Результаты и их обсуждение

Максимальная численность животного населения отмечена в тальвеге байрака (263 экз.). Группу доминантов в этом участке байрака составляют хищные беспозвоночные: жужелицы (*Bembidion ustulatum*, *Bembidion lampron*, *Pterostichus niger*, *Agonum assimile*, *Pterostichus oblongopunctatus*), коротконадкрылые жуки (*Staphilinus sp.*, *Bledius sp.*, *Philonthus decorus*). Характерными обитателями тальвега являются личинки мягкотелок (*Cantharis sp.*). Личинки мягкотелок – хищники, обитают в верхних слоях почвы, во мху, в лесной подстилке и под корой деревьев, предпочитая увлажненные местообитания. Питаются яйцами и личинками мелких насекомых. Для личинок мягкотелок характерно внекишечное пищеварение [3]. Подстилочные сапрофаги представлены мокрицами (*Trachelipus rathkii*), кивсяками (*Rossiulus kessleri*) и многосвязями (*Schizothuranius dmitriewi*). Личинки чешуекрылых (*Apotelinae*) и листоедов (*Chrysomelidae*), а также имаго пластинчатоусых (*Scarabaeidae*) составляют ядро комплекса фитофагов.

В лесных биогеоценозах на склоне байрака северной экспозиции (нижняя и средняя треть) число отловленных животных существенно меньше, чем в тальвеге – 94 и 98 соответственно. Доминантами в этих сообществах являются жужелица *Carabus marginalis*, коротконадкрылые жуки (*Staphilinus sp.*, *Bledius sp.*), пластинчатоусые жуки, мокрица *Trachelipus rathkii*, уховертка *Forficula auricularis*, кивсяк *Megaphyllum sjaelandicum*, личинки чешуекрылых (*Apotelinae*), а также личинки двукрылых (*Chloromyia sp.*).

В маргинальных амфиценозах, которые находятся на границе между лесом и степью, отмечено возрастание обилия герпетобионтов. В верхней трети склона северной экспозиции и нижней трети южной экспозиции отловлено 185 и 191 экземпляр животных соответственно. На соседних участках степи обнаружено 114 и 66 экземпляров соответственно. В маргинальных сообществах продолжает сохранять доминирующее положение обитатель леса *Carabus marginalis*, важную роль играют жужелицы *Pterostichus strenuus*, *Ophonus puncticollis*, *Pterostichus melanarius*, *Asaphidion flavipes*, стафилиниды *Lomechusa strumosa*, *Staphilinus sp.*, мокрицы *Trachelipus rathkii*, уховертки *Forficula auricularis*, кивсяки *Rossiulus kessleri* и *Megaphyllum sjaelandicum*, много-

связи *Polydesmus inconstans*. Доминантами в степи являются жужелицы *Calathus melanocephalus*, *Zabrus tenebrioides*, *Leistus ferrugineus*, диплоподы *Megaphyllum kievense* и *M. sjaelandicum*, таракан *Ectobius duskei*, долгоносики *Curculionidae sp.* и пластинчатоусые жуки (*Scarabaeidae*), активно из соседних лесных биогеоценозов проникают *Carabus marginalis* и *Trachelipus rathkii*.

Таблица 1

Животное население подстилки байрака Яцев Яр (данные учетов ловушками Барбера, 15 сентября – 30 октября 2007 г., в экз.)

Класс	Отряд	Вид	Пробная площадь							
			1	2	3	4	5	6	7	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Oligohaeta</i>	<i>Haplotaenidae</i>	<i>Dendrobaena octaedra</i>		1					3	
<i>Arachnida</i>	<i>Aranei</i>	<i>Aranei sp.</i>								1
		<i>Haplodrassus sp.</i>	1							
		<i>Zelotes sp.</i>	3							
		<i>Gnaphosa sp.</i>				1				
		<i>Alopecosa sp.</i>		2			1	1		
		<i>Xerolycosa sp.</i>	2							
		<i>Pardosa sp.</i>	1	4	2	1			12	4
		<i>Pirata sp.</i>		4				7	1	
		<i>Trochosa terricola</i>		3	1			2		
		<i>Pirata hygrophilus</i>						1	1	
		<i>Trochosa sp.</i>						2		
		<i>Aelurillus sp.</i>	1							1
		<i>Asianellus festivus</i>	1							
		<i>Ballus sp.</i>			1					
		<i>Heliophanus sp.</i>				1				
		<i>Tetragnatha sp.</i>						1		
		<i>Xysticus sp.</i>	1							
		<i>Ozyptila trux</i>	1							
		<i>O. sp.</i>		1	1					
		<i>Eresus niger</i>								1
		<i>Pisaura mirabilis</i>	1	1					1	
		<i>Centromerus sylvaticus</i>		1				2		
		<i>Tenuiphantes flavipes</i>		1					1	
		<i>Linyphiidae sp.</i>		1				1		
		<i>Megalephyphantes pseudocollinus</i>						1		
		<i>Harpactea rubicunda</i>		3	3	3	4			
		<i>Agroeca cuprea</i>		3						1
	<i>A. dentigera</i>								1	
	<i>Tegenaria sp.</i>				1					
	<i>Zora spinimana</i>						1	1		
<i>Robertus lividus</i>							1			
<i>Opiliones</i>	<i>Opilio sp.</i>	1								
	<i>Odiellus bieniaszi</i>	4	1				3	7		
	<i>Oligolophus tridens</i>					12	6			
<i>Chilopoda</i>	<i>Geophilomorpha</i>	<i>Pachimerium ferrugineum</i>						1		
	<i>Lithobiomorpha</i>	<i>Lithobius forficatus</i>	1							
		<i>L. piceus</i>	3							
		<i>Monotarsobius curtipes</i>			1					
<i>Diplopoda</i>	<i>Diplopoda</i>	<i>Megaphyllum kievense</i>	15	14	3	1	1	3	7	
		<i>M. sjaelandicum</i>		2		4		5	5	
		<i>Polydesmus inconstans</i>		4				1		
		<i>Rossiulus kessleri</i>	1	10	3	2	2	5	4	
		<i>Schizothuranius dmitriewi</i>		3			2			
<i>Insecta</i>	<i>Blattoptera</i>	<i>Ectobius duskei</i>						2		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		<i>Agonum dorsale</i>		1					
		<i>A. assimile</i>		1	1	1	13	3	
		<i>A. obscurum</i>					3		
		<i>A. viduum</i>			1	1			
		<i>Amara eurynota</i>	1						
		<i>Anisodactylus signatus</i>	1				1		
		<i>Asaphidion flavipes</i>		1			4	4	
		<i>Bembidion lampron</i>	1	1			9	1	
		<i>B. ustulatum</i>		1		1	45	1	
		<i>B. andreae</i>		1					
		<i>Bledius sp.</i>	2		7	15	13		
		<i>Calathus melanocephalus</i>	14				2	1	4
		<i>C. fulvipes</i>	1						
		<i>C. fuscipes</i>	2						
		<i>Cantharis sp. 1</i>					3		
		<i>C. sp. 2</i>					4		
		<i>Carabus bessarabicus</i>					1		1
		<i>C. cancelatus</i>		1			1	1	
		<i>C. marginalis</i>	7	52	26	3	5	32	1
		<i>Chrysomelidae sp. sp.</i>		1			1		3
		<i>Clivina collaris</i>					1		
		<i>Crypticus quisquilius</i>	1						
		<i>Curculionidae sp. sp.</i>	7	2				1	2
		<i>Harpalus vernalis</i>	1						
		<i>H. anxius</i>	1						
		<i>H. distinguendus</i>					2		1
		<i>H. serripes</i>	1						
		<i>Lasiotrechus discus</i>					1		
		<i>L. micros</i>						1	
		<i>Lathrobium rufesceus</i>				1			
		<i>Leistus ferrugineus</i>	4	2	1	1	3		1
		<i>L. piceus</i>		3				1	
		<i>Lempyrus sp.</i>				1			
		<i>Lesteva longelytrata</i>						1	
		<i>Licinus cassideus</i>		1					
		<i>Lomechusa strumosa</i>						9	
		<i>Nothiophilus palustris</i>				1			
		<i>N. laticollis</i>	1						
		<i>Ophonus puncticollis</i>						10	
		<i>Philonthus decorus</i>				1	3		
		<i>Platyderus rufus</i>	1				1		
		<i>Pogonistes convexicollis</i>					1		
		<i>Pseudoophonus rufipes</i>							1
		<i>Pterostichus melanarius</i>			1	1	3	6	
		<i>P. diligens</i>					1		
		<i>P. niger</i>		1			21	9	
		<i>P. oblongopunctatus</i>		1		2	9	4	
		<i>P. strenuus</i>					2	22	
		<i>Scarabaeidae sp.</i>	5	1	1	6	3	2	1
		<i>Staphilinidae sp.</i>						1	
		<i>S. caesareus</i>				1	1		
		<i>S. sp.</i>	8	5	10	24	27	6	
		<i>Staphylinus similis</i>		1					
		<i>Taphoxenus rufitarsis</i>	1						
		<i>Tenebrionidae sp.</i>		1					
		<i>Trechus secalis</i>	1						
		<i>Zabrus tenebrioides</i>	14	2	1		1		
	<i>Dermaptera</i>	<i>Forficula auricularis</i>		9	5	5	3	7	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Diptera	<i>Chloromyia sp.</i>		12	18		1		
		<i>Tipula brevispina</i>		4	3				
		<i>Tipulidae sp.</i>		2					
	Hymenoptera	<i>Tenthredinidae sp.</i>	3						
	Lepidoptera	<i>Abrostola sp.</i>		2					
		<i>Apotelinae sp.</i>		5	1	2	3		1
<i>Cryphia sp.</i>							3		
Raphidioptera	<i>Agulla xanthostigmata</i>						1		
Malacostraca	Isopoda	<i>Trachelipus rathkii</i>		14	3	5	23	13	9
Gastropoda	<i>Stylommatophora</i>	<i>Limax sp.</i>				1			

Примечания: 1 – северная экспозиция, верхняя треть, бересто-пакленовая дубрава с ежой; 2 – северная экспозиция, верхняя треть, степная целинка; 3 – северная экспозиция, средняя треть, липо-ясеневая дубрава со звездчаткой; 4 – северная экспозиция, нижняя треть, липо-ясеневая дубрава с широколиственным; 5 – тальвег, пакленовая дубрава со снытью; 6 – южная экспозиция, нижняя треть, бересто-ясеневая дубрава с мятликом лесным; 7 – южная экспозиция, нижняя треть, степная целинка.

Многомерный факторный анализ данных по численности и видовому составу герпетобионтов байрака позволил выявить основные составляющие изменчивости в структуре сообщества беспозвоночных (рис. 1). Фактор 1, который описывает 38,3 % изменчивости признакового пространства, дифференцирует сообщества вдоль градиента условий минерализации почвенного раствора. На рисунке справа расположены сообщества, которые формируются в условиях высокой минерализации почвенного раствора и высокого плодородия почв (трофотоп F). Левее от сообществ трофотопы D_n расположены сообщества трофотопы D_n , которые характеризуются меньшей минерализацией почвенного раствора. Более выщелоченные эдафотопы характерны для трофотопы D_{ac} , которые на рисунке расположены слева. Таким образом, фактор 1 можно идентифицировать как структурирующую сообщество герпетобионтов причину, связанную с минерализацией эдафотопы.

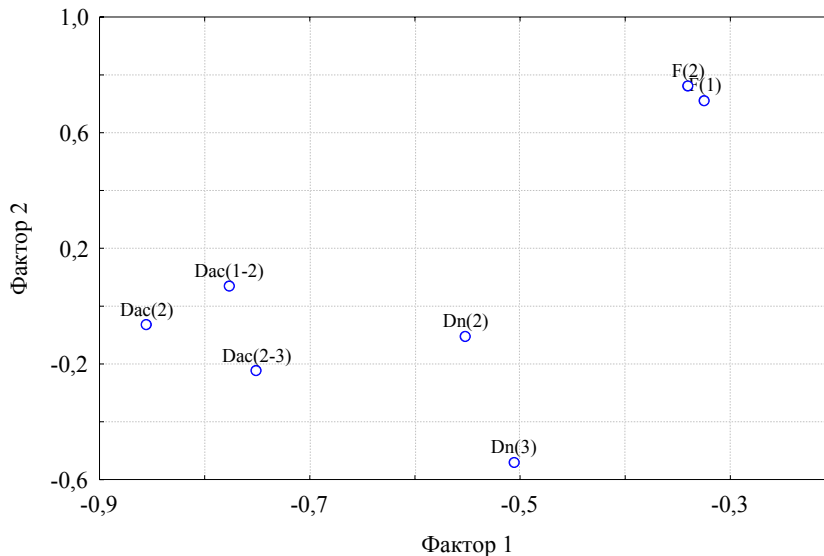


Рис. 1. Расположение экологических свойств биогеоценозов байрака Яцев Яр в пространстве факторов 1 и 2, полученных в результате многомерного факторного анализа данных по численности герпетобионтов

Минерализация эдафотопы определяет трофность местообитания и сильно влияет на растительность. По отношению к приспособленности жить в соответствующих

условиях трофности выделяют экологические группы растений, которые называются трофоморфами: олиготрофы, мезотрофы, мегатрофы, ультрамегатрофы [1]. Минерализация почвенного раствора только в некоторых случаях является прямым физиологическим фактором, который воздействует на почвенных животных (например, при засолении почвы). В целом характер влияния минерализации на животных опосредован через растительность. Это влияние можно охарактеризовать как ценотическое воздействие. Поэтому дифференциация животного населения под воздействием фактора трофности эдафотопа позволяет выделить экологические группы животных – трофоценоморфы. В диапазоне экологических условий байрачных сообществ могут обитать мезотрофоценоморфы, мегатрофоценоморфы и ультрамегатрофоценоморфы. В условиях бедных почв, которые в большей степени характерны для боровых сообществ на аренах рек, встречаются олиготрофоценоморфы. В условиях засоления почвы могут обитать галотрофоценоморфы. Вдоль фактора 2 (20,7 % суммарной изменчивости признакового пространства) сообщества упорядочены в соответствии с изменением условий влажности эдафотопа. В верхней части рисунка расположены более ксерофильные сообщества, в нижней – гигрофильные.

Значения факторов 1 и 2 (табл. 2) можно использовать для установления принадлежности вида беспозвоночного к соответствующей экологической группе. Фактор 1 дает возможность выделить трофоценоморфы (рис. 2), а фактор 2 – гигроморфы герпетобионтов (рис. 3).

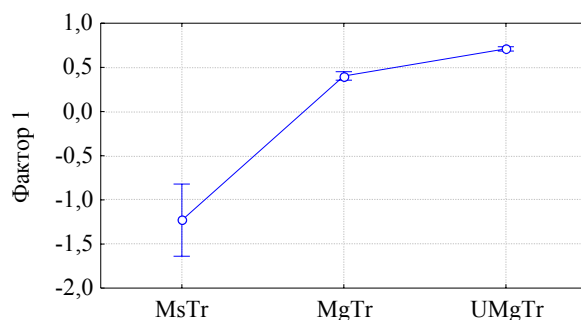


Рис. 2. Значение фактора 1 у представителей различных трофоценоморф герпетобионтов

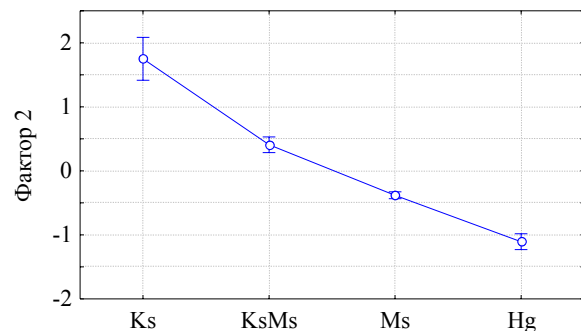


Рис. 3. Значение фактора 2 у представителей различных гигроморф герпетобионтов

Разделение видов на трофоценоморфы произведено по следующим критериям. Виды животных, для которых значения фактора 1 меньше 0, были отнесены к мезотрофоценоморфам, если фактор 1 изменяется от 0 до 0,65, то такой диапазон соответствует мегатрофоценоморфам, а если фактор 1 больше 0,65, то речь идет об ультра-трофоценоморфах. Для разделения видов на гигроморфы выбраны следующие критерии

рии. Если значения фактора 2 меньше $-0,70$, то животное относится к гигрофилам, если фактор 2 находится в пределах от $-0,70$ до $-0,10$, то это мезофил, если от $-0,10$ до $1,00$ – ксеромезофил, а если больше $1,00$ – ксерофил. Для разделения герпетобионтов на группы ценоморф – сивантов (лесные виды) и степантов (степные виды) были использованы результаты TWIN-классификации (табл. 2).

Дискретный характер экологических групп является условным. В действительности наблюдается континуальный диапазон предпочтений животными условий окружающей среды. Кроме того, зона экологического оптимума животных может существенно изменяться в зависимости от взаимодействия биотических и абиотических факторов. Функциональный характер взаимосвязей между живыми организмами приводит к формированию консортивных комплексов, которые по своей природе целостны и дискретны. Такого рода дискретность обуславливает возможность выделения обособленных экологических групп животных. Количественная обособленность этих групп хорошо иллюстрируется полученными результатами (рис. 2, 3). Экологические группы по количественным значениям своих экологических предпочтений перекрываются, но их средние статистически достоверно отличаются между собой (для фактора 1 – $F = 90,74$, $p = 0,000$; для фактора 2 – $F = 251,68$, $p = 0,000$). Безусловно, разделение целого на части, которые между собой достоверно отличаются, еще не является свидетельством того, что полученный результат может быть эффективно использован.

Таблица 2

Экологическая характеристика беспозвоночных байрака Яцев Яр

Вид	TWIN-классификация	F 1	F 2	TrCen	Gh	Cen
1	2	3	4	5	6	7
<i>Abrostola sp.</i>	*000	0,45	-0,10	MgTr	Ms	Sil
<i>Agonum dorsale</i>	*000	0,66	-0,14	UMgTr	Ms	Sil
<i>A. assimile</i>	*000	-0,90	-1,66	MsTr	Hg	Sil
<i>A. obscurum</i>	*000	0,51	-0,89	MgTr	Hg	Sil
<i>A. viduum</i>	*000	0,35	-0,35	MgTr	Ms	Sil
<i>Agulla xanthostigmata</i>	*000	0,33	-0,56	MgTr	Ms	Sil
<i>Alopecosa sp.</i>	*000	0,19	-0,39	MgTr	Ms	Sil
<i>Asaphidion flavipes</i>	*000	-0,13	-1,00	MsTr	Hg	Sil
<i>Ballus sp.</i>	*000	0,60	-0,21	MgTr	Ms	Sil
<i>Bembidion ustulatim</i>	*000	-0,34	-1,52	MsTr	Hg	Sil
<i>B. andreae</i>	*000	0,66	-0,14	UMgTr	Ms	Sil
<i>Cantharis sp. 1</i>	*000	0,51	-0,89	MgTr	Hg	Sil
<i>C. sp. 2</i>	*000	0,51	-0,89	MgTr	Hg	Sil
<i>Carabus cancelatus</i>	*000	0,40	-0,43	MgTr	Ms	Sil
<i>Centromerus sylvaticus</i>	*000	0,42	-0,62	MgTr	Ms	Sil
<i>Chloromyia sp.</i>	*000	-1,68	-0,42	MsTr	Ms	Sil
<i>Clivina collaris</i>	*000	0,51	-0,89	MgTr	Hg	Sil
<i>Cryphia sp.</i>	*000	0,45	-0,32	MgTr	Ms	Sil
<i>Dendrobaena octaedra</i>	*000	0,24	-0,28	MgTr	Ms	Sil
<i>Gnaphosa sp.</i>	*000	0,62	-0,31	MgTr	Ms	Sil
<i>Harpactea rubicunda</i>	*000	-1,71	-1,31	MsTr	Hg	Sil
<i>Heliophanus sp.</i>	*000	0,62	-0,31	MgTr	Ms	Sil
<i>Lasiotrechus discus</i>	*000	0,37	-0,94	MgTr	Hg	Sil
<i>L. micros</i>	*000	0,59	-0,27	MgTr	Ms	Sil
<i>Lathrobium rufesceus</i>	*000	-0,71	-0,70	MsTr	Ms	Sil
<i>Lempyrus sp.</i>	*000	0,12	-0,59	MgTr	Ms	Sil
<i>Lesteva longelytrata</i>	*000	0,33	-0,56	MgTr	Ms	Sil
<i>Licinus cassideus</i>	*000	-1,34	-0,59	MsTr	Ms	Sil
<i>Limax sp.</i>	*000	0,25	-1,03	MgTr	Hg	Sil

1	2	3	4	5	6	7
<i>Linyphiidae sp.</i>	*000	0,54	-0,38	MgTr	Ms	Sil
<i>Lithobius forficatus</i>	*000	0,73	-0,22	UMgTr	Ms	Sil
<i>L. piceus</i>	*000	0,75	-0,41	UMgTr	Ms	Sil
<i>Lomechusa strumosa</i>	*000	0,31	-0,37	MgTr	Ms	Sil
<i>Megalephyphantes pseudocollinus</i>	*000	0,63	-0,65	MgTr	Ms	Sil
<i>Monotarsobius curtipes</i>	*000	0,60	-0,21	MgTr	Ms	Sil
<i>Nothiophilus palustris</i>	*000	-0,01	-0,83	MgTr	Hg	Sil
<i>Oligolophus tridens</i>	*000	-0,16	-1,52	MsTr	Hg	Sil
<i>Ophonus puncticollis</i>	*000	0,17	-0,42	MgTr	Ms	Sil
<i>Ozyptila sp.</i>	*000	0,39	-0,18	MgTr	Ms	Sil
<i>Pachimerium ferrugineum</i>	*000	0,75	-0,41	UMgTr	Ms	Sil
<i>Philonthus decorus</i>	*000	0,25	-1,03	MgTr	Hg	Sil
<i>Pirata hygrophilus</i>	*000	0,61	-0,46	MgTr	Ms	Sil
<i>Pirata sp.</i>	*000	-0,39	-1,07	MsTr	Hg	Sil
<i>Pogonistes convexicollis</i>	*000	0,37	-0,94	MgTr	Hg	Sil
<i>Polydesmus inconstans</i>	*000	0,10	-0,12	MgTr	Ms	Sil
<i>Pterostichus melanarius</i>	*000	-0,44	-1,21	MsTr	Hg	Sil
<i>P. diligens</i>	*000	0,63	-0,65	MgTr	Ms	Sil
<i>P. niger</i>	*000	-0,51	-1,53	MsTr	Hg	Sil
<i>P. oblongopunctatus</i>	*000	-0,76	-1,52	MsTr	Hg	Sil
<i>P. strenuus</i>	*000	-0,08	-0,90	MsTr	Hg	Sil
<i>Robertus lividus</i>	*000	0,73	-0,22	UMgTr	Ms	Sil
<i>Schizothuranius dmitriewi</i>	*000	-0,01	-0,55	MgTr	Ms	Sil
<i>Staphilinus fulvipes</i>	*000	0,47	-0,51	MgTr	Ms	Sil
<i>S. caesareus</i>	*000	0,50	-0,55	MgTr	Ms	Sil
<i>S. similis</i>	*000	0,18	-0,14	MgTr	Ms	Sil
<i>Tegenaria sp.</i>	*000	0,09	-0,49	MgTr	Ms	Sil
<i>Tenuiphantes flavipes</i>	*000	0,52	-0,19	MgTr	Ms	Sil
<i>Tetragnatha sp.</i>	*000	0,75	-0,41	UMgTr	Ms	Sil
<i>Tipula brevispina</i>	*000	-0,58	-0,18	MsTr	Ms	Sil
<i>Tipulidae sp.</i>	*000	0,45	-0,10	MgTr	Ms	Sil
<i>Trochosa sp.</i>	*000	0,63	-0,65	MgTr	Ms	Sil
<i>T. terricola</i>	*000	-0,28	-0,58	MsTr	Ms	Sil
<i>Zora spinimana</i>	*000	0,61	-0,46	MgTr	Ms	Sil
<i>Apotelinae sp.</i>	*001	-1,03	-0,60	MsTr	Ms	Sil
<i>Bledius sp.</i>	*001	-2,29	-1,43	MsTr	Hg	Sil
<i>Forficula auricularis</i>	*001	-2,61	-0,97	MsTr	Hg	Sil
<i>Bembidion lampron</i>	*010	-0,06	-0,76	MsTr	Hg	Sil
<i>Carabus marginalis</i>	*010	-3,89	0,49	MsTr	KsMs	Sil
<i>Staphilinus sp.</i>	*010	-3,81	-0,73	MsTr	Hg	Sil
<i>Trachelipus rathkii</i>	*010	-3,56	0,03	MsTr	KsMs	Sil
<i>Agroeca cuprea</i>	*011	0,12	0,43	MgTr	KsMs	Sil
<i>Megaphyllum sjaelandicum</i>	*011	-1,09	0,83	MsTr	KsMs	Sil
<i>Pardosa sp.</i>	*011	-1,72	1,36	MsTr	Ks	Sil
<i>Rossiulus kessleri</i>	*011	-2,64	0,87	MsTr	KsMs	Sil
<i>Scarabaeidae</i>	*011	-1,43	0,26	MsTr	KsMs	Sil
<i>Harpalus distinguendus</i>	*100	0,51	-0,16	MgTr	Ms	St
<i>Leistus ferrugineus</i>	*100	-0,85	0,66	MsTr	KsMs	St
<i>Pisaura mirabilis</i>	*100	0,43	0,20	MgTr	KsMs	St
<i>Anisodactylus signatus</i>	*101	0,66	-0,03	UMgTr	KsMs	St
<i>Carabus bessarabicus</i>	*101	0,63	0,08	UMgTr	KsMs	St
<i>Chrysomelidae sp. sp.</i>	*101	0,18	1,11	MgTr	Ks	St
<i>Megaphyllum kievense</i>	*101	-2,76	3,29	MsTr	Ks	St
<i>Odiellus bieniaszi</i>	*101	-0,53	2,86	MsTr	Ks	St
<i>Platyderus rufus</i>	*101	0,66	-0,03	UMgTr	KsMs	St
<i>Zabrus tenebrioides</i>	*101	-0,42	1,56	MsTr	Ks	St
<i>Aelurillus sp.</i>	*11	0,66	0,71	UMgTr	KsMs	St
<i>Agroeca dentigera</i>	*11	0,64	0,82	UMgTr	KsMs	St

1	2	3	4	5	6	7
<i>Amara eurynota</i>	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Aranei sp.</i>	*11	0,75	0,32	UMgTr	KsMs	St
<i>Asianellus festivus</i>	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Calathus melanocephalus</i>	*11	-0,35	2,73	MsTr	Ks	St
<i>C. fulvipes</i>	*11	0,42	1,70	MgTr	Ks	St
<i>C. fuscipes</i>	*11	0,44	1,59	MgTr	Ks	St
<i>Crypticus quisquilius</i>	*11	0,44	1,59	MgTr	Ks	St
<i>Curculionidae sp. sp.</i>	*11	-0,31	2,39	MsTr	Ks	St
<i>Ectobius duskei</i>	*11	0,64	0,82	UMgTr	KsMs	St
<i>Eresus niger</i>	*11	0,75	0,32	UMgTr	KsMs	St
<i>Haplodrassus sp.</i>	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Harpalus vernalis</i>	*11	0,56	1,10	MgTr	Ks	St
<i>H. anxius</i>	*11	0,66	0,71	UMgTr	KsMs	St
<i>H. serripes</i>	*11	0,59	0,99	MgTr	Ks	St
<i>Notiophilus laticollis</i>	*11	0,42	1,70	MgTr	Ks	St
<i>Opilio sp.</i>	*11	0,68	0,60	UMgTr	KsMs	St
<i>Ozyptila trux</i>	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	*11	0,23	2,48	MgTr	Ks	St
<i>Taphoxenus rufitarsis</i>	*11	0,56	1,10	MgTr	Ks	St
<i>Tenebrionidae sp.</i>	*11	0,23	1,63	MgTr	Ks	St
<i>Tenthredinidae sp.</i>	*11	0,35	1,98	MgTr	Ks	St
<i>Trechus secalis</i>	*11	0,56	1,10	MgTr	Ks	St
<i>Xerolycosa sp.</i>	*11	0,68	0,60	UMgTr	KsMs	St
<i>Xysticus sp.</i>	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Zelotes sp.</i>	*11	0,59	0,99	MgTr	Ks	St

Примечания: *TrCen* – трофоценоморфы (*MgTr* – мегатрофоценоморфы, *UMgTr* – ультратрофоценоморфы, *MsTr* – мезотрофоценоморфы), *Gh* – гигроморфы (*Ms* – мезофилы, *Hg* – гигрофилы, *KsMs* – ксеромезофилы, *Ks* – ксерофилы), *Cen* – ценоморфы (*Sil* – сильванты, *St* – степанты).

Среди трофоценоморф наиболее богата видами группа мегатрофоценоморф, а среди гигроморф – мезофилы (табл. 3). Мезотрофоценоморфы достаточно ровно представлены гигроморфами. Среди мегатрофоценоморф чаще встречаются мезофилы, но представлены также и остальные группы гигроморф. Наибольшая часть ультратрофоценоморф является ксеромезофилами.

Таблица 3

Число видов гигроморф и трофоценоморф

Трофоценоморфы	Гигроморфы				Общий итог
	<i>Ks</i>	<i>KsMs</i>	<i>Ms</i>	<i>Hg</i>	
<i>MsTr</i>	6	6	6	14	32
<i>MgTr</i>	13	2	33	9	57
<i>UMgTr</i>	0	16	7	0	23
Общий итог	19	24	46	23	112

Примечание: см. табл. 2.

Очевидно, выделение экологических групп, как результат разбиения животного населения на части, правомерно в той степени, которая позволяет получить дополнительную информацию, объяснить и содержательно интерпретировать наблюдаемые в природе явления.

Анализ таблицы 4 позволяет сделать вывод о динамике изменчивости экологической структуры в различных биотопах байрака. Естественно преобладание в степи степантов, а в лесу – сильвантов. Смысл соотношения ценоморф состоит в демонстрации взаимного проникновения лесных и степных элементов в зоны господства соседей. На опушках леса в степи доля сильвантов находится на уровне 0,21–0,33, тогда как в

большинстве лесных сообществ байрака наблюдается полное доминирование сильвантов, а доля степантов составляет 0,02–0,05. В лесу в верхней трети склона северной экспозиции доля степантов составляет 0,13, поэтому этот биогеоценоз можно отнести к категории псевдомоноценозов.

Фитофаги преобладают в степи, а в лесу доминируют хищники; во всех байрачных биотопах важную роль играют сапрофаги. Эпигейные формы предпочитают лесные сообщества, а доля эндогейных форм выше в степи.

Таблица 4

Экологическая структура сообщества герпетобионтов (доля от 1 по группе)

Экологические группы	Пробная площадь						
	1	2	3	4	5	6	7
Ценоморфы							
Степанты (<i>St</i>)	0,13	0,79	0,05	0,02	0,05	0,05	0,67
Сильванты (<i>Sil</i>)	0,87	0,21	0,95	0,98	0,95	0,95	0,33
Трофоморфы							
Сапрофаги (<i>SpF</i>)	0,34	0,16	0,17	0,17	0,11	0,19	0,37
Фитофаги (<i>FF</i>)	0,07	0,34	0,03	0,14	0,05	0,08	0,23
Зоофаги (<i>ZF</i>)	0,59	0,50	0,80	0,69	0,83	0,73	0,40
Топоморфы							
Эпигейные (<i>EpG</i>)	0,92	0,84	0,87	0,68	0,93	0,97	0,84
Эндогейные (<i>EndG</i>)	0,08	0,16	0,13	0,32	0,07	0,03	0,16
Гигроморфы							
Ксерофилы (<i>Ks</i>)	0,13	0,66	0,06	0,02	0,02	0,10	0,58
Мезофилы (<i>Ms</i>)	0,27	0,00	0,34	0,20	0,10	0,22	0,02
Гигрофилы (<i>Hg</i>)	0,45	0,25	0,33	0,21	0,14	0,30	0,38
Ультрагигрофилы (<i>UHg</i>)	0,14	0,09	0,26	0,57	0,73	0,37	0,01
Трофоценоморфы							
Мезотрофоценоморфы (<i>MsTr</i>)	0,85	0,69	0,94	0,84	0,80	0,76	0,58
Мегатрофоценоморфы (<i>MgTr</i>)	0,14	0,21	0,06	0,16	0,18	0,23	0,31
Ультрамегатрофоценоморфы (<i>UMgTr</i>)	0,01	0,10	0,00	0,00	0,02	0,01	0,11

Примечание: см. табл. 1.

Между экологическими группами животного населения герпетобионтов и свойствами биогеоценоза наблюдается соответствие (рис. 4, 5). Множественный анализ соответствий (Multiple Correspondence Analysis – MCA) позволяет в пределах одного пространства сопоставить признаки, которые отражают свойства биогеоценоза (в описательных таблицах обычно столбцы) и свойства животного населения герпетобия (в таблицах обычно строки).

Ось 1, которая получена в результате MCA, позволяет упорядочить сообщества в градиенте условий влажности от суховатых (1) к ксеромезофильным (1–2) и мезофильным (2) станциям. Группу мезофильных (2), гигромезофильных (2) и мезогигрофильных (3) станций ось 1 не различает, но эта группа дифференцируется с помощью оси 2. В рассматриваемом диапазоне экологических условий с мезоксерофильными станциями тесно сопряжены эдафотопы с высокой минерализацией почвенного раствора (трофотоп *F*). Эти биогеоценозы соответствуют степным целинкам, где преобладают степанты, ультрамегатрофы, ксерофилы и фитофаги.

Количество точек на рисунке 4 вблизи сильвантов говорит о высоком экологическом разнообразии этой группы. Сильванты находятся посередине отрезка, который соединяет точки трофотопов D_{ac} и D_n , сильванты чаще являются мезофилами или гиг-

рофилами, среди них часто встречаются эпигейные хищники и мезо- и мегатрофоце-
номорфы. Сапрофаги в большей степени тяготеют к лесному окружению.

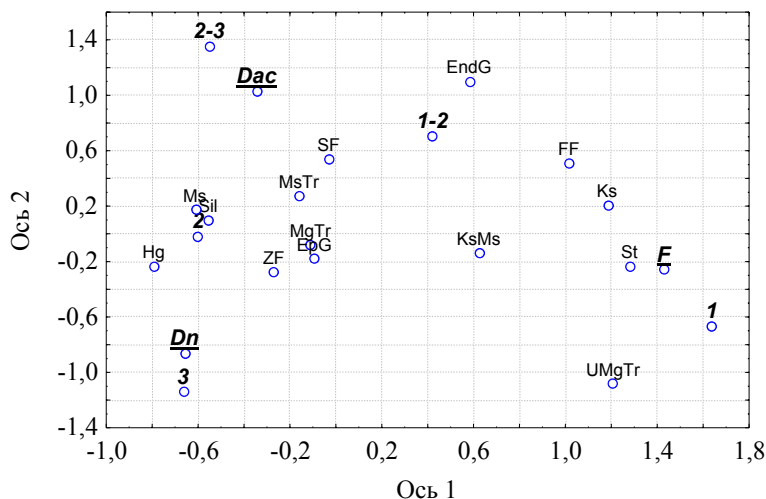


Рис. 4. Анализ соответствия между экологическими свойствами биогеоценозов (трофотоп и гигротоп) и экоморфами герпетобионтов (соответствия в пространстве осей 1 (21,4 % от общей инерции) и 2 (12,8 % от общей инерции)): *F*, *Dn*, *Dac* – трофотопы; 1, 1–2, 2, 2–3, 3 – гигротопы; ценоморфы – *St* (степанты), *Sil* (силванты); гигроморфы – *Hg* (гигрофилы), *Ms* (мезофилы), *KsMs* (ксеромезофилы), *Ks* (ксерофилы); трофоценоморфы – *MsTr* (мезотрофоценоморфы), *MgTr* (мегатрофоценоморфы), *UMgTr* (ультрамегатрофоценоморфы); трофоморфы – *ZF* (зоофаги), *FF* (фитофаги), *SF* (сапрофаги); топоморфы – *EpG* (эпигейные), *EndG* (эндогейные)

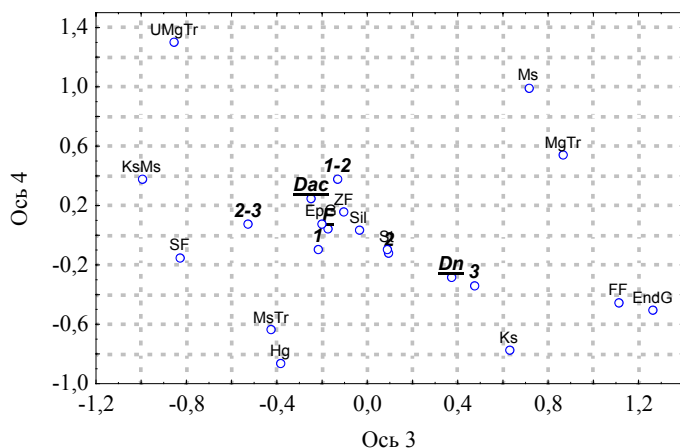


Рис. 5. Анализ соответствия между экологическими свойствами биогеоценозов (трофотоп и гигротоп) и экоморфами герпетобионтов (соответствия в пространстве осей 3 (11,5 % от общей инерции) и 4 (9,1 % от общей инерции)): условные обозначения см. рис. 1

Очевидно, что только две характеристики экологического окружения, такие как условия влажности и минерализации почвенного раствора, не могут полностью объяснить закономерности формирования структуры животного населения герпетобия. Оси 1 и 2, которые тесно связаны с указанными факторами, являются ведущими и объясняют 34,3 % общей инерции. В отношении осей 3 и 4 биогеоценозотические составляющие не являются существенными (они расположены в центре рисунка 5 и имеют ко-

ординаты, близкие к нулю). Поэтому оси 3 и 4 могут отражать независимую от влажности и трофности динамику структуры сообщества, либо нелинейную составляющую воздействия указанных факторов. Ось 3 разделяет эндогейных фитофагов и ксеромезофильных сапрофагов. Такое различие имеет важные функциональные последствия, так как указывает на преобладающее направление трансформации органического вещества (фитофаги являются преимущественно минерализаторами, а среди сапрофагов встречаются гумификаторы органики) [3]. В идентификации экологических свойств группировок фитофагов и сапрофагов важную роль играет трофоценоморфическая проекция. Так, фитофаги по отношению к оси 3 преимущественно являются мегатрофами, а сапрофаги – ультрамегатрофами. Ось 4 упорядочивает в порядке возрастания мезо-, мега- и ультратрофоценоморфы.

Вывод

Таким образом, экологическая структура герпетобионтов отражает экологические особенности биогеоценоза в целом и может быть использована для индикации гигротопа и трофотопа лесного сообщества. Для сопоставления свойств экологической структуры с функционально значимыми свойствами биогеоценоза структура должна быть описана в терминах экологического разнообразия.

Библиографические ссылки

1. **Байрачные** леса бывшей порожистой части Днепра – составная часть экологической сети юга Украины / А. П. Травлев, Н. А. Белова, А. В. Боговин, А. А. Дубина // *Екологія та ноосферологія*. – 2005. – Т. 16, № 3–4. – С. 75–94.
2. **Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока УССР. – К.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
3. **Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М.: Лесная пром-сть, 1971. – 336 с.
4. **Стриганова Б. Р.** Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука, 1980. – 243 с.
5. **Desender K.** Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders / K. Desender, A. Ervinck, G. Tack // *Belg. J. Zool.* – 1999. – Vol. 129. – P. 139–156.
6. **Dufrene M.** Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach / M. Dufrene, P. Legendre // *Ecological Monographs*. – 1997. – Vol. 67, N 3. – P. 345–366.
7. **Hill M. O.** TWINSpan: a fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. – Cornell University, New York, USA, 1979.
8. **Impacts** of silvicultural practices on the structure of hemi-edaphic macrofauna community / M. Pontegnie, G. du Bus de Warnaffe, P. Lebruna // *Pedobiologia*. – 2005. – Vol. 49. – P. 199–210.

Надійшла до редколегії 18.05.2008