

Міністерство освіти і науки України
Дніпропетровський національний університет

О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах

**БІОЛОГІЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ УКРАЇНИ.
ДНІПРОПЕТРОВСЬКА ОБЛАСТЬ.
ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ (*Lumbricidae*)**

Дніпропетровськ
Видавництво ДНУ
2007

Рецензенти:

член-кор. НАНУ, д-р біол. наук, проф. І. Г. Ємельянов
д-р біол. наук, проф. М. М. Ярошенко

Жуков О. В., Пахомов О. Є., Кунах О. М.

- Б 90 Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дошові черв'яки (*Lumbricidae*): моногр. / За заг. ред. проф. О. Є. Пахомова. – Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с.

Розглянуто важливі питання біорізноманіття дошових черв'яків в умовах Дніпропетровщини. Наведено характеристику морфологічних особливостей дошових черв'яків регіону, їх екології та просторового розподілу. В основу екологічної характеристики ґрунтових тварин покладена система біоморф–екоморф Акімова–Бельгарда, суттєво допрацьована відповідно до сучасного рівня вивченості дошових черв'яків та ґрунтового населення загалом. Їх роль розглянуто на екосистемному рівні в контексті екологічної структури угруповань ґрунтових тварин головних типів ландшафтів регіону. Показана роль дошових черв'яків у діагностиці гігروتопів та трофотопів ґрунтів степової зони України, а також їх значення в біоіндикації забруднення навколишнього середовища.

Для працівників природоохоронних установ, наукових працівників, студентів, аспірантів і викладачів вищих і середніх навчальних закладів, любителів природи.

Іл. 77. Табл. 79. Бібліогр. 684.

ISBN 966-551-199-8

Жуков А. В., Пахомов А. Е., Кунах О. Н.

- Б 90 Биологическое разнообразие Украины. Днепропетровская область. Дождевые черви (*Lumbricidae*): моногр. / Под общ. ред. проф. А. Е. Пахомова. – Д.: Изд-во Днепропетр. нац. ун-та, 2007. – 371 с.

Рассмотрены важнейшие вопросы биоразнообразия дождевых червей в условиях Днепропетровщины. Приведена характеристика морфологических особенностей дождевых червей региона, их экологии и пространственного распределения. В основу экологической характеристики почвенных животных положена система биоморф–екоморф Акимов–Бельгарда, существенно доработанная в соответствии с современным уровнем изученности дождевых червей и животного населения почв в целом. Их роль рассмотрена на экосистемном уровне в контексте экологической структуры сообществ почвенных животных основных типов ландшафтов региона. Показана роль дождевых червей в диагностике гигротопов и трофотопов почв степной зоны Украины, а также их значение в биоиндикации загрязнения окружающей среды.

Для сотрудников природоохранных организаций, научных работников, студентов, аспирантов и преподавателей высших и средних учебных заведений, любителей природы.

Илл. 77. Табл. 79. Библиогр. 684.

Zhukov A. V., Pakhomov A. Ye., Kunach O. N.

- Б 90 Biological Diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Earthworms (*Lumbricidae*): monogr. / Prof. O. Ye. Pakhomov (ed.). – Dnipropetrovsk: Dnipropetr. Nac. Univ. Press, 2007. – 371 p.

The main topics of the biodiversity of Dnipropetrovsk region earthworms have been discussed. The characteristics of the earthworms morphological properties, their ecology and spatial distribution have been done. The biomorphs – ecomorphs system of Akimov–Belgard has been considered as the basis of the soil animals ecological characteristics. The system has been considerably developed according to the modern level of the knowledges about the earthworms and the soil animals population in the hole. The role of the earthworms has been considered on the ecosystem level in context of the soil animals community ecological structure in the main types of the regional landscapes. The earthworms role in the Steepe Ukraine soil gygrotops and trophotops diagnostic and bioindication of the environmental contamination has been shown.

The book is interesting for specialists in nature protection, researchers, the students, post-graduates and instructors of the schools and higher education institutions, and for nature-fanciers.

Ill. 77. Tab. 79. Bibliogr. 684.

ISBN 978-966-551-248-6

© О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах, 2007

© Видавництво Дніпропетровського
університету, оформлення, 2007

ВСТУП

Куди б ми не кинули погляд – у небесну височину чи глибини океану, від тропіків до полярних областей – ми скрізь знаходимо живі організми. Кількість їх величезна, а їх форма, вигляд та спосіб життя настільки різноманітні, що вони часто здаються нам химерними та незбагненими. Усе це різноманіття являє собою не що інше, як відбиття високого ступеня хімічної організації, яку ми називаємо життям.

**Солбриг О., Солбриг Д.
«Популяційна біологія
та еволюція»**

Вчений важливіший за царя, тому що якщо помре вчений, то ніхто його не зможе замінити, а якщо помре цар, то всі його зможуть замінити.

Талмуд

Розмаїття угруповань живих організмів є предметом пильного інтересу фахівців із багатьох галузей екології й охорони природи. Навіть не фахівці розуміють значення для збереження умов життя на землі, збереження генофонду живої природи, функціонування екосистем на планеті. Однак між інтуїтивним розумінням значущості явища і його науковим розумінням і поясненням немає знака рівності. Дискусійними питаннями залишаються засоби кількісної оцінки розмаїття, встановлення зв'язку між різноманіттям угруповань і його стійкістю, екологічним різноманіттям і функціональними властивостями.

Розмаїття угруповань живих організмів – складне явище, що містить у собі кілька аспектів – філетичний, таксономічний і екологічний. Основи екоморфічного підходу для екологічного аналізу структури угруповань живих організмів закладені в роботах М. П. Акімова (1948, 1954) і О. Л. Бельгарда (1950). Подальший розвиток ідей цих учених у роботах співробітників Комплексної експедиції з вивчення лісів степової зони України показав ефективність екоморфічного підходу для пізнання живих компонентів біогеоценозів і їх взаємозв'язку з абіотичними складовими.

Суттєвий внесок у теоретичне відображення ролі розмаїття для функціональної стійкості й еволюції екосистем зробив І. Г. Ємельянов (1994, 1999). На основі

детального аналізу проблеми біорізноманіття А. А. Протасов (2002) пропонує виділити в рамках сучасної екології окремих розділ, основним завданням якого є з'ясування загальних закономірностей формування розмаїття біотичних (надорганізмених) систем, механізмів його підтримки й обмеження – концептуальну диверсикологію.

У біорізноманітті виділяється два компоненти: число елементів і вирівняність їх представленості. Майже всі індекси розмаїття в певних співвідношеннях відбивають ці два компоненти, але при цьому ґрунтуються на припущенні про ідентичність елементів угруповань, що значно знижує екологічну значимість цих показників. Для екологічно релевантного оцінювання розходжень і подібності між елементами угруповань (особинами, популяціями, віковими групами або видами) запропонована концепція екологічної матриці.

Екологічна матриця є розвитком ідей екоморфічного аналізу М. П. Акімова й О. Л. Бельгарда. Удосконалений класичний підхід для аналізу структури екологічного угруповання в сполученні із застосуванням методів багатовимірної статистики дозволяє виявити компоненти розмаїття й установити їх зв'язок із функціональними властивостями угруповань.

Родина *Lumbricidae* має великий ареал, що охоплює фактично придатну для життя сушу всієї земної кулі. Це свідчить про виняткову екологічну пристосованість дощових черв'яків. Разом з тим існування в межах родини видів із великим ареалом та ендеміків указує на наявність значних відмінностей у пристосованості окремих видів до різних умов існування.

Перші свідчення про видовий склад дощових черв'яків для території України є в роботах М. М. Кулагіна (1886, 1889), який згадує про чотири види: *Lumbricus rubellus*, *Allolobophora foetida*, *Allolobophora cyanea* та *Allolobophora carnea*. Але оскільки на той час систематика дощових черв'яків була ще мало розроблена і Кулагін описував їх тільки за морфологічними ознаками, то, на думку І. І. Малевича (1952), за Кулагіним, *A. foetida*, вірогідно, є *Eisenia foetida*; *A. cyanea* – *E. rosea*, а *A. carnea* – *Allolobophora caliginosa*.

Дещо пізніше Г. М. Висоцький (1898, 1900) знайшов у Велико-Анадолі новий вид, що раніше не був описаний зоологами, – *Dendrobaena mariupoliensis*, представники якого є найкрупнішими серед дощових черв'яків, які зустрічаються на території України.

Для Велико-Анадолі та для інших регіонів України (Харків, Київ, Дніпропетровськ) В. Міхаельсен (Michaelsen, 1900, 1901, 1903, 1910) установлює, окрім *Dendrobaena mariupoliensis*, ще дев'ять видів: *Eisenia gordejefi*, *Allolobophora jassyensis*, *Bimastus tenuis*, *Eisenia rosea*, *Eisenia foetida*, *Eisenia skoricowi*, *Allolobophora caliginosa*, *Octolasion complanatum* і *Lumbricus terrestris*. Шість із цих видів доповнюють перелік і три – *Eisenia rosea*, *Eisenia foetida*, *Allolobophora caliginosa* – раніше були описані М. М. Кулагіним. Л. Андрусов (1914) для околиць міста Києва наводить три види, з яких два – *Eiseniella tetraedra f. typica* та *Dendrobaena octaedra* – уперше й один – *Lumbricus terrestris* – з уже раніше встановлених для України видів.

У роботі С. М. Моріна (1934), цілком присвяченій дощовим черв'якам України, наводиться десять видів: *Lumbricus terrestris*, *L. rubellus*, *L. castaneus*, *L. baicalensis*, *Dendrobaena mariupoliensis*, *Eisenia (Allolobophora) gordejefi*, *E. (Allolobophora) foetida*, *E. (Allolobophora) rosea*, *Eophila oculata (Helodrilus oculatus)*.

Серед дощових черв'яків, установлених С. М. Моріним, нових, які доповнювали перелік раніше відомих для України, було лише три види: *Lumbricus castaneus*, *Lumbricus baicalensis* і *Eophila oculata*. Крім того, як указує І. І. Малевич (1952), знаходження в районі Житомира та Новоград-Волинського таких видів як *Eisenia gordejefi* і *Dendrobaena mariupoliensis* викликає сумніви, тому що розповсюдження цих видів обмежується східними районами України.

За матеріалами О. П. Кришталя (1947), для району Канівського біогеографічного заповідника відомо 11 видів: *Eisenia rosea*, *E. nordenskioldi*, *E. foetida*, *Allolobophora caliginosa*, *Lumbricus baicalensis*, *Dendrobaena rubida*, *Octolasion transpa-danum*, *O. lissaense*, *O. cyaneum*, *O. lacteum* та *Octolasion complanatum*.

У працях І. І. Малевича (1954, 1954а, 1955, 1957, 1959) відмічені для України наступні види: *Eiseniella tetraedra f. typica*, *Eiseniella tetraedra f. hercynia*, *Eisenia rosea*, *Eisenia skoricowi*, *Allolobophora caliginosa f. trapezoides*, *Allolobophora chlorotica*, *Octolasion lac-teum*, *Lumbricus baicalensis* (= *Lumbricus pussilus*) та описаний один новий вид – *Eisenia ukraineae Mal.*, який було знайдено у Кіровоградській області. Серед відмічених видів дощових черв'яків у роботах Малевича такими, що доповнюють список для України, є три види: *Eiseniella tetraedra f. hercynia*, *Allolobophora caliginosa f. trapezoides* та *Eisenia ukraineae*.

У результаті досліджень М. С. Гілярова (1953) у басейні р. Деркул було знайдено вид *Eisenia nordenskioldi*, відомий у літературі як північно-східний вид, який було згадано у вищеозначеному переліку О. П. Кришталя. Інший знайдений вид – *Dendrobaena subrubicunda* – відомий як північний.

Для Закарпатської області, за даними Л. Черносітова (Cernosvitov, 1935), відомо взагалі 19 видів, з яких вісім: *Eisenia submontana*, *E. alpina f. typica*, *E. spelea*, *E. veneta var. cognettii*, *Dendrobaena diomedea*, *Allolobophora carpatica*, *Eophila sturanii*, *Octolasion montanum* – дотепер вважаються невідомими для іншої території України і поширення їх поза гірськими районами, як указує Малевич (1952), взагалі малоімовірно. У результаті досліджень, що були проведені в 1954 році у ґрунтах гірських лісів Карпат, знайдено 14 видів дощових черв'яків. Серед них три види – *Eisenia rosea*, *Dendrobaena octaedra* та *Octolasion complanatum* – є широко відомими; п'ять – *Eisenia veneta var. cognettii*, *Eisenia submontana*, *Eisenia alpina*, *Allolobophora carpatica* та *Eophila sturanii* – наведені в роботі Л. Черносітова та шість видів раніше були невідомі для Карпат.

Розвиток ґрунтової зоології та вивчення фауни й екології дощових черв'яків у Дніпропетровському університеті за останні шістдесят років безпосередньо пов'язані з діяльністю Комплексної експедиції ДНУ з вивчення лісів степової зони України.

Початок роботи експедиції співпав із виходом роботи М. С. Гілярова «Особливості ґрунту як середовища існування та його значення в еволюції комах» (1949) – теоретичного фундаменту ґрунтової зоології.

Ґрунтово-зоологічний загін – одна зі складових частин експедиції. Ідея комплексності та системності досліджень була й залишається основною при вивченні тваринного населення ґрунтів регіону. Протягом діяльності експедиції характер і напрям робіт із ґрунтової зоології змінювався відповідно до тенденцій у науці та завдань, що стояли перед дослідниками в галузі розвитку створеного О. Л. Бельгардом нового наукового напрямку – степового лісознавства. Відповідно до цього період розвитку ґрунтової зоології в Дніпропетровському університеті може бути розбитий на етапи (Пилипенко, Жуков, 1999).

Перший етап у розвитку ґрунтово-зоологічних досліджень пов'язаний з ім'ям А. Г. Топчієва. Протягом 1950–1960-х років основні зусилля були спрямовані на вивчення фауни ґрунтів природних і штучних лісових насаджень степової зони України і Молдавії. Були виявлені тенденції зміни фауністичного складу комплексів ґрунтової мезофауни залежно від типологічних особливостей лісової рослинності. Починаючи з 1949 року були проведені збори ґрунтових безхребетних у Комісарівському, Грушеватському, Велико-Михайлівському, Старо-Бердянському, Алтагірському, Велико-Анадольському, Березовському, Петровському і Радинському лісових масивах. Про масштаби досліджень свідчить той факт, що з 1949 по 1956 рік зібрано близько

8000 ґрунтово-зоологічних проб розміром 1 м². Було встановлено, що в дубових і ясеневих насадженнях із підвищеним світловим станом на сухуватих позиціях без чагарникового підліску безхребетних тварин у підстилці і ґрунті набагато менше, ніж у такому ж насадженні, але при нормальному світловому стані. У ґрунтах більш важкого механічного складу розмаїтість мезофауни вища, ніж у піщаних і супіщаних. Особливу увагу в цей період було приділено вивченню розподілу шкідників лісового господарства. Як місця концентрації шкідників виявлені ділянки, що контактують із просіками, узліссями, галявинами, прогалинами і зрідженими ділянками насаджень (Гопчиев, 1953а, 1953б, 1960а, 1960б, 1960в, 1968а, 1968б).

Новий напрямок ґрунтово-зоологічним роботам було надано в зв'язку з розробкою М. С. Гіляровим зоологічного методу діагностики ґрунтів (Гіляров, 1965). Найсильніше цей метод себе виявив для вирішення спірних питань діагностики ґрунтів. До такого роду ґрунтів із проблемним діагнозом відносять чорноземи лісові, котрі формуються під пологом лісової рослинності в байраках і на схилах правих берегів рік у степовій зоні. Правильна діагностика цих ґрунтових утворень могла бути проведена тільки після вирішення питання про підзолювальний вплив лісової рослинності на ґрунти. За допомогою класичних методів ґрунтознавства А. П. Травлєєв показав, що в умовах степової зони ліс не тільки не здійснює підзолювального впливу на ґрунт, а й навпаки, викликає формування ґрунтів з поліпшеними агрономічними властивостями і лісорослинним ефектом, що діагностуються як чорноземи лісові (Травлєєв, 1972а, 1972б, 1975, 1977). Дані, отримані учасниками ґрунтово-зоологічного загону й інших підрозділів експедиції, дозволили підтвердити цей результат на основі ґрунтово-зоологічного методу діагностики. Свідчення правильності цих теоретичних положень і практичних результатів полягають у тому, що вони отримані при вивченні різних розмірних груп ґрунтових тварин. Це нанофауна (Булик, Травлєєв, 1975; Булик, Белова, 1980; Травлєєв и др., 1975; 1985), мезофауна (Пилипенко, 1972; 1973; 1975; 1979; 1980; Фатовенко, Пилипенко, 1975). Можливість застосування спектрів життєвих форм тварин для індикації ґрунтових умов і діагностики ґрунтів показана О. Л. Бельгардом і А. П. Травлєєвим (Бельгард, Травлєєв, 1980).

У зв'язку з утворенням Присамарського біосферного стаціонару ґрунтово-зоологічні роботи з кінця 1960-х років набули нового напрямку. Найважливішим завданням стало вивчення біогеоценологічного профілю, у межах якого наведені основні типи лісів і ґрунтів степового Придніпров'я. Багаторічний моніторинг різних компонентів біогеоценозів, у тому числі й ґрунтової фауни, дозволив зібрати великий матеріал про стабільність і динаміку різних процесів, що визначають структуру, функції і стійкість екосистем. Такий підхід дозволив розпочати розробку визначення функціональної ролі зооценозу у формуванні механізмів стійкості і специфіки екосистем.

У даний період досліджень був установлений взаємозв'язок структурних характеристик тваринного населення і деяких властивостей ґрунту. Показано, що на зміну біомаси ґрунтової мезофауни впливає вміст гумусу і рН ґрунтового розчину (Пилипенко, 1972). Вивчено значення показників біомаси ґрунтової мезофауни для індикації стійкості й оптимальності біологічного кругообігу в лісових біогеоценозах (Пилипенко, 1980).

Розпочато великі дослідження впливу хребетних тварин на властивості ґрунту і хід ґрунтоутвірної процесу. Вивчено вплив рийної діяльності крота на зміну фізичних, хімічних і біоценотичних властивостей ґрунту. Показано, що кроти сприяють значному поліпшенню фізичних властивостей ґрунтів, переміщенню хімічних елементів у верхні горизонти ґрунтів, проникненню родючого шару в нижні горизонти, зменшенню розвитку ряду небезпечних шкідників і збільшенню кількості ґрунтових сапрофагів і корисних тварин (Булахов, 1975). Тому що діяльність рийних комахоїдних ссавців

виступає важливим фактором, який перетворює середовище в лісовому біогеоценозі, вивчалася залежність розподілу ґрунтових комахоїдних від типологічних особливостей лісів степової зони. У результаті цих досліджень стало ясно, що формування видового складу і чисельності ґрунтових комахоїдних залежить від сукупності факторів, що визначають типологічні особливості степового лісу. Основними з них є тип лісорослинних умов, світлова структура насаджень і характер лісової підстилки (Булахов, 1975; Булахов, Пахомов, 2006).

Вивчено взаємозв'язок активності хребетних тварин і структури тваринного населення ґрунтів. Так, діяльність сліпака істотно впливає на видовий склад, щільність і біомасу ґрунтових тварин. Значно поліпшуються екологічні умови для заселення ділянок корисними групами тварин і – в біогеоценотичному відношенні – функціональний склад тварин (Булахов, 1977).

Особливу увагу дослідників привернула найцікавіша група ґрунтових паразитичних нематод – мерметиди. За активної участі відомого фахівця в галузі ґрунтової зоології Олексія Феодосійовича Пилипенка було вивчено видовий склад цих тварин у ґрунтах степової зони України, отримані дані про характеристики кількості цієї групи тварин і їх ролі в регулюванні чисельності членистоногих, особливо шкідників лісового господарства (Фатовенко, Пилипенко, 1975).

У 1980-ті роки для вивчення тваринного населення залучаються точні аналітичні методи, що дозволили встановити вміст ряду хімічних елементів в організмах ґрунтових тварин і роль педобіонтів у міграції цих речовин у біогеоценозі. Показано, що концентрація мікроелементів у тканинах дощових черв'яків обумовлена морфо-екологічними особливостями окремих видів, з одного боку, і концентрацією мікроелементів у їжі – з іншого. Межі концентрації елементів визначаються їх функціональними особливостями в організмі тварин і залежать від ступеня адаптації певного виду до різних концентрацій хімічних речовин (Пилипенко, Цветкова, 1978). Оцінено роль двопарноногих багатоніжок у міграції мікроелементів у системі підстилка – ґрунт (Пилипенко и др., 1983).

У зв'язку з розробкою Комплексною експедицією наукових основ рекультивативної земелі, порушених гірничодобувною промисловістю, були виявлені тенденції формування комплексів ґрунтових безхребетних на експериментальних ділянках лісової рекультивативної і зміни тваринного населення ґрунтів при інтенсивному антропогенному впливі (Пилипенко и др., 1997).

Еколого-фізіологічні дослідження дозволили визначити деякі адаптивні механізми ґрунтових тварин, спрямовані на пристосування до існування в природних і антропогенно-деструктивних місцезнаходженнях. Вивчається можливість використання педобіонтів для індикації трансформації екосистем промислової Наддніпрянщини (Мисюра, Жуков, 1995; Мисюра и др., 1996; 1998).

На рубежі 1980 і 1990-х років відбулися значні соціально-політичні зміни в нашому суспільстві, що безпосередньо вплинуло на хід наукового процесу. Ці зміни мали неоднозначний характер. З одного боку, розірвалися чи послабилися багаторічні наукові зв'язки між фахівцями Радянського Союзу. Крім того, скоротилося матеріальне забезпечення наукових розробок. Як результат, різко зменшився обсяг досліджень, що вимагають певних матеріальних витрат на реактиви й устаткування. Це змусило поглибити традиційні еколого-фауністичні дослідження. Такій тенденції значною мірою сприяло активне впровадження в дослідницький процес комп'ютерного устаткування і сучасних технологій обробки інформації. Відбулося встановлення контакту з ученими багатьох країн світу, а не тільки з країн соціалізму, як це було колись. Знайомство показало, що, незважаючи на низьку матеріальну забезпеченість наукових досліджень у

нашій країні, значний науковий потенціал і традиції дозволяють із упевненістю дивитися в майбутнє.

Докучаєвське ґрунтознавство складає теоретичну базу раціонального використання, охорони і рекультиватії земельних ресурсів. У цьому зв'язку особливу актуальність здобувають питання генетичної класифікації і діагностики ґрунтів. Зоологічний метод є одним із найважливіших і перспективних напрямків діагностики (Гиляров, 1965). Еколого-генетичний взаємозв'язок тваринного населення та ґрунтового покриву лежить в основі діагностичної значимості різних характеристик комплексів ґрунтових безхребетних. Важливим аспектом удосконалювання зоологічного методу є застосування і розвиток біоморфічного підходу для пізнання лісових біогеоценозів у степу, запропонованого М. П. Акімовим (1948, 1955) і О. Л. Бельгардом (Бельгард, 1950). Вивчення тваринного населення ґрунтів дає великий матеріал, що відбиває різні сторони структурної і функціональної організації комплексів мезофауни. Їх аналіз та інтерпретація з метою виявлення найбільш інформативних показників для діагностики ґрунтів вимагають застосування різноманітних методів багатовимірної статистики і використання обчислювальної техніки. Зоологічний метод діагностики ґрунтів перебуває в руслі неодокучаєвської парадигми в ґрунтознавстві (Герасимов, 1976) і служить для розкриття процесійного блоку генезису ґрунтів (Зонн, Травлев, 1989).

Педобіоти є дуже динамічним структурним елементом едафотопу. Для з'ясування значення синекологічних характеристик тваринного населення з метою діагностики різних таксономічних категорій ґрунтового покриву необхідно вичленувати складову динаміки, що визначається факторами, які впливають на генезис і властивості ґрунтів. Динамічність мезофауни і чутливість до найменших флуктуацій середовища дозволяє виявляти зміни ґрунтотвірних процесів на ранніх стадіях розвитку, коли класичними методами діагностики виявити ці тенденції ще не можна. Ця особливість дуже важлива при індикації і діагностиці ґрунту та ґрунтових субстратів в умовах антропогенного впливу. У таких ситуаціях швидка діагностика повинна супроводжуватися точністю. Розробка способів оцінки стану природних комплексів в умовах глобального характеру впливу людини на біосферу є найважливішим завданням ґрунтової зоології. Вирішення цієї проблеми вимагає комплексного підходу і спільних зусиль різних наукових напрямків і дисциплін (Барсов і др., 1995; 1996, 1997).

Характер динаміки угруповання в часі багато в чому визначається його екологічною структурою, яку варто розглядати як наслідок пристосування тваринного населення до умов середовища. Безхребетні тварини в умовах екологічного оптимуму виявляють високу стабільність чисельності і біомаси. При відхиленні умов середовища існування від оптимальних варіабельність тваринного населення ґрунтів збільшується (Жуков, 1996).

Отримані матеріали дозволяють дати зоогеографічну характеристику мезофауни різних типів ґрунтів степового Придніпров'я. Фауна ґрунтів чорноземного ряду (звичайних і лісових чорноземів) у зоогеографічному відношенні характеризується рядом специфічних рис, що дозволяють чітко диференціювати цей тип ґрунтів. Середземноморські і європейські види складають характерне ядро фауни чорноземних ґрунтів. Лісові чорноземи можна діагностувати за відносно вищим відсотком середньоєвропейських безхребетних і видів євразійського комплексу. Ґрунти заплавної генетичної ряду діагностуються за перевагою євросибірських і середньоєвропейських видів, на фоні низького відсотка південно- і східноєвропейських безхребетних і представників середземноморського комплексу. Для дерено-борових

грунтів ариени специфічним є сполучення середземноморського і євразійського комплексів при низькій частці європейських видів (Жуков, 1996; Жуков и др., 1997).

Для точної зоологічної діагностики різних типів ґрунтів необхідно спиратися на аналіз комплексів видів. Більшість видів ґрунтових безхребетних не мають чіткої приуроченості до конкретного типу ґрунтів і досить поширені. Для типів ґрунтів специфічними є не окремі види, а їх комбінації, чи плеяди. Такі плеяди видів дозволяють досить точно діагностувати тип ґрунотвірного процесу. Подібність тваринного населення окремих ґрунтових типів є результатом взаємопроникнення видів і свідчить про генетичну єдність різних таксономічних категорій ґрунтового покриву (Пилипенко, 1980; Пилипенко, Жуков, 1999; Жуков, 1996, 1998; 1999; 2003; 2004).

Представники конкретної таксономічної групи ґрунтових безхребетних звичайно далеко виходять за межі одного типу ґрунтів і широко наведені в ґрунтах різноманітних біотопів. Кількість груп, чітко пов'язаних з одним типом ґрунтів, дуже мала. Це переважно мешканці зонального типу ґрунтів звичайного чорнозему. Основні розходження ґрунтових типів полягають не в якісній своєрідності групового складу, а в кількісних співвідношеннях. Ця обставина дає основу для математичного порівняння і виділення важливих для діагностики показників методами багатовимірної статистики (Жуков, 1996).

Аналіз співвідношення ценоморф і гігоморф розкриває важливі аспекти пристосування угруповань ґрунтових безхребетних до умов існування. Трофічна структура ґрунтових безхребетних свідчить про пристосування комплексів тварин до конкретних умов і трофічних ресурсів. Цей аспект екологічної структури розкриває роль безхребетних у трансформації органічної речовини в ґрунтового профілі і спрямованість основних потоків речовин. У цьому зв'язку діагностичне значення спектрів трофоморф і топоморф дуже велике. Кожному ґрунтовому типу можна поставити у відповідність певне співвідношення трофічних і топічних угруповань тварин, що на високому рівні вірогідності відрізняє кожен ґрунтового таксономічну категорію (Жуков, 2003).

Багатовимірний факторний аналіз дозволяє виділити основні діагностичні групи характеристик тваринного населення, установити їх якісну і кількісну значимість для діагностики ґрунтів. Із систематичних груп ґрунтових безхребетних високу діагностичну значимість мають ті, мінливість яких визначається мінімальною кількістю факторів. До числа таких показників можна віднести сумарну чисельність, біомасу, кількість деяких трофоморф і топоморф, чисельність олігохет, молюсків, пластинчастовусих тощо. Інші параметри можуть розглядатися як додаткові і використовуватися для інтерпретації виділених факторів і уточнення діагностики.

Показники чисельності мезофауни ґрунтів ділянки лісової рекультивациі близькі до таких тваринного населення лісополіпшених і лісових чорноземів, однак біомаса безхребетних штучних ґрунтів трохи нижча. Це вказує, з одного боку, на незакінчений процес формування тваринного населення насипних едафотопів, а з іншого – на сприятливу тенденцію цього процесу. Під останнім розуміється формування стійкого ценозу, здатного існувати самостійно тривалий час.

Угруповання ґрунтових безхребетних характеризуються високими адаптивними можливостями для існування в умовах забруднення середовища існування відходами хімічного виробництва. Стійкість комплексів мезофауни відбивається на підтриманні ряду синекологічних показників на постійному рівні, близькому до рівня природних угруповань. Ця обставина дозволяє угрупованням ґрунтових безхребетних виконувати свої функції в біогеоценозі навіть при досить високому ступені забруднення

навколишнього середовища. Висока варіабельність синекологічних показників і неоднозначна спрямованість змін унаслідок антропогенного впливу значно знижує важливість цих характеристик для ранньої діагностики та оцінки ступеня трансформації біогеоценозів, що протікає внаслідок забруднення навколишнього середовища (Мисюра, Жуков, 1995; Пилипенко и др., 1987).

Біотестами забруднення навколишнього середовища можуть виступати деякі біохімічні показники дощових черв'яків. Методи багатовимірної статистики дозволять виділити основні фактори-напрямки варіабельності біохімічних ознак.

Були зроблені спроби на прикладі комплексів ґрунтових безхребетних перевірити теоретичні розробки для з'ясування питання про взаємозв'язок розмаїття екологічних систем та їх стійкості. Як результат цих досліджень зроблено висновок, що зростання видового розмаїття угруповань ґрунтових тварин викликає зниження їх стійкості, тобто природні комплекси можуть існувати у формі ієрархічно структурованих утворень (Жуков, 1992; Жуков, 2000).

Установлено закономірності зміни структури тваринного населення ґрунту природного біогеоценозу під впливом токсичного навантаження, викликаного нікелем і свинцем (Пахомов и др., 2000; Пахомов и др., 2002; Кунах, 2005). Виявлено природну і токсикогенну складові в динаміці екологічних властивостей тваринного населення; запропоновано як міру вирівняності розподілу важких металів у ґрунтовому профілі використовувати ентропійну міру Шеннона і Пілоу (Пахомов, Кунах, 2005; Кунах, 2005). Показана і кількісно оцінена роль ґрунтових тварин у горизонтальній міграції важких металів, що призводить до зниження імовірності появи пікових концентрацій токсикантів у ґрунті (Пахомов и др., 2002; Кунах, 2005). Встановлено, що динаміка протеолітичної і целюлозолітичної активності ґрунту залежить від функціонального розмаїття тваринного населення ґрунту; в умовах забруднення ґрунту важкими металами цей зв'язок значно актуалізується (Пахомов и др., 2003; Пахомов, Кунах, 2004). Показано важливу роль ґрунтових тварин у стабілізації функціонування екосистеми в умовах антропогенного навантаження (Пахомов, Кунах, 2005).

Біорізноманіття є важливою проблемою сучасної екологічної науки. Особливе значення має питання про збереження розмаїття, про роль розмаїття в підтримці функціональної цілісності й стійкості екосистем. Теоретичне обґрунтування функціонально значущих мір біологічного розмаїття й виявлення структури уявлень, що відбивають зв'язок розмаїття й функціонування екосистем, є актуальним завданням. Метою роботи є розробити методологію системного аналізу екологічного розмаїття угруповань живих організмів. Для досягнення поставленої мети було необхідно вирішити наступні завдання:

1. Розробити систему екоморф дощових черв'яків та ґрунтових безхребетних і надати методичні підстави для виділення гігоморф, трофоморф, трофоценоморф, топоморф.
2. Описати екологічну структуру угруповань дощових черв'яків та ґрунтових тварин за допомогою екоморфічного аналізу, показати діагностичні можливості екоморфічного аналізу для встановлення гігروتопів і трофотопів лісів степової зони України.
3. Дати характеристику видового розмаїття угруповань дощових черв'яків та ґрунтових безхребетних за допомогою відомих індексів розмаїття (Шеннона, Сімпсона, Пілоу, Бергера–Паркера), з погляду теорії нейтрального розмаїття, за допомогою мультифрактального формалізму.
4. Дати оцінку функціонального стану угруповань дощових черв'яків та ґрунтових безхребетних за допомогою ряду показників (біомаса, індекс продуктивності, індекс питомої продукції, екологічна компресія, екологічна місткість місцеперебування,

рівень засвоєння екологічної місткості, функціональна вирівняність, функціональна дивергенція, функціональне багатство).

5. Оцінити показники стійкості, еластичності та реактивності угруповань дощових черв'яків та ґрунтових безхребетних і встановити зв'язок цих характеристик з видовим багатством угруповань.
6. Провести аналіз властивостей індексів ієрархічної складності угруповань у таксономічному й екологічному аспектах.
7. Провести багатовимірний статистичний аналіз екологічної матриці, сформованої з мір видового, таксономічного та екологічного різноманіття і характеристик функціональної активності угруповань дощових черв'яків та ґрунтових безхребетних.

У роботі використаний метод екоморфичного аналізу структури угруповань Акімова–Бельгарда. Відбір матеріалу й установлення біомаси тварин здійснювалися за допомогою прийнятих у ґрунтовій зоології методів (Количественные методы..., 1987). Статистична обробка отриманих даних проводилася за допомогою дисперсійного, регресійного, дискримінантного аналізів, аналізу класифікаційних дерев, багатовимірної факторної аналізу за допомогою програм Statistica 6.0 і SPSS 10.0. База вихідних даних екологічних описів пробних площ зберігається в Microsoft Excel. Відбір даних проводився в період 1991–2007 рр. на базі Присамарського біосферного стаціонару ДНУ ім. О. Л. Бельгарда. База містить понад 150 ґрунтово-зоологічних описів. Для обчислення екологічної матриці із ґрунтово-зоологічних описів була написана оригінальна програма в MathCAD 11.0.

Уперше запропонована методологія цілісного підходу до аналізу екологічної структури та розмаїття угруповань живих організмів і виявлення ієрархічної структури системи показників, які відбивають їх розмаїття і функціональні властивості. Запропоновано додати до системи екоморф наземних тварин уявлення трофоценоморфи, що відбиває ставлення тварин до фактора мінералізації ґрунтового розчину едафотопу. Складено діагностичні ключі для встановлення гігروتопів і трофотопів лісових біогеоценозів у степу за ґрунтово-зоологічними даними. Запропоновано для характеристики ставлення угруповань живих організмів до екологічної місткості місцеперебування ввести такі уявлення як екологічна компресія та рівень засвоєння екологічної місткості угруповань. Запропоновано засіб обчислення екологічної місткості місцеперебування. Запропонований ентропійний аналог квадратичної міри таксономічного та екологічного різноманіття угруповань. Показано, що методологія екологічних матриць являє собою цілісну та послідовну процедуру, що може використовуватися для вирішення різних наукових і практичних завдань, пов'язаних із вивченням і керуванням біорізноманіттям. Цей підхід є загально екологічним і може бути безпосередньо поширений на інші групи (поряд із ґрунтовою мезофауною) живих організмів. Він дозволяє виявити ієрархічну структуру екологічних показників із вказівкою їх інформаційної значущості для описання практично важливих процесів, таких як функціонально важливий компонент біорізноманіття та стійкість угруповань з урахуванням явища реактивності.

1

АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНИЙ НАРИС ТА ЛОКОМОЦІЯ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ

Перш ніж почати визначення, черв'яків варто зафіксувати, попередньо змивши водою слиз і прилипли до покриттів частки землі. Як фіксатор використовують 2% розчин формальдегіду або 80° спирт. Черв'яків, зафіксованих у формаліні, надалі можна використовувати для гістологічних досліджень. У формаліні також зручніше зберігати збори (4% розчин), тому що його не потрібно так часто міняти, як спирт. При цьому краще, ніж у спирті, зберігаються колір і форма тіла. Для того, щоб тканини черв'яків не занадто сильно

загубіли, у формалін додають небагато гліцерину (1 частина на 99 частин фіксатора).

Перед тим як фіксувати черв'яків укладати в пробірки або банки, їх слід розпрямити (як тільки вони загинуть), розкласти на дні порожньої ванночки або на склі. При цьому покриття черв'яка час від часу необхідно зволожувати змоченою у формаліні ватою. Тільки після того, як вони в такому розпрямленому положенні стануть твердішими, їх можна перекласти в пробірки з фіксатором.

1.1. Зовнішня морфологія

1.1.1. Розміри та форма тіла

Форма тіла дощових черв'яків за паском може бути циліндричною, часто злегка сплющеною або чотиригранною. Іноді на спині за паском є поздовжній жолобок. Хвостовий кінець може бути звужений або розширений і сплющений, рідше трохи потовщений.

Міхаельсен (Michaelsen, 1900) запропонував проводити облік сегментів дощових черв'яків з передньої частини тіла починаючи з перистоміума (сегмент, на якому міститься рот та звичайно відсутні щетинки та який несе простоміум). Сегменти частіше позначаються арабськими цифрами, хоча в ранніх роботах використовувалися римські цифри. Міжсегментні борозенки позначаються рисою, нахиленою вправо (слеш), наприклад $\frac{1}{2}$. Можливі варіанти мінливості позначаються комою, наприклад 3,4–5 означає “з сегмента 3 або 4 по 5-й”. Коли посилаються на розташування паска, то $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$ та т. ін. означають ступінь вторгнення в сегмент.

Довжина тіла та число сегментів можуть варіювати в широких межах у різних видів, тому ці відомості розглядають як інформаційні. Група видів, що має більші розміри тіла й велику кількість сегментів (400–500), зустрічається переважно в

середземноморському регіоні і є досить архаїчною (Omodeo, 1956). Ці ознаки слід вважати плезіоморфними.

1.1.2. Пігментація

Частина дощових черв'яків має порфіриновий пурпуровий пігмент, розташований у пігментних клітинах у субкутикулярному м'язовому шарі (Kobayashi, 1928). Зафарблення покривів нерідко помітно змінюється й вицвітає після фіксації. Однак наявність пігментації майже завжди можна встановити, особливо при розтинанні на розрізі (пігмент утримується в м'язовій тканині). Пігментація може бути пурпуровою, бурою, різних відтінків зеленою. Рідко через присутність меланіну черв'яки бувають майже чорними. Крізь покриви може просвічувати порожнинна рідина, тому деякі види мають яскраве жовте зафарблення.

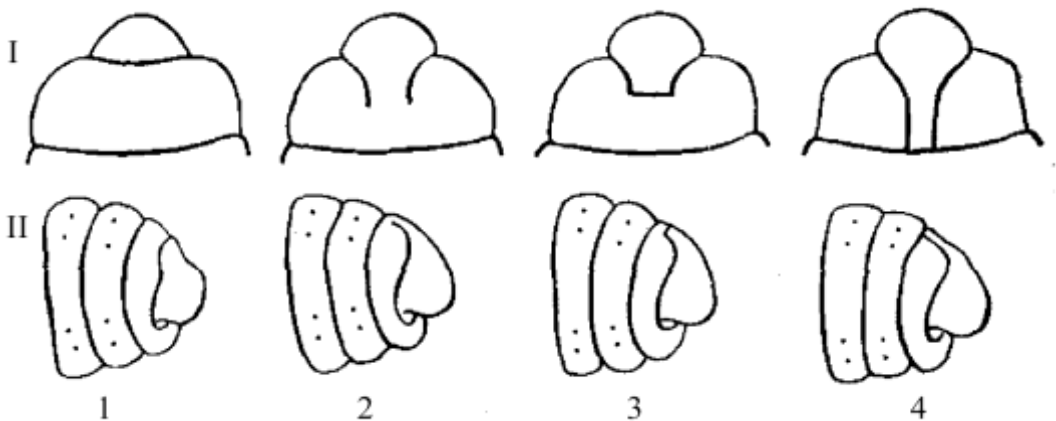


Рис. 1. Типи простоміума (за Т. С. Перель, 1979).

Позначки: 1 – пролобічний; 2 – епілобічний відкритий; 3 – епілобічний закритий; 4 – танілобічний; I – вид зверху; II – вид збоку

1.1.3. Простоміум

На першому сегменті (перистоміумі) у дощових черв'яків розташований ротовий отвір (рис. 1), над яким нависає виступ – головна лопать (простоміум). Форма головної лопаті в різних видів може бути трьох типів, які представляють серію змін від найбільш примітивного пролобічного типу, що є незалежним від перистоміума (перший дійсний сегмент) до танілобічного типу, що є язичком, який повністю розділяє перистоміум. У більшості видів дощових черв'яків простоміум належить до епілобічного типу. Найпримітивніший пролобічний тип може бути виявлений у деяких видів «архаїчного» роду *Allolobophora*. Танілобічний тип характеризує рід *Lumbricus*, але рідко зустрічається в інших видів з пурпурною пігментацією.

1.1.4. Щетинки (хети) та їх пропорції

Перший сегмент позбавлений щетинок. На всіх інших сегментах в Lumbricidae є по 8 щетинок, розташованих поодинокі (не наближених або мало наближених), або парами (сильно наближених). Розташування щетинок слід розглядати за паском. Поп (Pop, 1941) був першим, хто розпізнав, що розташування щетинок є важливою ознакою для визначення родів Lumbricidae. Вони утворюють або 8 поздовжніх рядів, по 4 з кожного боку тіла, або, якщо вони розташовуються по два поруч, 4 поздовжніх ряди по 2 праворуч і ліворуч. Щетинки, починаючи від черева до спини, позначають латинськими буквами *a*, *b*, *c* і *d*, однаково ліворуч і праворуч. Проміжки між щетинками позначаються як *ab*, *bc*, *cd*, проміжок між черевними щетинками – *aa*, між спинними – *dd* (рис. 2). Щетинки вважаються сильно зближеними в тому випадку, якщо *ab* і *cd* принаймні в 4 рази менші *bc*. Попарно зближені щетинки вважаються примітивною ознакою (Mršić, 1991). Для видів родини Lumbricidae наводиться хетальне

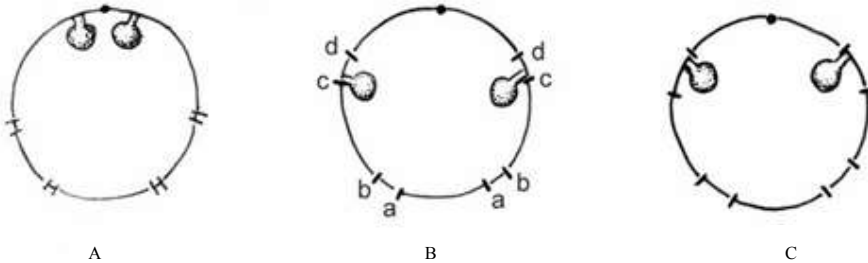


Рис. 2. Положення отворів сім'яприймачів: А – біля лінії спинних отворів; В – біля лінії щетинок *c*; С – біля лінії щетинок *d* (за Csuzdi, Zicsi, 2003)

співвідношення, тобто співвідношення інтервалів між щетинками, коли відстань *ab* дорівнює одиниці.

1.1.5. Генітальні (копулятивні) щетинки

Щетинки можуть бути локомоторними та копулятивними. Локомоторні щетинки мають сигмоїдну форму, потовщення посередині – нодулюс і гострий кінець. Копулятивні щетинки більш довгі, тонкі й позбавлені нодулюса, а також жолобчастої зовнішньої частини. Залежно від числа жолобків зовнішня частина копулятивної щетинки може бути триєдричною або тетраєдричною. Були виявлені істотні географічні розходження відносно довжини зовнішньої частини копулятивної щетинки до довжини внутрішньої частини в дощового черв'яка *D. attemsi* (Rota, Erseus, 1997).

1.1.6. Спинні (дорсальні) пори

На спинному боці по середній лінії в міжсегментних борозенках (які прийнято позначати дробом, де в чисельнику й знаменнику ставляться порядкові номери відповідно попереднього й наступного сегментів) розташовуються спинні пори. Положення першої дорсальної пори в особин одного виду більш чи менш постійне. В Lumbricidae у більшості видів перша спинна пора відкривається в міжсегментній борозенці 4/5 (рідко 3/4) або далі до заду. Іноді спинні пори відсутні або їх важко знайти. Цей показник у деяких випадках демонструє високу мінливість навіть у межах однієї популяції (Fender, 1982), тому він має обмежене значення для таксономії.

1.1.7. Статеві отвори

Як таксономічні використовуються також зовнішні статеві ознаки: положення статевих отворів, отворів сім'яприймачів, позиція паска й почасти також (наймінливіша з перерахованих ознак) положення папіл – залозистих стовщень покривів навколо статевих щетинок.

Жіночі статеві отвори в Lumbricidae дуже дрібні й часто важкопомітні, завжди розташовуються ліворуч і праворуч на 14-му сегменті, звичайно над щетинками *b*. Виняток складає рід *Eiseniella*, в якого пори розміщені на рівні або нижче рівня щетинок *a*.

Чоловічі статеві отвори займають аналогічну позицію найчастіше на 15-му сегменті, але трохи вище, між щетинками *b* і *c*. Рідко вони зміщені вперед – на 13-й або 14-й сегмент (в р. *Eiseniella*) або назад до початку паска, як це відзначено (Zicsi, 1978), наприклад, в *D. platyura*, у якого чоловічі статеві отвори відкриваються на 24 або 25-му сегменті. В деяких випадках навіть в однієї особини пори можуть бути розташовані на різних сегментах.

Розміри чоловічих статевих отворів можуть змінюватися від дуже малих, які важко роздивитися, до великих. Розміри отворів у межах виду є постійною ознакою. У деяких випадках, переважно серед видів з тенденцією до партеногенезу, чоловічі отвори мінливі за розмірами навіть у межах однієї популяції (наприклад, *Dendrobaena octaedra*).

Покриви навколо чоловічих статевих отворів можуть бути залозистими, сильно стовщеними. Ці утворення називають залозистими полями. Нерідко вони займають не тільки 15-й, а й заходять на сусідні сегменти (14 і 16-й).

1.1.8. Отвори сім'яприймачів

Отвори сім'яприймачів відкриваються в Megadrili у міжсегментні борозенки, найчастіше в інтервалі між 5 і 15-м сегментами. Вони завжди парні й розташовуються на бічних сторонах сегментів, рідше – зміщені на спинний бік, вище лінії щетинок *d*, іноді – біля середньої спинної лінії (рис. 2).

Зовнішнє відчинення отворів сім'яприймачів завжди має велике значення для таксономії дощових черв'яків. У ранніх системах ця властивість використовувалася для відокремлення родів (Rosa, 1893; Michaelsen, 1900). Пізніше Поп (Pop, 1941) продемонстрував, що отвори сім'яприймачів мають різне положення – від лінії щетинок *c* до середньої дорсальної лінії – навіть у різних популяцій *D. byblica*.

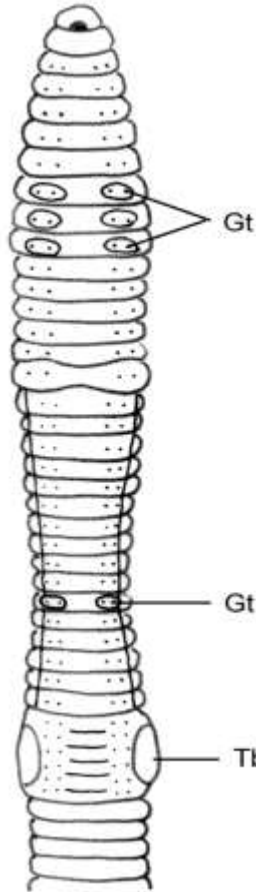
У деяких видів сім'яприймачі (сперматеки) відсутні. Однак між особинами, позбавленими сперматек, можливий обмін спермою. Взаємне запліднення в деяких із них відбувається шляхом відкладання сперматофорів. Сперматофори можуть бути трубкоподібні (в *Criodrilus lacuum*), палицеподібні або дископодібні (в Lumbricidae) і звичайно прикріплюються перед паском або в передній частині паска, рідше – в області чоловічих статевих отворів. Сперматофори зустрічаються й у видів, що мають сперматеки (Перель, 1978).

1.1.9. Пасок (клітелюм)

Форма та розташування паска, число сегментів, зайнятих ним, є важливою ознакою в таксономії дощових черв'яків. Без повністю розвинутого паска точна ідентифікація виду неможлива. Стабільність позиції паска може змінюватися в різних родах. Наприклад, у родах *Lumbricus* та *Octolasion* ніяких варіацій не відмічено. Відмінність на одну позицію паска відповідає різним видам (наприклад, у *Lumbricus rubellus* пасок розташований на сегментах 27–32, а у *L. castaneus* – на 28–33). У родах *Allolobophora* та *Aporrectodea* відмічена значна мінливість позиції паска. Але значна флуктуація пов'язана з неповною статевою зрілістю вивчених особин (Zicsi, 1963).

Пасок, що являє собою залозисте стовщення покривів декількох сегментів, має сідлоподібну (у більшості *Lumbricidae*) або кільцеподібну форму. У люмбрицид він починається не ближче 19, 20-го сегмента.

1.1.10. Пубертатні валики



Стовщення на поздовжніх краях сідлоподібного паска називаються пубертатними валиками. Вони можуть бути витягнуті від початку до кінця паска й навіть трохи виходити за його межі, але частіше бувають розвинені лише на декількох сегментах паска. У деяких випадках валики замінюються горбками, що іноді мають форму присосків. Поряд з паском пубертатні валики – також важлива таксономічна ознака дощових черв'яків. Їх положення та кількість ними зайнятих сегментів є більш стабільними особливостями, ніж ці ознаки у паска. Пубертатні валики з'являються на більш ранніх стадіях статевого розвитку, ніж пасок. Таксономічний та філогенетичний аспекти спорідненості різних форм пубертатних валиків невідомі.

1.1.11. Папіли (генітальні пухлини)

У дощових черв'яків спостерігаються залозисті здуття, пов'язані з певними щетинками або парами щетинок – генітальні пухлини, або папіли. Число й положення папіл дуже непостійні, і цю ознаку в таксономії залучають лише як додаткову. Папіли звичайно розміщені на сегментах перед паском навколо щетинок *ab* або інколи – *cd* (рис. 3). Кількість папіл (генітальних пухлин) строго відповідає сексуальній активності відповідної особини.

При описанні угруповань дощових черв'яків, які містять як статево дозрілі, так і не дозрілі особини, Гейтс (Gates, 1970) запропонував виділяти ювенільні фази, аклітелютні (безпаскові), клітелютні (паскові) та регресійні фази. До цієї схеми слід додати кокони. Ювенільні фази включають особин з моменту вилуплення з кокона до появи в них сім'яних борозенок та генітальних пухлин.

Рис. 3. Розташування папіл: GT – папіли (genital tumescences); Tb – пубертатні валики (tubercles)

1.1.12. Нефропори

Нефропори є зовнішніми отворами нефридіїв. Звичайно вони розташовані на передній межі кожного сегмента, починаючи з сегмента 3. Розташування отворів є постійною ознакою в межах виду. Отвори спрямовані вздовж прямої лінії безпосередньо вище щетинки *b*.

1.1.13. Дисепіменти

Усередині сегменти розділені дисепіментами, або септами. Звичайно септи тонкі, але за фаринксом дисепіменти ущільнені та значно маскуляризовані, тобто забезпечені розвиненими м'язовими волокнами. Маскуляризація септ пов'язана з підземною рухливістю люмбрицид і може відповідати екологічним властивостям видів дощових черв'яків.

1.1.14. Травна система

Травна система починається ротовим отвором, що веде в глотку, за якою починається стравохід. В інтервалі між 10 і 14-м сегментами в люмбрицид розвинені вапнякові залози. Стінки стравоходу в декількох із цих сегментів мають пластинчасту структуру. Стравохід тут розширений. Стравохід у Lumbricidae переходить у зоб, що займає 15 і 16-й сегменти. За ним іде інтестинальний мускулистий шлунок, розташований у двох (17, 18-му) або трьох (17–19-му) сегментах. Рідко він обмежений одним 17-м сегментом (р. *Eiseniella*).

1.1.15. Вапнякові залози

Розташування та структура вапнякових залоз, або залоз Моррена – одні з найважливіших ознак у таксономії дощових черв'яків. Звичайно залози розташовані в 10–14-му сегментах та відкриваються або через розширення (вапнякова сумка) в сегменті 10, або безпосередньо в сегменті 11 та (або) 12 в езофагус (рис. 4). Вапнякова сумка, якщо вона є, може відкриватися латерально або постеріолатерально в езофагус. Два типи вапнякових залоз представляють незалежні напрямки еволюції дощових черв'яків.

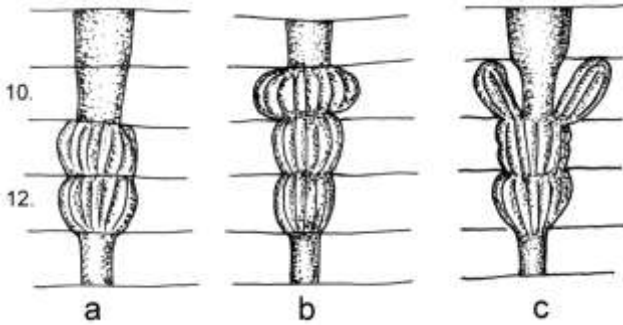


Рис. 4. Вапнякові залози дощових черв'яків (за Csuzdi, Zicsi, 2003)

1.1.16. Тифлозолю

Використання форми тифлозолю для таксономії дощових черв'яків дискутується довгий час. Szűts (1913) був першим, хто надав еволюційної важливості цій ознаці. Наступні автори вважали форму тифлозолю як екологічну адаптацію з обмеженою таксономічною спроможністю (Перель, 1979 ; Zicsi, 1974; Bouche, 1972; Mršić, 1991).

Можна виділити три головних типи тифлозолю. Трироздільний тифлозолю має три лопаті, які самі, в свою чергу, можуть розгалужуватися, двороздільний тифлозолю з двома лопатями, які також можуть розгалужуватися, та простий пластинчастий тип. Трироздільний тип є більш плезіоморфною ознакою, а простий пластинчастий тип є апоморфним. Але дуже вірогідна гомопластична еволюція цих форм у видів, які належать до різних еволюційних ліній.

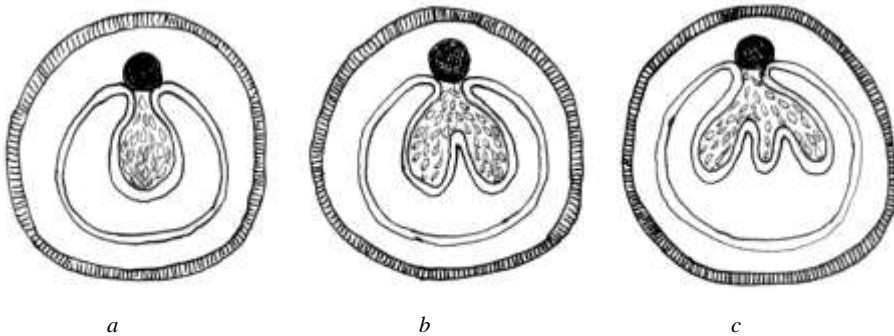


Рис. 5. Типи тифлозолів дощових черв'яків: *a* – простий пластинчастий тип; *b* – тифлозолю з двома лопатями; *c* – тифлозолю з трьома лопатями (за Csuzdi, Zicsi, 2003)

1.1.17. Статева система

Дві пари сім'яників розміщені в 10 і 11-му сегментах (голоандрія). Як виняток буває розвинена тільки одна пара сім'яників (мероандрія). Якщо сім'яники відсутні в сегменті 10, то це явище має назву мероандрія, а якщо в 11-му – протоандрія. Сперма дозріває в сім'яних мішках, що являють собою розростання дисепіментів. Сім'яних мішків у випадку голоандрії може бути 4 в 9–12-му, 3 – в 9, 11 і 12-му або 2 – в 11, 12-му сегментах.

Лійки сім'япроводів великі, з характерним перламутровим блиском, містяться в 10 і 11-му сегментах. У деяких видів сім'яники й лійки сім'япроводів укладені в сім'яні капсули, які розташовуються під стравоходом (субезофагіальні), або захоплюють і відповідні ділянки стравоходу (періезофагіальні капсули).

Яечники розташовані в 13-му сегменті. Лійки яйцепроводів невеликі, звичайно важкопомітні.

У багатьох Megadrili є передміхурові залози, які можуть бути трубчастими, часточковими або сферичними. В Lumbricidae передміхурові залози, як правило, погано виражені й являють дифузійні утворення у вигляді залозистих клітин у стінці атріума сім'явипорскувального каналу.

Лише як виняток сперма при паруванні в деяких Megadrili уводиться безпосередньо в жіночі статеві протоки. В Lumbricidae виділена назовні сперма стікає до паска, який при паруванні розташовується напроти тих сегментів партнера, де відкриваються сім'яприймачі, куди вона й надходить. Деякі систематики вважають, що сім'яприймачі не мають відношення до жіночої статевої системи. Цілком можливо, що спочатку вони виникли для розміщення сперматофорів, що забезпечувало краще їх збереження

(Перель, 1978). Сім'яприймачі мають протоку й ампулу. Іноді протока буває погано розвиненою. Кількість сім'яприймачів, їх форма й положення використовуються як таксономічні ознаки. Однак ці ознаки іноді варіюють у межах виду.

1.1.18. Видільна система та нефридіальні міхури

Структура екскреторної системи є найпоширенішою ознакою для еволюційних висновків щодо таксонів дощових черв'яків. Видільна система може бути екзонефридіальною, коли кожний нефридій відкривається через нефропору, або ентеронефридіальною, коли нефридії відкриваються в загальний збірний канал.

Нефридіальні міхури являють собою розширення кінцевої частини трубки нефридію перед виходом у нефридіопору. Нефридіальні міхури мають щільніші стінки, ніж інша частина нефридіальної трубки, тому що вони обплетені м'язовими волокнами.

Щоб побачити нефридіальні міхури, потрібно відсунути убік препарувальними голками тонші частини нефридіальної трубки, що утворюють петлі. Їх можна й видалити, оскільки вони не потрібні для визначення. Якщо черв'як дрібний, нефридій можна витягти препарувальною голкою, перенести в

краплю води на предметне скло й розглядати в минаючому світлі при сильнішому збільшенні. Відокремивши нефридіальний міхур, його можна перенести з води в краплю гліцерину й виготовити тимчасовий препарат. Для визначення необхідно розглянути нефридіальні міхури в передніх сегментах і за паском.

Найпростіша форма нефридіальних міхурів — мішкоподібна. Вона зберігається в невеликого числа видів, що живуть у постійно вологому ґрунті. У багатьох видів

Lumbricidae нефридіальні міхурі дещо сильніше витягнуті – сосископодібні. Трубка нефридіального міхура в більшості видів люмбрицид буває вигнута так, що нефридіальні міхурі набувають гачкоподібної (J-подібні) або U-подібної форми. У цих випадках розрізняють основну й загнуту частину нефридіального міхура. Нефридіальні міхурі можуть бути орієнтовані вперед і тоді загнута частина розташовується поперед основної, або назад, якщо загнута частина лежить за основною. Основна частина нефридіального міхура може бути вигнута, тоді гачкоподібні нефридіальні міхурі (залежно від того, як вони орієнтовані) набувають S-подібної форми, або форми дзеркально відображеної букви S. Іноді окремі відрізки вигнутої трубки нефридіального міхура зливаються. При цьому орієнтований назад S-подібний нефридіальний міхур набуває окариноподібної форми, U-подібний – стає двогіллястим.

Орієнтований уперед U-подібний нефридіальний міхур при частковому злитті загнутої й основної частин стає вилкоподібним, а гачкоподібний – багроподібним. У видів р. *Dendrobaena* сосископодібні нефридіальні міхурі нерідко зливаються перед виходом у нефридіопору. Якщо обидві частини петлі, що утворилися при цьому, зливаються, нефридіальні міхурі стають бісквітоподібними.

У деяких видів Lumbricidae нефридіальні міхурі відсутні.

1.1.19. Структура поздовжніх м'язових волокон

Упорядкованість розташування м'язових пучків була однією з перших соматичних ознак, яка могла б доповнити значно мінливі статеві ознаки для вирішення питань систематики дощових черв'яків (Pool, 1937). Поп (Pop, 1941) вдало використав цю властивість для правильної діагностики деяких видів дощових черв'яків. Він вважав два типи мускулатури (пучкуватий та перистий) як два незалежних напрямки еволюції дощових черв'яків. Наступні автори (Omodeo, 1956, Perel, 1968) вважають пучкуватий тип більш примітивним, а перистий – більш розвиненим.

Тип розташування м'язових волокон у поздовжній мускулатурі може бути пучкуватим, перистим або перехідним. У першому випадку окремі невеликі групи м'язових волокон укладені в багатокутні призматичні осередки, утворені сполучнотканинними пластинками. При перистій будові поздовжньої мускулатури м'язові волокна розміщені усередині поперечних секцій («коробочок»), утворених сполучнотканинними радіальними перетинками. Вузькі, на поперечному зрізі веретеноподібні м'язові волокна розташовуються на цих радіальних пластинках, як борідки на стрижні пера. Радіальні сполучнотканинні пластинки, що розділяють шар поздовжньої мускулатури на поперечні секції, можуть бути виражені й при пучкуватій будові поздовжньої мускулатури.

Коли усередині «коробочок» м'язові волокна не зібрані в пучки, укладені усередині багатокутних осередків, і частина з них орієнтована щодо радіальних перегородок так, як це спостерігається у видів з перистою будовою поздовжньої мускулатури, черв'як має перехідний тип будови поздовжньої мускулатури. У різних видів дощових черв'яків можна спостерігати послідовний перехід від пучкуватої до перистої будови поздовжньої мускулатури. Те ж спостерігається в деяких видів із просуванням від головних сегментів до післяпаскових (Перель, Семенова, 1968), тому що в багатьох Lumbricidae, що мають перистий тип будови поздовжньої мускулатури, у передньому, «головному», кінці тіла зберігається більш примітивний пучкуватий тип розташування м'язових волокон.

Для того, щоб розглянути будову поздовжньої мускулатури в черв'яка,

фіксованого 4% формаліном, за паском вирізають невеликий

шматочок, що складається з декількох сегментів, занурюють його в рідкий парафін і відразу ж у холодну воду. Після того як парафін застигає, за допомогою леза виготовляють тонкий поперечний зріз. Його поміщають на предметне скло, заливають рідиною Фора й накривають покривним склом. На

виготовленому в такий спосіб препараті через певний час (необхідний для просвітління) під мікроскопом легко визначити тип розташування м'язових волокон у поздовжній мускулатурі черв'яка, для визначення якого варто використати цю ознаку (Перель, 1979).

1.2. Гідростатичний скелет дощового черв'яка

Розміри тіла впливають практично на всі аспекти біології організму, від його фізіології й екології до механічного функціонування його скелета (Шмидт-Ниельсен, 1987). Дослідження явищ масштабування скелета зосереджені головним чином на хребетних, артроподах і деревах, чий ригідні кістки, екзоскелет і стовбури, відповідно, піддаються навантаженню, як у будівлі балки і колони під впливом ваги власного тіла (Johnson, Koehl, 1994).

Загалом, розміри тварин вважаються важливим визначником локомоційної поведінки. Наприклад, у більших тварин проявляється тенденція до зменшення частоти кроків або коливань крил чи хвоста порівняно з малими тваринами.

Гідростатичний скелет дощових черв'яків виконує таку ж саму механічну роль, як і скелет хребетних тварин або артропод: він підтримує тиск, розширює скорочені м'язи, що робить можливим оборотну зміну форми та передає зусилля м'язів навколишньому середовищу.

Організми з м'яким тілом і гідростатичним скелетом дуже численні і різноманітні. Маса тіла цих тварин може варіювати щонайменше на 13 порядків – від гігантських кальмарів (*Architeuthis* sp., досягає 20 м у довжину) до малюсінських нематод (менше 1 мм у довжину). Розміри тіла збільшуються у процесі росту організмів, наприклад, на 4 порядки збільшується маса в процесі росту дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* (Quillin, 1998).

Гідростатичний скелет багатьох м'якотілих організмів складається з розтяжної стінки тіла, що перебуває під напругою стиснутої рідини чи тканин, які деформуються. Рідина в умовах стискання зазнає тиску, і саме цей тиск (а не тиск ригідних важелів хребетних і артропод) дає можливість організму бути твердим, виступає як антагоніст м'язів і передає зусилля м'язів навколишньому середовищу (Wainwright, 1988).

Далі наведено огляд основних результатів вивчення локомоції дощових черв'яків, одержаних у циклі досліджень К. J. Quillin (1998, 1999, 2000)

1.2.1. Гіпотези масштабування

Чи є визначений функціональний аспект скелета незмінним або він змінюється відносно ваги тіла, звичайно можна виразити термінами гіпотез масштабування. Деякі гіпотези ґрунтуються на формі («геометрична подоба»), інші – на функції («подоба дії»). Гіпотеза функціональної подібності раніше була визначена в термінах механізму функціонування важелеподібних скелетів (рис. 6).

1.2.2. Геометрична подібність

Якщо два організми геометрично подібні, чи ізометричні, то лінійні розміри пропорційні об'єму, зведеному в степінь $1/3$. Масштаб лінійних розмірів дорівнює $(\text{маса тіла})^{1/3}$, тому що маса пропорційна об'єму, який, у свою чергу, пропорційний кубу довжини, якщо щільність тіла постійна (Шмидт-Ніельсен, 1987). Експонентне відношення між лінійними розмірами і масою тіла може бути виражене за допомогою функції $y = at_b^b$, де m_b – маса тіла, y – його лінійні розміри, a – константа, а b – експонента ($1/3$ у випадку геометричної подібності). Якщо експонента значно відрізняється від $1/3$, то варто говорити про алометричне масштабування.

Більшість гідростатичних скелетів мають циліндричну форму, тобто приблизно круглий чи еліптичний поперечний переріз і чітко виражену подовжню вісь. Тому найважливішими лінійними вимірами є довжина (L), діаметр (d) і товщина стінки тіла (t), для усіх масштабів є $m_b^{1/3}$ для геометрично подібних організмів у порівняних станах, як, наприклад, стан спокою. Якщо циліндричне тіло гідростата розділене на сегменти (як у анелід), то масштабом числа і лінійних розмірів сегментів є m_b^0 і $m_b^{1/3}$ для геометрично подібних організмів.

1.2.3. Подібність статичної напруги

Статична напруга – це сила (F), що впливає на площу поперечного перерізу (A) скелетного елемента, який зазнає впливу сили, коли організм займає своє рівне звичайне положення (McMahon, 1975). Подібність статичної напруги зустрічається в тому випадку, коли статична напруга є функцією маси тіла (тобто напруга пропорційна m_b^0). Вага організму пропорційна кубу лінійних промірів, в час, коли площа перерізу скелетного елемента пропорційна тільки квадрату лінійних промірів. Таким чином, статичне навантаження організмів, форма тіла яких подібна до стовбура, може бути функцією розмірів тіла, якщо діаметр тіла зростає швидше за довжину (рис. 7). Стовбур, або черв'як, що вигинається, повинні бути масштабовані алометрично, а не геометрично, для того щоб відбувалась статична подібність.

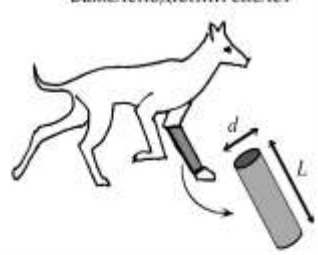
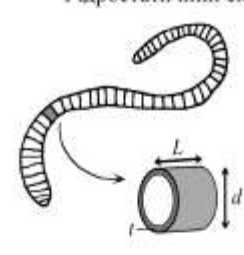
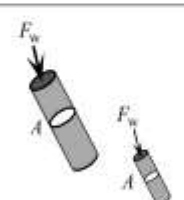
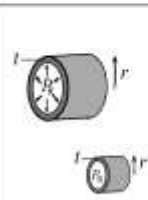
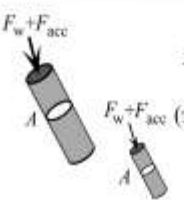
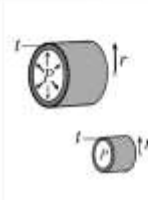
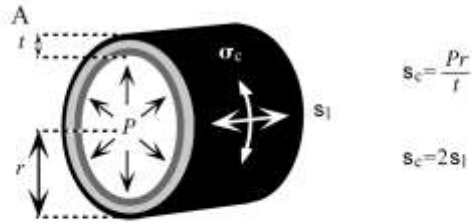
	Важелоподібний скелет	Гідростатичний скелет
Геометрична подібність	 $d \propto m_b^{1/3}$ $L \propto m_b^{1/3}$ $d \propto L$	 $d \propto m_b^{1/3}$ $L \propto m_b^{1/3}$ $t \propto m_b^{1/3}$ $d \propto L \propto t$
Подібність статичної напруги	 $\frac{F_w \propto m_b^0}{A}$ $d \propto L^2$	 $\frac{P_R r \propto m_b^0}{t}$ $d \propto L \propto t$
Подібність динамічної напруги	 $\frac{F_w + F_{acc} \propto m_b^0}{A}$ (залежить від поведінки)	 $\frac{Pr \propto m_b^0}{t}$ (залежить від поведінки)

Рис. 6. Схематичне порівняння та протиставлення гіпотез подібності для організмів з важелоподібним скелетом *versus* організмів з гідростатичним скелетом (за Quillin, 1998): d – діаметр; L – довжина; t – товщина стінки тіла; m_b – вага тіла; F_w – сила, що виникає завдяки вазі тіла; A – площа поперечного перерізу скелетного елемента, що несе навантаження; P_R – внутрішній тиск під час відпочинку; P – внутрішній тиск; r – радіус; F_{acc} – сила реакції субстрату

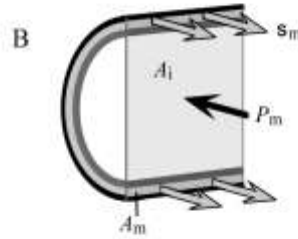
Рис. 7. Спрощена діаграма гідростатичного скелета дощового черв'яка, який складається зі стінки тіла, що стискає ціломічну рідину. Стінка тіла складається з шару поздовжніх м'язів (темно-сірий колір), шару кільцевих м'язів (світло-сірий) та шару епідермісу та кутикули (чорний):

(А) Кільцевий тиск (σ_c) у циліндричному гідростатичному скелеті постійного радіуса (r) та товщини (t) є добутком внутрішнього тиску (P) та відношення радіуса до товщини. Величина поздовжнього тиску (σ_l) є половиною величини кільцевого тиску. (В) Величина внутрішнього тиску, який виникає при скороченні м'язів, визначається силою тиску скорочення м'язів (σ_m), площею поперечного перерізу м'язів (A_m) та площею внутрішньої проекції гідростата (A_i)



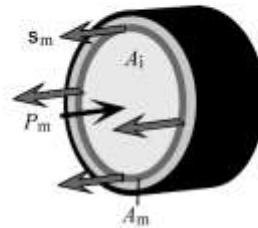
$$\sigma_c = \frac{Pr}{t}$$

$$\sigma_c = 2\sigma_l$$



Кільцеве скорочення

$$P_m = \frac{\sigma_m A_m}{A_i}$$



Продовжнє скорочення

Найважливішим джерелом статичного навантаження на стінку тіла у гідростатичному скелеті є внутрішній тиск (P). Тиск може виникнути внаслідок скорочення м'язів стінки тіла, які оточують рідину, що не стискається, та/або завдяки таким механізмам як клітковинна помпа (як, наприклад, у морських анемонів), осмотичний тиск (нотохорд) та гравітаційний тиск (градієнт тиску, який виникає у статичній рідині під впливом власної ваги). Напруга розтягнення, що виникає у стінці тіла з циліндричним гідростатичним скелетом, може бути визначена як:

$$\sigma_c = Pr/t \text{ та } \sigma_l = Pr/2t, \quad (1)$$

де σ_c – тиск периферичного розтягнення, а σ_l – тиск розтягнення в довжину, P – внутрішній тиск, r – радіус та t – товщина стінки тіла. Тиск розподіляється однорідно вздовж товщини стінки тіла завдяки тому, що стінка тіла досить тонка (відношення r/t більше 10). При зростанні товщини стінки тіла у відношенні до радіуса важливішим тиск зрушення стає завдяки диференціації тиску розтягнення між зовні та всередині стінки тіла. Максимальний тиск зрушення (τ_{\max}) в стінці тіла може бути знайдений так:

$$\tau_{\max} = Pr/2t + P/2, \quad (2)$$

де останній член загалом може бути ігнорований, якщо відношення r/t є досить високим.

На відміну від жорсткого скелета, подібність статичного тиску не виключає геометричної подібності гідростатичного скелета, і навпаки, гідростати, що є геометрично подібними (і, таким чином, мають однакове відношення r/t), можуть або не можуть демонструвати подібність статичного стресу залежно від величини

внутрішнього тиску. Подібно до цього, гідростати, які не є геометрично подібними, можуть або не можуть демонструвати подібність статичного тиску залежно від величини внутрішнього тиску.

Масштабування статичного тиску залежить від джерела внутрішнього тиску в тілі тварини у стані спокою. Багато з тварин, як, наприклад, морська поліхета *Arenicola marina*, підтримують мускульну напругу протягом спокою для закріплення тіла та досягнення постійної форми тіла під час спокою. Багато інших тварин і людина підтримують напругу в м'язах, коли спокійно стоять, щоб не впасти. В таких випадках, коли напруга м'язів є єдиним джерелом внутрішнього тиску (P_m), геометрично подібні гідростати будуть стресподібними до тих пір, коли тиск м'язів (σ_m) не буде змінюватися з розміром тіла ($\sigma_m \approx m_b^0$). Внутрішній тиск внаслідок тиску м'язів може бути знайдений як:

$$P_m = (\sigma_m A_m) A_i^{-1}, \quad (3)$$

де як площа поперечного перерізу м'язів (A_m) та площа внутрішньої проекції гідростата (A_i , рис. 7 В) можуть бути підлеглими масштабному перетворенню $m_b^{2/3}$, отож:

$$P_m \approx m_b^{0+2/3-2/3}, \quad (4)$$

звідки

$$P_m \approx m_b. \quad (5)$$

Таким чином, геометрично подібні організми з внутрішнім тиском, який виникає внаслідок дії м'язів, повинні демонструвати подобу статичного тиску, якщо властивості м'язів чи поведінка організму змінюються з розмірами тіла. Тиск стінки тіла повинен дорівнювати тиску м'язів тільки коли товща стінки тіла складається тільки з одного мускульного шару.

Якщо загальний внутрішній тиск (P) у гідростаті є наслідком дії інших джерел, за винятком P_m , або разом з ним, то масштабування інших джерел можна також розглянути. Гравітаційний тиск (P_g) може бути неважливим для більшості водних організмів з м'яким тілом (тобто без жорсткого скелета), тому що градієнт тиску зовні стінки тіла внаслідок дії стовпа рідини такий, як і градієнт тиску усередині тіла. Але ж, гравітаційний тиск може бути важливою перемінною в деяких наземних гідростатів. Гравітаційний тиск для даної точки в організмі може бути визначений таким чином:

$$P_g = \rho g z, \quad (6)$$

де ρ – щільність рідини та тканин, g – константа гравітаційного прискорення та z – вертикальна відстань від поверхні тіла до точки. Більші організми матимуть більший P_g ніж геометрично подібні, але менші за розміром тварини внаслідок їх більшого вертикального виміру (z) відповідно рівнянню $P_g \approx m_b^{1/3}$, де щільність тіла є константою. Таким чином, геометрично подібні організми, для яких P_g є важливим джерелом тиску, можуть не підтримувати подібність статичної напруги.

1.2.4. Подібність динамічної напруги

Тварини одержують динамічну напругу в своєму скелеті, коли вони рухаються. Гіпотеза подібності динамічної напруги стверджує, що максимальна напруга, яку

витримує скелетний елемент протягом енергійного руху, не залежить від розмірів тіла і може піддаватися масштабному перетворенню m_b^0 (рис. 7). Максимальна напруга протягом локомоції у тварин з кінцівками більша за напругу під час відпочинку завдяки наданню сили реакції субстрату (F_{acc}), яка потрібна для прискорення та гальмування тварини. Величина сили реакції підлоги залежить не тільки від ваги організму, а й від засобу пересування (ходи), який застосовується. Таким чином, гіпотеза подібності динамічної напруги відносно ригідних скелетів не може бути ані виключена, ані передбачена тільки на підставі геометричної подібності. Вона може вимірюватися тільки коли організм рухається.

Максимальна напруга, яка відчувається стінкою тіла гідростатичного скелета, залежить від поведінки тварини. Тиск усередині у багатьох гідростатів може змінюватися, але має тенденцію до збігання піка з піком мускульного скорочення. Однак гідростат може мати можливість значно змінювати свою форму, тому максимальне відношення r/t може не співпадати з максимальним тиском. Максимальна напруга розтягування виникає тоді і там, де добуток P та r/t є найбільшим (рівняння 1). Якщо головним джерелом тиску всередині є напруга м'язів та якщо властивості м'язів не змінюються зі зміною розмірів тіла, то геометрично подібні гідростати повинні демонструвати подібність динамічної напруги так довго, як поведінка залишається без змін під час зростання. Таким чином, тиск усередині та геометрія стінки тіла повинні вимірюватися в живих гідростатів для того, щоб випробувати гіпотезу подібності динамічної напруги.

1.2.5. Застосування гіпотези масштабування у випадку з *Lumbricus terrestris*

Сегментований скелет черв'яка складається зі стінки тіла (кутикула, епітелій, два шари м'язів) та целомічної рідини. Об'єм целомічної рідини в одному сегменті не змінюється. Так, коли поперечні м'язи скорочуються, сегменти стають довшими та тоншими, при цьому поздовжні м'язи розтягуються. Коли поздовжні м'язи скорочуються, сегмент стає коротшим та ширшим, а поперечні м'язи розтягуються. Перемінна хвиля поперечних та поздовжніх скорочень рухається вздовж тіла, створюючи перистальтичний рух усього організму.

Важливими показниками, що характеризують локомоторні властивості черв'яка, є: (1) геометрія скелета дощового черв'яка як функції його розміру; (2) тиск усередині тіла під час відпочинку як основа розрахунку масштабного перетворення статичного напруження в стінці тіла; (3) тиск усередині тіла дощового черв'яка під час руху для розрахунку масштабного перетворення динамічної напруги в стінці тіла (рис. 7).

Зовнішні розміри дощового черв'яка зростають ізометрично. Число сегментів (n) змінюється серед екземплярів черв'яків (147 ± 13 , $N=111$), але не збільшується на два ряди величини, як це відбувається з вагою цих тварин ($n \approx m_b^{0.01}$, нахил значно не відрізняється від нуля, $P > 0,10$), що свідчить про зростання розмірів черв'яків за рахунок збільшення розмірів сегментів, а не збільшення їх кількості. Далі, довжина 15-го сегмента L_{15} у стані відпочинку ($L_{15} = 0,01 m_b^{0.32}$, $r^2 = 0,82$, $N=19$) та довжина 50-го сегмента L_{50} ($L_{50} = 0,007 m_b^{0.34}$, $r^2 = 0,79$, $N=19$) зростають зі швидкістю, яка може бути прогнозована на підставі геометричної подібності – нахили прямих значно відрізняються від нуля ($P < 0,001$). Діаметр обох сегментів під час відпочину (d_{15} , d_{50}) також зростає, як це прогнозується з точки зору геометричної подібності. Це свідчить про те, що сегменти дощових черв'яків збільшують свої розміри ізометрично. Довжина тіла черв'яка в цілому зростає зі зростанням ваги теж відповідно залежності геометричної подібності ($L \approx m_b^{0.34}$).

Товщина стінки тіла зростає ізометрично в сегменті 15, але алометрично в сегменті 50. Алометричне зростання товщини стінки тіла відображає алометричне зростання площі поперечного перерізу м'язів. Незважаючи на алометрію товщини стінки тіла, поздовжні та поперечні м'язи підтримують постійною їх відносну пропорцію протягом зростання.

Дощовий черв'як *Lumbricus terrestris* зростає ізометрично, оскільки підтримує статичну та динамічну подібність напруги. На відміну від ригідних скелетів, для яких геометрична та статична подібність одночасно є виключними гіпотезами, гідростатичний скелет може одночасно підтримувати подібність обох форм.

1.2.6. Гравітація та масштабування функцій гідростатичного скелета

Найважливішим джерелом навантаження на скелет у багатьох наземних організмів з ригідним скелетом є вага власного тіла. У дощових черв'яків головним джерелом навантаження на скелет є тиск усередині (створений скороченням м'язів стінки тіла, чому протистоїть об'єм рідини усередині). У дощових черв'яків, у яких дорсовентральний діаметр складає 10 мм, градієнт гравітаційного тиску варіює від нуля до 100 Па. Цей тиск перебуває в межах мінливості тиску ціломічної рідини в стані спочинку. Така оцінка гравітаційного тиску значно менша за тиск, який створюється під час перистальтичного руху тварини. Тому гравітаційний тиск, скоріш за все, не є важливим чинником. Вертикально орієнтовані черв'яки (тобто ті, що знаходяться у вертикальних норах) не мають більшого гравітаційного тиску, ніж горизонтально орієнтовані, бо септи розділяють ціло на сегменти з постійним об'ємом рідини, в яких не відбувається збільшення тиску вздовж довжини тіла. Загалом, розподіл об'єму усередині в окремих сегментах є передумовою ізометричного зростання розмірів організмів з гідростатичним скелетом при підтриманні подібності напруження.

Lumbricus terrestris загалом вважається великим представником фауни дощових черв'яків порівняно з іншими видами. Але "гігантські" черв'яки, яких можна знайти в тропіках, сягають декількох метрів завдовжки. Верхній ліміт розмірів гідростатичного скелета залишається не з'ясованим, але деякі з можливих обмежень щодо гігантських дощових черв'яків включають: (1) зменшення дихальної поверхні внаслідок низького відношення поверхні до об'єму порівняно з малими дощовими черв'яками; (2) збільшення важливості гравітаційного тиску як джерела навантаження на стінку тіла; (3) збільшення фрикційного опору до риття нір та (4) експоненціальне зростання витрат на формування тунельної конструкції зі зростанням діаметра тіла. Більші за розміром дощові черв'яки загалом володіють більшим відношенням довжина/діаметр та більшою кількістю сегментів порівняно з меншими видами черв'яків. Така алометрія надає можливості дощовим черв'якам досягнути верхнього ліміту ваги тіла для наземних тварин з гідростатичним скелетом.

1.2.7. Масштабування форми сегментів

Сегменти є функціональною одиницею скелета дощових черв'яків, які мають постійний об'єм. Деякі з видів збільшують кількість сегментів і в період зростання після вилуплення, але ж у *Lumbricus terrestris* кількість сегментів залишається постійною протягом усього життя (за винятком випадків втрати внаслідок нападів

хижаків). Чисельність сегментів та їх розміри є важливими показниками в деяких аспектах. Загалом, більший рівень сегментації скелета, більший потенціал для локалізації зусиль, тиску та зміни форми скелета є передумовою зростання складності руху. Далі, хоч м'язисті септи проміж сегментами радіально зміцнюють циліндричну структуру, чисельність сегментів для даної довжини тіла може сприяти протидії тіла периферичній опуклості. Більша кількість септ на одиницю довжини тіла може також зменшувати градієнт тиску, встановлений уздовж довжини черв'яка, орієнтованого вертикально в своїй норі.

Кількість та розміри сегментів є також важливими параметрами при визначенні переваг у швидкості пересування гідростатичного скелета. Переваги в швидкості пересування позначаються відношенням U_1/U_2 , де U_1 – показник скорочення м'язів, а U_2 – максимальна кінцева швидкість пов'язаного з м'язом скелетного елемента. У хребетних та артропод прискорення швидкості пов'язане з рухом жорстких важелів, що обертаються навколо стержнів. Переваги в швидкості організмів з гідростатичним скелетом визначаються простим геометричним співвідношенням між довжиною та діаметром у циліндрі, що змінює свою форму при сталому об'ємі. У дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* відношення довжини до діаметра в сегментах 15 та 50 менше одиниці. Це означає, що тільки малого скорочення поздовжніх м'язів достатньо для великого та швидкого збільшення діаметра. Така зміна діаметра миттєво закорює черв'яка у ґрунтовому ході. Хоч довжина та діаметр сегментів 15 та 50 не мають значної функціональної залежності від ваги тіла, але сегментам великих та малих черв'яків притаманні однакові швидкісні властивості.

Відношення довжини до діаметра в дощових черв'яків є як важливою механічною функцією, так і важливим фізіологічним параметром. Газовий обмін черв'яків відбувається через шкірний покрив. Швидкість втрати води пропорційна площі поверхні тіла тварини. Площа поверхні тіла дощових черв'яків зменшується протягом онтогенезу порівняно з вагою (зростання є ізометричним, площа поверхні $\approx m_b^{2/3}$), тому або більші дощові черв'яки мають меншу швидкість дихання та рівень активності, ніж малі, або зменшення відносної площі поверхні компенсується іншими фізіологічними перемінними, такими як насиченість судинами стінки тіла або спроможність гемоглобіну переносити кисень.

2

ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ

Анеліди колонізували морські, прісноводні і наземні місцез перебування. Понад 3500 видів так званих дощових черв'яків живуть у ґрунті. Найбільше вивченою і поширеною є родина Lumbricidae, представники якої особливо численні в Палеарктиці. Сільськогосподарська діяльність і промислове виробництво мали драматичні наслідки для цих тварин. Багато хто з великих видів (представники яких перевищують розміри 18–25 см) були витиснуті із сільськогосподарських і промислових територій і збереглися в деяких природних біогеоценозах. Дощові черв'яки традиційно розглядаються як зручний біоіндикатор ґрунтової родючості. Ще Tanara (1644) (цит. за Paoletti, 1999) відзначав, що присутність на полі птахів, наприклад, сорок і ворон, які приваблюються ґрунтовими безхребетними, котрі витягаються на поверхню ґрунту при оранці, здебільшого дощовими черв'яками, є гарним показником родючості ґрунту.

Дощові черв'яки становлять важливий компонент тваринного населення різних екосистем помірних широт. У степовій зоні основна розмаїтість цієї групи тварин зосереджена в азональних та інтразональних угрупованнях. Степові угруповання бідні за видовим складом і досить нечисленні. Розмаїтість лісових, лугових і болотних угруповань відображається в закономірностях зміни фауністичної й екологічної структури тваринного населення ґрунтів цих біогеоценозів, у тому числі і дощових черв'яків.

Донедавна дощових черв'яків розглядали як групу екологічно однорідну, розділяючи усі відомі види переважно за їх ставленням до вологості ґрунту (Перель, 1979). Надалі були виділені, але не цілком вдало, екологічні групи видів дощових черв'яків залежно тільки від їх приуроченості до певного ґрунтового ярусу (Балуєв, 1950; Wilcke, 1953). Виявлена різниця в живленні різних видів Lumbricidae (Lindquist, 1941) дала підставу розділити їх на «гумусоутворювачів», що харчуються рослинним матеріалом, який мало розклався, і «гумусоспоживачів», які харчуються ґрунтовим перегноем, включаються в процеси переробки рослинних залишків на пізніших стадіях їх розкладання. У ході подальшого вивчення цієї групи безхребетних з'ясувалося, що існуючі екологічні відмінності між видами і формами можуть бути поставлені у відповідність з деякими анатомо-морфологічними і фізіологічними розходженнями, що мають явний пристосувальний характер (Перель, 1979).

2.1. Морфоекологічні типи Lumbricidae, пов'язані з характером харчування

Усі Lumbricidae – сапрофаги. При цьому одні з них, наприклад *Lumbricus terrestris*, здатні харчуватися рослинними залишками, які мало розклалися, і навіть іноді зеленими

частинами трав'янистих рослин. Інші, як *Allolobophora caliginosa*, відносяться до «вторинних гумусоутворювачів» (за термінологією Дунгера (Dunger, 1964), застосованою ним до інших систематичних груп безхребетних), тому що вони можуть використовувати в їжу лише в значній мірі перероблений рослинний матеріал (Lindquist, 1941 і ін.). Люмбрициди, що харчуються перегноем, який міститься в ґрунті, значно енергійніше перемішують і розпушують ґрунт (Evans, 1947; Franz, 1950) порівняно з видами, для яких основним джерелом їжі є ще не підлеглі деструкції мертві рослинні залишки.

Дошові черв'яки, що використовують ґрунтовий перегній, не пігментовані або дуже слабо пігментовані і мають циліндричну форму тіла. Головна лопать у них погано відмежована, епілобічна (відкрита) або проепілобічна. Вони менш рухливі, ніж черв'яки, що харчуються рослинними залишками, і мають нерідко більш примітивний пучкуватий тип розташування м'язових волокон у поздовжній мускулатурі стінки тіла (Перель, Семенова, 1968).

Як пристосування до максимального використання органічних речовин, що містяться в мінеральних шарах ґрунту, у ряду видів, що харчуються, заковтуючи ґрунт із диспергованими в ньому дрібними частками органічних залишків, відбувається збільшення усмоктувальної поверхні кишечника за рахунок збільшення поверхні тифлозолю (поздовжнього жолобоподібного втиснення дорсальної стінки кишечника в порожнину середньої кишки), У цьому випадку на вентральній поверхні тифлозолю утворюються небагато (до 5) великих поздовжніх складок, у той час як у більшості видів Lumbricidae тифлозолі на поперечному зрізі округлі чи мають тільки вертикальну складчастість на латеральних поверхнях або двороздільні.

У видів, які використовують опад і подібні рослинні залишки, що розкладаються, тобто їжу, багатшу органічними речовинами, тифлозолі, навпаки, нерідко дуже маленькі, зовсім позбавлені складчастості – як поздовжньої, так і вертикальної.

У видів, що використовують у їжу переважно мало розкладені рослинні залишки, форма кишечника чоткоподібна, а не циліндрична (Семенова, 1966). Передбачається, що при чоткоподібній формі кишечника полегшується просування уздовж травної трубки харчової маси, котра у цих видів має більш в'язку консистенцію, тому що містить менше мінеральних часток.

Однак розходження в пристосувальних ознаках між двома розглянутими групами люмбрицид, що відрізняються за характером використовуваної їжі, не вичерпуються особливостями будови травної системи. У ценозах, не порушених господарською діяльністю людини, значна кількість відмерлих надземних частин рослин накопичується на поверхні ґрунту. У зв'язку з цим здатність використовувати в їжу рослинні залишки, мало розкладені, корелює у відповідних видів дошових черв'яків з наявністю адаптивних ознак, пов'язаних зі здатністю виходити на поверхню. Вони мають інтенсивну пурпурову або буру пігментацію, сплюснений хвостовий кінець тіла і, нерідко, також більш рухливу, цілком відмежовану від першого сегмента (закриту епілобічну чи танілобічну) головну лопать, за допомогою якої здатні підтягувати до вхідного отвору шматочки їжі (Darwin, 1882). Ці форми звичайно більш рухливі і, за рідкісним винятком, володіють більш досконалим (перистим) типом розташування м'язових волокон у поздовжній мускулатурі стінки тіла (Перель, Семенова, 1968). Вони також швидше, ніж види, що постійно мешкають у ґрунті, реагують на подразнення. Обмінні процеси, які можна оцінити визначенням кількості споживання кисню на одиницю ваги, у черв'яків, що харчуються рослинними залишками, йдуть помітно інтенсивніше, ніж у видів, що відносяться до «вторинних гумусоутворювачів» (Бызова, 1965).

Таким чином, у зв'язку з розходженнями в характері використовуваної їжі, серед дошових черв'яків можуть бути виділені два морфоекологічних типи, тому що ці

розходження супроводжуються рядом адаптивних ознак. При цьому черв'яки, що відносяться до типу, який харчується на поверхні неперегнилими рослинними залишками, мають комплекс більш прогресивних ознак порівняно з формами, що споживають ґрунтовий перегній (Перель, 1979).

2.2. Морфоекологічні групи Lumbricidae, пов'язані з вертикальним розподілом у ґрунті

При поділі Lumbricidae на екологічні групи виходячи з вертикального розподілу в ґрунті необхідно врахувати, що вихід на поверхню і відхід у глиб ґрунту обумовлені різними факторами. Виходять на поверхню ґрунту, але не обов'язково живуть там постійно черв'яки, здатні використовувати в їжу відмерлі надземні мало розкладені частини рослин. Відхід у глиб ґрунту – це реакція на несприятливі гідротермічні умови, що не було враховано при спробах розділити Lumbricidae на екологічні групи за їх вертикальним розподілом у ґрунті. Так, В. К. Балусев (1950) усі види, з пурпуровою пігментацією, у тому числі і *Lumbricus terrestris*, що проникає в ґрунт на велику глибину, відносить до «верхньоюрусних» видів. Види з бурою пігментацією (у тому числі вид, що харчується на поверхні, але іде глибоко в ґрунт при несприятливих умовах, *Allolobophora longus*) віднесені ним до «середньоюрусних», а непігментовані види *A. caliginosa*, *A. rosea*, названі «нижньоюрусними», незважаючи на те, що вони в активному стані тримаються в гумусовому горизонті, а діапазують на відносно невеликій глибині. Згодом Вільке (Wilcke, 1953) запропонував більш логічний екологічний поділ Lumbricidae. Він виділив в одну групу види, які мешкають на поверхні, в іншу – що живуть у гумусовому горизонті ґрунту. Черв'яки, які живуть у гумусовому горизонті ґрунту, поділені, у свою чергу, на тих, що мігрують усередину під час діапаузи і на тих, які не мають фази діапаузи, які живуть у постійно вологих ґрунтах. В окрему групу об'єднані великі види, що прокладають у ґрунті глибокі ходи. Схема, запропонована Вільке, була прийнята багатьма дослідниками (Bouche, 1972). Буше дає лише більш докладну характеристику виділених Вільке форм, назвавши їх *epigees*, *aneciques* і *endogees* і відмовившись від поділу «внутріґрунтових» черв'яків (*endogees*) на дві групи (Перель, 1979).

Ендогейні (*Endogean*, *endogées*, з грецької *endon* – внутрі та *gaia* – земля) – група черв'яків, які мешкають та живляться в мінеральних ґрунтових горизонтах у межах або нижче зони інтенсивного розвитку систем коріння рослин (Bouche, 1977). Еквівалентні групі «тих, хто живиться під поверхнею» (Lee, 1959).

Епігейні (*Epigean*, *epigaen*, *epigeic*, *epigenous*, *epigées*, з грецької *epi* – на поверхні та *gaia* – земля) – група черв'яків, які мешкають на поверхні ґрунту (Bouche, 1977). Еквівалентні «мешканцям підстилки» (Lee, 1959).

Норні (*Anecic*, французьке *aneciques* від грецької *anekas* – досягати поверхні) – черв'яки, здатні рити глибокі нори та живитися органічними рештками, які знаходяться на поверхні ґрунту. Еквівалентні групі «глибокорийних» (Lee, 1959).

Види, об'єднані в перші дві групи, відносяться до типу черв'яків, що харчуються на поверхні ґрунту, третя група «внутріґрунтових» черв'яків – до типу люмбрицид, що харчуються ґрунтовим перегноем. Однак із результатів лабораторних (Evans, 1947; Grant, 1956) і польових спостережень видно, що поділ першого морфоекологічного типу за ознакою вертикального розподілу в ґрунті на дві групи неточний. Крім великих видів черв'яків-норників («*aneciques*», за Бушем), що мають постійні глибокі ходи, які вони рідко залишають, тому що, харчуючись і спаровуючись на поверхні ґрунту, висувають з ходу тільки передній кінець тіла, і поверхневих (підстилкових) видів, існує третя група –

грунтово-підстилкових видів, яку всі згадані вище автори невірно поєднують з поверхневими формами. На відміну від поверхневих, такі види як *L. rubellus* тримаються переважно в мінеральному горизонті ґрунту, як це показують лабораторні спостереження (Evans, 1947) і результати обліків черв'яків у ґрунтових горизонтах при розкопках.

Як і норники, поверхнево-підстилкові черв'яки є групою видів, що живуть у мінеральній частині ґрунту, але рідко ідуть у ґрунт глибше 20–30 см і мають інші вимоги до умов зволоження. Норники краще пристосовані до перенесення періодичного пересихання ґрунтів, але можуть жити лише в добре дренованому ґрунті. Ґрунтово-підстилкові види більш вологолюбні, краще миряться з перезволоженням, населяючи навіть заболочені ґрунти. Норники і ґрунтово-підстилкові люмбрициди можуть розглядатися як групи взаємозамінні, тому що крайні умови зволоження, у яких представники тієї чи іншої з груп можуть бути зустрінуті, чітко розрізняються за режимом вологості. Так, норники можуть жити в районах із середземноморським кліматом, а ґрунтово-підстилкові форми заходять далеко на північ, населяючи заболочені ґрунти тайги.

Морфологічні відмінності ґрунтово-підстилкових черв'яків і норників зводяться в основному до розходжень у розмірах і зафарбленні, яке у норників звичайно добре виражене лише в передньопасковій частині, а в ґрунтово-підстилкових форм розподіляється більш рівномірно. У поверхневих форм, крім розмірних відмінностей, мається ряд особливостей організації, що відрізняють їх від двох інших груп розглянутого типу. Такі види мають значно тонкішу кутикулу, ніж черв'яки, що живуть у мінеральній частині ґрунту. Товщина кутикули в них складає 67 % від товщини епітелію, а в *L. rubellus* і *L. terrestris* – 11–12 %. Хлорогогенна тканина в поверхневих форм одношарова, на відміну від багатшарової в дощових черв'яків, що ведуть інший спосіб життя і належать до інших морфоекологічних груп (Семенова, 1967).

Особливості в будові тифлозолю й інших частин кишечника, властиві черв'якам, що використовують у їжу мало розкладений рослинний матеріал, виражені в поверхневих форм найчіткіше. Значно важче розділити за характером вертикального розподілу в ґрунті форми, що харчуються ґрунтовим перегноєм. Природно, що усі вони активні в гумусовому горизонті, де міститься основний запас органічних речовин, що надходить у ґрунт, зокрема, у вигляді відмираючих коренів. Відомо, однак, що такі черв'яки проникають і в нижні ґрунтові шари, сприяючи поглибленню гумусового горизонту, і утворенням своїх ходів збільшують шпаруватість ґрунту. Певною мірою це відбувається й у період активної діяльності черв'яків, але значно глибше гумусового горизонту більшість з них іде лише при несприятливих сезонних умовах. Улітку, при висиханні верхніх горизонтів ґрунту, і восени, при настанні холодів, вони мігрують на глибину 60–90 см, де згортаються усередині побудованих з копролітів земляних капсул і впадають у стан діпаузи. Здатність до діпаузи пов'язана з рядом фізіологічних адаптацій: здатністю накопичувати велику кількість запасних речовин (глікогену) у хлорогенній тканині (Семенова, 1967), значним підвищенням вмісту гемоглобіну в крові під час діпаузи (Vuzova, 1974).

Не усі види черв'яків можуть діпаузувати (Балуев, 1950; Роднянская, 1957; Baltzer, 1956). Цієї здатності немає в багатьох видів, що харчуються на поверхні ґрунту. При несприятливих умовах вологості вони перестають харчуватися і закупорюють ходи (Роднянская, 1957; Соколов, 1956), але не інкапсулюються. Але і серед представників мешканців мінерального шару ґрунту є види, у яких ця здатність мало виражена. Так, черв'яки виду *Octolasion lacteum* переходять у стан діпаузи пізніше, ніж інші види (за експериментальними даними Роднянської (1957), Baltzer (1956), і утворюють більш пухкі клубки, причому вони споруджують земляні капсули значно повільніше (Роднянская, 1957). Цей вид гірше, ніж багато інших власне ґрунтових черв'яків,

приспосований до перенесення періодичного пересихання верхніх ґрунтових шарів і зустрічається переважно в місцях із постійно вологим ґрунтом. Навпаки, перезволоження *Octolasion lacteum* переносить краще, ніж інші дуже поширені види, що мешкають власне в ґрунті, тому що володіє деякими пристосувальними ознаками (густа підшкірна мережа кровоносних судин (Семенова, 1968), високий вміст гемоглобіну в крові (Vuzova, 1974)), що дозволяють черв'якам цього виду населяти перенасичені вологою ґрунти, які погано аеруються. Слід очікувати, що подальше вивчення екології дощових черв'яків підтвердить справедливість виділення серед власне ґрунтових форм групи видів, що постійно живуть у верхньому, гумусовому горизонті, як це було зроблено Вільке.

Існують розходження термостійкості коконів підстилкових і ґрунтових видів дощових черв'яків. У цілому, термостійкість коконів залежить від ступеня дегідратації: чим він вищий, тим вища морозостійкість. Так, підстилкові види *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus tenuis* і *Dendrodrilus rubidus* здатні переносити набагато нижчі температури, ніж такі види як *Aporrectodea caliginosa* і *Allolobophora chlorotica*. Найбільш холодостійким є *Dendrobaena octaedra*, кокони якого зберігають життєздатність при температурі -8°C протягом трьох місяців і при $-13,5^{\circ}\text{C}$ протягом двох місяців (Holmstrup, 1994).

Серед власне ґрунтових форм можна виділити також групу видів черв'яків великих розмірів, що глибоко проникають у ґрунт і утворюють постійні глибокі ходи, як норники, але живляться, на відміну від них, у гумусовому горизонті. Такі види (*Allolobophora* (*Svetlovia*) *kaznakovi*, *A. (S) sokolovi* та ін.) поширені в Середній Азії у ґрунтах передгірських рівнин і нижніх частин схилів. У таких місцевостях, де лесові ґрунти швидко висихають, наявність постійних ходів, що ідуть на глибину 1–1,5 м, дозволяє черв'якам швидко мігрувати всередину і там інкапсулюватися. При сільськогосподарському освоєнні ґрунтів ці види зникають (Димо, 1938; Валиахмедов, Перель, 1961).

Таким чином, власне ґрунтові форми за характером вертикального розподілу в ґрунті також можна розділити на три групи, до яких може бути застосована термінологія, запропонована В. К. Балуєвим (1950), але яка має інший зміст: 1) верхньоярусні черв'яки постійно живуть у гумусовому горизонті; 2) середньоярусні проникають у більш глибокі горизонти (до 40–60 см, рідко глибше) тільки за несприятливих гідротермічних умов; 3) нижньоярусні утворюють постійні ходи, які глибоко проникають у ґрунт (до 1–1,5 м і глибше). При цьому мається на увазі розташування нижньої межі, до якої черв'яки проникають у глиб ґрунту.

2.3. Підгрупи амфібіотичних форм

Багато видів Lumbricidae можуть тривалий час перебувати в сильно перезвоженому і навіть у затопленому ґрунті (Беклемишев, Четьркина, 1935; Чугунова, 1957; Edwards, Lofty, 1972) і лише в деяких із них життєвий цикл пов'язаний з водним середовищем. До таких амфібіотичних лямбрицид відноситься *Allolobophora dubiosa*. Показано (Zicsi, 1963), що ці черв'яки досягають статевої зрілості тільки в ґрунті, покритому шаром води. У затопленому водою ґрунті відбувається й відкладення яйцевих коконів. Те ж можна спостерігати й у *Eiseniella tetraedra*. Амфібіотичні види здатні харчуватися під водою або переробляючи перегній, що міститься в ґрунті, як це описано для *A. dubiosa*, або використовуючи рослинні залишки, що накопичуються на дні в прибережній частині водойм, як, наприклад, *Eiseniella tetraedra*. Ці види, однак, якийсь час можуть існувати й у ґрунті, не залитому водою. Для *A. dubiosa* відзначена навіть здатність у посушливий період діапаузувати на глибині 60–90 см. Амфібіотичні види мають деякі пристосувальні ознаки, пов'язані зі здатністю жити під шаром води.

У них розширений чотиригранний чи тригранний хвостовий кінець тіла, коливальні рухи якого в товщі води (Pop, 1948; Перель, 1959; Bouche, 1970) полегшують газообмін, як це відомо і для таких типово водних олігохет як трубочники. Особливості біології і деякі особливості будови дають підставу для розгляду амфібіотичних видів як специфічних підгруп у межах відповідних груп типів пристосувань.

3

ЕКОЛОГІЧНЕ ОТОЧЕННЯ ТА ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ

3.1. Вплив зовнішнього середовища на розподіл дощових черв'яків

Одним із найважливіших факторів, що визначають розподіл дощових черв'яків, є вологість ґрунту. Механізм цього впливу вивчався в роботі В. М. Doube і С. Styan (1996). У завдання дослідження входило з'ясувати, що саме визначає вплив на дощових черв'яків: кількість вологи, що міститься в ґрунті, чи його вологомісткість. Удалося встановити, що граничною величиною, після якої дощовий черв'як *Aporrectodea rosea* реагує на сухість ґрунту і намагається уникнути її, є 300 kPa (pF 3,4). Реакція на сухість у цього виду визначається усмоктувальною силою ґрунту і не залежить безпосередньо від кількості води в ґрунті. Для дощового черв'яка *A. trapezoides* знайдено, що гранична величина сприйняття сухості залежить від механічного складу ґрунту і змінюється в межах від 15 до 300 КПа відповідно від легких піщаних до глинистих ґрунтів.

На основі даних, отриманих в Австралії в межах території, що характеризується середньоморським кліматом, був проведений множинний регресійний аналіз взаємозв'язку загальної щільності населення дощових черв'яків і їх біомаси з різними фізичними і хімічними властивостями ґрунту. Він показав у цілому слабкий зв'язок між цими параметрами (значимий коефіцієнт кореляції перебував у межах 0,53 до 0,1), особливо для біомаси. Відносно сильний позитивний зв'язок відзначений між загальною щільністю дощових черв'яків і ґрунтовим рН, вологістю і стабільністю ґрунтових агрегатів. Цей зв'язок найбільшою мірою з усіх досліджених видів характерний для дощового черв'яка *A. caliginosa*. Для дощового черв'яка *L. rubellus* виявлений позитивний зв'язок щільності розподілу з кількістю органічного вуглецю в ґрунті і негативний зв'язок з кількістю в ньому калію. Виявлено позитивний зв'язок між річною кількістю опадів і кількістю дощових черв'яків. При зміні цього показника від 300 до 1100 мм на рік коефіцієнт кореляції з кількістю дощових черв'яків склав 0,35 (Mele, Carter, 1999).

3.2. Вплив дощових черв'яків на розподіл ґрунтових тварин

Термін "метабіоз" (від грецького *meta* – після, через, між) був запропонований швейцарським мікробіологом Гарре (Garre 1887, цит. за Тиунов, 2007). Цей термін

зараз використовується в наступному розумінні: *метабіоз є формою екологічних зв'язків, при яких один організм (видова популяція) впливає на інший організм (видову популяцію) за допомогою перетворення середовища існування.* У такому значенні цей короткий термін максимально широко охоплює цілком певний клас явищ і не включає двозначного поняття "інженерія" (Пахомов, Жуков, 1998; 2004). Незважаючи на довгу історію терміна, він не знайшов широкого застосування в загальній екології, і використовується рідко, головним чином мікробіологами. Спробу реактивації терміна в ґрунтовій біології недавно зробив Дж. Вайд (Waid, 1997; 1999).

Основні характеристики метабіотичних зв'язків такі (Тиунов, 2007):

1) Метабіотичні взаємодії здійснюються за допомогою модифікації кондиціонуючим видом середовища існування залежних видів.

2) Мірою напруженості метабіотичних взаємодій слугує не ступінь модифікації середовища, а зміни популяційних параметрів залежних видів.

3) Метабіотичні зв'язки можуть діяти як при тісному сусідстві, так і на великому віддаленні учасників у просторі або в часі.

4) Метабіотичні зв'язки можуть бути дифузійними або зв'язувати цілком певні пари або групи учасників. Вплив кондиціонуючого виду на залежні види невибірковий, хоча залежні види часто виробляють спеціальні адаптації до певних модифікацій середовища.

5) Позитивний або негативний зворотний вплив залежних видів на кондиціонуючий можливий, але не має принципового значення для характеристики зв'язку.

Усі без винятку живі організми модифікують середовище перебування інших видів і тим самим впливають на них. Сила метабіотичних зв'язків може варіювати від незмірно малої до такого рівня, що визначає саме існування залежного виду. Виділення "важливих" і "неважливих" метабіотичних зв'язків неминуче залежить від об'єкта та завдання конкретного дослідження. Практично зручним підходом є заміна суб'єктивної оцінки "важливий – неважливий" статистично розв'язуваним завданням "достовірний – недостовірний" (Тиунов, 2007).

У деяких роботах ґрунтові ходи дощових черв'яків розглядаються як місцеперебування, якому мікроартроподи віддають перевагу, без аналізу та виділення приваблюючих позитивних факторів (Bayoumi, 1978; Loksa, 1978). Важливим впливом рийної діяльності черв'яків є вплив на ґрунтову структуру (Satchell, 1967). Ґрунтові колемболи дуже чутливі до щільності ґрунту і зменшення пористості призводить до зменшення кількості цих тварин. Тому більші колемболи чисельніші в тих місцях, де вища кількість дощових черв'яків (Marinissen, Bok, 1988; Loranger et al., 1998). Позитивний вплив дощових черв'яків на мікроартропод обумовлений збільшенням утримання води в ґрунті (Hamilton, Sillman, 1989), або дренажем (Loranger et al., 1998). Показано, що розподіл одного з видів колембол *Heteromurus nitidus* у градієнті ґрунтового рН контролюється присутністю дощових черв'яків. Даний вид колембол уникає кислих ґрунтів і віддає перевагу нейтральним і слаболужним ґрунтам, а дощові черв'яки виступають як фактор, що сприяє зниженню кислотності. Це стимулює ріст чисельності колембол (Salmon, Ponge, 1999).

Діяльність норних дощових черв'яків (на відміну від черв'яків інших екологічних груп) призводить до формування яскраво вираженої просторової гетерогенності ґрунтового покриву (масштабу сантиметрів і десятків сантиметрів). Концентрація рослинних залишків у стінках і в устях нір *Lumbricus terrestris* відбивається на просторовому розподілі ґрунтових тварин усіх розмірних класів.

Загальна чисельність найпростіших (лабораторні дослідження) у стінках нір перевищує контрольні значення в 2,5–9 разів (Тиунов, 2007). Чисельність інших найважливіших мікробофагів – нематод – також різко підвищена у стінках нір. При цьому в ґрунті липового лісу реєструється найбільша чисельність мікофагів. Незважаючи на це, відмінності складу та структури домінування угруповань нематод у стінках нір і в навколишньому ґрунті були в цілому невеликі. Відносна чисельність деяких родів вірогідно відрізнялася в стінках нір і в контрольному ґрунті, але таких родів було небагато (збільшення чисельності: *Plectus*, *Paramphidelus*, *Eumonhystera* у дубовому, *Malenchus* у буковому лісі; зниження чисельності: *Paratylenchus* у липовому, *Acrobeloides* у дубовому й *Neopsilenchus* у буковому лісі). Вплив нір *L. terrestris* на загальну чисельність колембол і панцирних кліщів істотно відрізнявся і, крім того, мав різний характер у різних типах лісу. Очевидно, що зона нори *Lumbricus terrestris* не є безумовно привабливою для багатьох видів ґрунтових безхребетних (Тиунов, 2007). Неоднорідна реакція різних видів колембол, орибатид і енхітреїд на нори дощових черв'яків була показана і в інших дослідженнях (Bayoumi, 1978; Dozsa-Farkas, 1978; Loksa, 1978; Hamilton, Sillman 1989; Maraun et al., 1999).

Деякі види бактерій, включаючи актиноміцетів, більш численні у свіжих копролітах, ніж у навколишньому ґрунті, що може приваблювати мікроартропод (Martin, Marinissen, 1993). У лабораторних умовах встановлено, що нори дощових черв'яків *Aporrectodea caliginosa* і *Lumbricus terrestris* приваблюють колембол *Folsomia candida*.

У польових умовах колемболи віддають перевагу норам дощових черв'яків тільки в тих випадках, коли ґрунт сильно утрамбований транспортом (Wickenbrock, Heisler, 1997).

Досить сильно впливають дощові черв'яки на структуру угруповань ґрунтових нематод. При присутності дощових черв'яків спостерігається значне зростання популяцій нематод, що харчуються мікрофлорою при різкому скороченні фітопатогенних форм (Senapati, 1992).

За відсутності дощових черв'яків в експериментальних умовах значне зростання популяції грибів інгібує розвиток фауни найпростіших і бактерій. Крім того, спостерігається явище диференціальної кількості мікроорганізмів у різних розмірних агрегатах ґрунту. Під діяльністю дощових черв'яків досягається баланс між різними компонентами живого населення ґрунтів, відзначається зростання популяції найпростіших і нематод, знижуються розходження метаболічного потенціалу бактерій у різних фракціях ґрунту (Winding et al., 1997).

Дощові черв'яки *Lumbricus terrestris* L. в умовах мікрокосму викликають збільшення кількості ґрунтових найпростіших у 3–19 разів і росту виділення вуглекислого газу. Як одне з пояснень інтенсифікації мікробіальної активності і збільшення чисельності найпростіших висувається гіпотеза про стимулювальний вплив екскрецій дощових черв'яків (Binet et al., 1998). Просторовий розподіл дощового черв'яка *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) корелює з кількістю ґрунтових амеб. Як доказ харчування дощових черв'яків найпростішими є той факт, що молоді представники зазначеного виду дощових черв'яків в умовах присутності в ґрунті амеб ростуть удвічі швидше, ніж без найпростіших. У копролітах дощового черв'яка *Octolasion lacteum* (Oerley) міститься набагато менше фізіологічно активних найпростіших, ніж у навколишньому ґрунті (Bonkowski, Schaefer, 1997).

Вміст у копролітах дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* вуглецю, азоту, відношення C/N, мікробіальна біомаса, рівень респірації набагато вищий, ніж у навколишньому ґрунті. Виявлено, що кількість кліщів *Gamasina* і *Uropodina*, а також нематод у копролітах набагато більша, ніж у ґрунті, у той час як орибатидні кліщі

Brachychthonidae, Oppiidae, Poronota віддають перевагу навколишньому ґрунту. Загальна кількість комплексу колембол мало відрізнялася в ґрунті і копролітах дощових черв'яків. Однак деякі види цих тварин віддають перевагу або ґрунту, або копролітам. Велика чисельність таких видів як *Isotoma violacea*, *Folsomia quadrioculata*, *F. manolachei*, *Onychiurus furcifer* і *Stenaphorurella denisi* спостерігається в копролітах, тоді як щільність *Lepidocyrtus lanuginosus* значно вища в ґрунті (Maraun et al., 1999). Копроліти – щонайменше тимчасові – є мікропомешканнями, чи рефугіумами, яким віддають перевагу багато ґрунтових тварин. Вони можуть розглядатися як фактор, який сприяє формуванню розмаїтості ґрунтових безхребетних.

Загальна чисельність та особливо біомаса представників ґрунтової **макрофауни** завжди буває вища в зоні нори дощових черв'яків-норників, ніж на ділянках ґрунту між норами, головним чином за рахунок сапрофагів (дощові черв'яки, молюски, личинки типулід). Безумовно, розмір формованих *L. terrestris* ґрунтових структур

(50–150 см²) занадто малий для формування специфічного комплексу макрофауни, що включає великих і рухливих тварин. Розбіжності в таксономічному складі макрофауни в зоні нори та у контролі були не достовірні (Тиунов, 2007). Проте деякі зміни в структурі домінування були зафіксовані. Так, у липовому лісі серед ендегейних дощових черв'яків у зоні нори частіше домінували *Aporrectodea caliginosa*, а в контрольному ґрунті – *A. rosea*. Таким чином, створювана середовищетвірною діяльністю *L. terrestris* мозаїка збагачених та збіднених органічною речовиною мікролокусів багато в чому визначає просторову структуру угруповання ґрунтових організмів.

Концентрація рослинних залишків навколо нір призводить до збільшення чисельності та біомаси багатьох груп ґрунтового населення ("ефект концентрації", Стебаев, 1979). Однак таксономічна структура угруповання в багатих і бідних на органічну речовину локусах ґрунту радикально відрізняється тільки серед мікроорганізмів. Таксономічний склад бактерій і грибів у стінках нір дощових черв'яків специфічний, хоча має різний склад у різних біогеоценозах. Навпаки, різниця в таксономічній структурі угруповань тварин у зоні нори та у ґрунті між норами в більшості випадків невелика. На відміну від мікробів, ґрунтові безхребетні можуть мігрувати до місць концентрації харчових ресурсів. Крім того, для багатьох ґрунтових тварин характерна поліфагія (Стриганова 1980; Scheu, Setala, 2002). Це робить угруповання ґрунтових тварин досить еластичним і дозволяє, без істотної перебудови таксономічної структури, інтегрувати потоки енергії з мікролокусів з різним рівнем надходження ресурсів.

3.3. Вплив дощових черв'яків на властивості ґрунту і мікрофлору

Близько до поняття метабіозу примикає концепція «інженерної діяльності» (ecosystem engineering; Jones et al., 1994, Wright et al., 2006). Однак її основний зміст полягає не в описанні або вимірюванні впливу одного виду на інший за допомогою модифікації середовища, а в послідовному аналізі двохетапного процесу: спочатку впливу «інженера» на середовище (=середовищетворення), а потім вплив модифікованого середовища на інші організми (Тиунов, 2007; Wright, Jones, 2006).

Велика кількість ґрунтових безхребетних активно змінюють ґрунтову структуру, розміри ґрунтових часток і просторовий розподіл рослинної підстилки, виступаючи як діяльна екосистемна група («ecosystem engineers» (Jones et al., 1994)).

Зоогенна просторова гетерогенність ґрунтового профілю робить свій внесок у підтримку високої розмаїтості ґрунтових організмів і впливає на біогеохімічну циркуляцію речовин (Anderson, 1978, 1988; Beare et al., 1995). Харчування, екскреторна діяльність і риття нір дощових черв'яків сильно змінює ґрунтову структуру, мікробіальне угруповання і динаміку хімічних процесів. Вплив дощових черв'яків на ґрунтові процеси розрізняється між їх екологічними групами і видами. Дощові черв'яки *Lumbricus terrestris* та інші норники можуть розглядатися як одні з найбільш функціонально діяльних ґрунтових тварин помірної зони. Bouche (1975) визначив зону товщиною 2 мм поблизу нір дощових черв'яків як «дрилосферу». Однак реальний простір, що зазнає впливу дощових черв'яків, може бути як меншим, так і більшим зазначеної межі. Пізніше термін «дрилосфера» був використаний у більш широкому розумінні як частина ґрунту, яка зазнала впливу будь-якого виду діяльності дощових черв'яків, включаючи екскреторну (Lavelle, 1988; Brown, 1995). У сучасних роботах зустрічається розуміння зазначеного терміна як простір, який безпосередньо контактує зі стінкою ґрунтового ходу дощового черв'яка (Тіупов, Scheu, 1999). Ці автори провели роботу з вивчення мікробіального дихання і біомаси, рівня поживних речовин у норах дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* (табл. 1).

У таблиці 1 показана зміна властивостей ґрунту залежно від віддалення від стінки ходу дощового черв'яка. У світлих ґрунтах липового і дубового лісів ходи дощових черв'яків виділяються темним зафарбленням. Товщина темної смуги на глибині

5–10 см змінюється від 0 до 15 мм. Ходи черв'яків заповнені здебільшого екскрементами цих тварин, або рідше можна в них знайти фрагменти рослинної підстилки. В усіх біотопах вміст органічного вуглецю й азоту був значно вищий у дрилосфері (на відстані 2 мм від ходу нори). Ґрунт на відстані 10 мм мав проміжні характеристики порівняно з навколишнім ґрунтом.

Таблиця 1

Ґрунтові властивості на відстані 2, 10 і 50 мм від стінки нори дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* у липовому, дубовому і буковому лісах. Проби відібрані в червні і жовтні (за Тіупов, Scheu, 1999)

Ґрунтові характеристики	Відстань від ходу нори					
	Червень			Жовтень		
	2 мм	10 мм	50 мм	2 мм	10 мм	50 мм
Липовий ліс						
C (%)	7,12	3,13	2,02	5,66	2,79	2,16
N (%)	0,37	0,22	0,17	0,31	0,22	0,18
C/N	19,45	14,25	12,29	18,42	12,75	12,02
pH (CaCl ₂)	5,58	4,88	4,40	5,07	4,60	4,42
Вологість (%)	53,90	33,61	30,58	42,81	31,38	29,35
Дубовий ліс						
C (%)	5,49	3,14	2,34	5,39	2,91	2,42
N (%)	0,36	0,30	0,24	0,36	0,27	0,24
C/N	15,30	10,35	9,67	14,86	10,91	10,17
pH (CaCl ₂)	5,11	4,73	4,47	5,10	4,65	4,44
Вологість (%)	59,75	40,37	34,35	56,61	38,72	35,29
Буковий ліс						
C (%)	13,22	7,51	6,36	11,30	7,62	6,29
N (%)	0,73	0,56	0,50	0,69	0,57	0,52

C/N	18,10	13,47	12,78	16,37	13,25	12,17
pH (CaCl ₂)	5,87	5,40	4,93	6,49	6,34	5,90
Вологість (%)	103,62	62,44	54,06	105,79	72,61	62,93

В усіх біотопах зростання кількості азоту в стінці ходу було трохи менше, ніж вуглецю, унаслідок чого відношення C/N сильно зростає поблизу нори черв'яків. Спостерігається також зростання pH ґрунту і його вологість у дрилосфері.

Дихання мікрофлори зростає в дрилосфері дощових черв'яків у 3,7–9,2 раза. Зміна мікробіальної біомаси відповідає тій же закономірності.

Кількість нір дощових черв'яків залежить від кількості цих тварин і засобу обробки ґрунту, якщо такий мається, і може досягати декількох сотень на квадратний метр (Lee, 1985). У біотопах з високою щільністю населення дощових черв'яків об'єм нір може складати істотну частину загального простору пор у ґрунті і забезпечувати важливий напрямок для руху води і повітря в ґрунті (Lee, 1985; Tomlin et al., 1995). Наприклад, на пасовищі, де переважали дощові черв'яки-норники, об'єм нір склав 5 л, а площа поверхні нір – 4,9 м²/м² (Kretzschmar, 1978).

Екскременти дощових черв'яків знаходяться в їх норах, за рахунок чого відбувається збагачення стінок нір органічними речовинами. Збільшений вміст органічної речовини і мінеральних поживних речовин у дрилосфері стимулює зростання коренів рослин (Graff, 1970).

У стінках нір дощових черв'яків відбувається збільшення кількості вуглецю й азоту порівняно з навколишнім ґрунтом (Graff, 1970). Кількість органічного вуглецю може зростати в 1,8–3,5 раза у дрилосфері. Зростання pH у дрилосфері можна частково пояснити накопиченням рослинних залишків, що мають більше pH, ніж навколишній ґрунт (Tiunov, Scheu, 1999). Крім того, виділення дощових черв'яків у вигляді мукусу можуть також сприяти зростанню pH ґрунту (Schrader, 1994).

Дощові черв'яки впливають на ґрунтову мікрофлору. Одним із найважливіших механізмів впливу олігохет на мікроорганізми є перенесення останніх по ґрунтовому профілю. Експериментальні дані показали, що діяльність рійних дощових черв'яків, сприяє проникненню бактерій з поверхні ґрунту в його більш глибокі горизонти (Thorpe et al., 1996).

Вміст травного тракту дощових черв'яків надає різні умови для існування порівняно з навколишнім ґрунтом. У кишечнику формуються умови, сприятливі як для аеробних, так і анаеробних мікроорганізмів, у той час як у ґрунті частіше умови сприятливі для аеробних мікробів (Karsten, Drake, 1995).

Для вивчення впливу дощових черв'яків на різні властивості ґрунтів, протікання ґрунтотвірних процесів і динаміку мікробіальної активності широко використовують польові і лабораторні експерименти. Лабораторні експерименти проводяться в мікрокосмах – ємкостях, у яких моделюються умови природних екосистем або їх компонентів.

Лабораторний експеримент із використанням мікрокосмів і радіоактивної мітки у вигляді важкого азоту дозволив виявити характер впливу дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* на динаміку азоту в ґрунті. Дощові черв'яки споживали 13 мг сухої речовини рослинної підстилки на 1 г сирової ваги черв'яка за добу. Швидкість вивільнення азоту за присутності дощових черв'яків зростала втричі. Потік азоту через біомасу тварин склав 0,13 мг азоту на 1 г за добу. Розрахунок швидкості потоку азоту через популяцію цих дощових черв'яків показав, що 10 % запасу азоту в популяції обновляється протягом 85 днів (Binet, Trehen, 1992). Біомаса мікробіального вуглецю знижується в дрилосфері дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* на 34–82 %, а швидкість мінералізації вуглецю зростає в 2,3–7,5 раза порівняно з ґрунтом. Крім того,

у норах черв'яків чисельність нематод зростає в 3,7–6,5 рази, а рівень неорганічного азоту збільшується на 21–78 % (Goerres, 1997).

Дощові черв'яки значною мірою збільшують кількість нітрат-іона й амонію в ґрунті, які можуть бути екстраговані. При цьому скорочується кількість азоту, що міститься в біомасі ґрунтових мікроорганізмів. Очевидно, черв'яки збільшують кількість форм азоту, які можуть бути екстраговані, шляхом споживання мікробіальної біомаси, збільшенням швидкості її обігу і мінералізації (Bohlen, Edwards, 1995). Однак вплив дощових черв'яків на біомасу ґрунтових мікроорганізмів фіксується не завжди. Так, Willems та ін. (1996) не вдалося виявити змін кількості в ґрунті NH_4^+ , який може бути екстрагований, і біомаси мікроорганізмів у присутності дощових черв'яків *Lumbricus terrestris* і *Aporrectodea tuberculata*. Ці черв'яки приводили до зростання концентрації іона NO_3^- й інтенсифікації процесів мінералізації азоту в ґрунті. За оцінкою цих авторів, зазначені види дощових черв'яків із чисельністю 5 екз./м² можуть мінералізувати близько 90 кг/га азоту за рік. У цілому для екскрементів дощових черв'яків властиве насичення азотом порівняно з навколишнім ґрунтом. Джерелом азоту є споживані черв'яками рослинні залишки (Parkin, Berry, 1994).

Присутність дощових черв'яків *L. rubellus* і *E. fetida* збільшувала інтенсивність ґрунтового метаболізму і доступність азоту в умовах експерименту незалежно від температури (15 і 22,5°C) і виду рослинних залишків як джерела поживних речовин. На фоні збагачення ґрунту азотом і зростання виділення вуглекислого газу під дією дощових черв'яків відбувається зменшення біомаси мікроорганізмів (Jerez et al., 1992).

Дощові черв'яки є динамічним учасником ґрунтових екосистем. Вони споживають органічні залишки і полегшують перерозподіл органічної речовини вздовж ґрунтового профілю (MacKay, Kladviko, 1985; Scheu, 1987; Zhang, Hendrix, 1995). Існує безліч досліджень, у яких показаний вплив дощових черв'яків на потік поживних речовин у ґрунті. Виявлено, що копроліти дощових черв'яків містять підвищену кількість NH_4 , NO_3 , Mg, K і P відносно навколишнього ґрунту (Lunt, Jacobson, 1944; Parle, 1963; Gupta, Sakal, 1967; Syers et al., 1979). Мікробіальна трансформація азоту, пов'язана з норами дощових черв'яків, спричиняє зростання нітрифікації і денітрифікації.

Діяльність підстилкових і норних дощових черв'яків відіграє ключову роль у механічному руйнуванні та подрібненні рослинного опаду. Зміна розміру часток органічної речовини викликає модифікацію якості харчових ресурсів і умов життя практично всіх мешканців ґрунту та підстилки. У лабораторному експерименті при утриманні *L. terrestris* в суміші великих (>4 см²) фрагментів липового опаду та промитого піску середній розмір органічних часток у копролітах становив 0,035 мм². При перенесенні тварин в опад без піску розмір часток опаду збільшувався при зниженні частки мінеральної фракції в копролітах. Дощові черв'яки не мають склеротизованого ротового апарату, тому рослинний матеріал потрапляє в стравохід відносно великими фрагментами. Основне подрібнення відбувається в мускульному шлунку при участі мінеральних часток. Підстилкові та норні черв'яки віддають перевагу суміші ґрунту та опаду чистому опаду, і можуть активно вибирати та заковтувати мінеральні частки (Heine, Larink 1993; Doube et al., 1997).

Негативна кореляція ($r = -0,802$, $p < 0,01$) між кількістю піску та розміром органічних часток у копролітах свідчить про те, що мінеральні частки відіграють ключову роль у процесі подрібнення опаду. Можна було б очікувати, що частина піщинок утримується (подібно гастролітам хребетних) у мускульному шлунку тривалий строк, але експериментальні дані не підтверджують цього. Повне очищення травного тракту від мінеральних часток відбувається за 4–5 діб. У копролітах *L.*

terrestris та інших видів дощових черв'яків, зібраних у польових умовах, також переважали дрібні (<0,01 мм²) фрагменти органічного матеріалу. Середній розмір органічних часток був вірогідно вищий у копролітах підстилкових черв'яків *Lumbricus rubellus* (0,098 мм²), ніж у копролітах *L. terrestris* (0,044 мм²) і двох ендегейних видів, *Aporrectodea caliginosa* і *Octolasion tyrtaeum* (0,019 і 0,021 мм², відповідно) (Тиунов, 2007).

У дрилосфері дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* відзначений підвищений вміст нітратів порівняно з навколишнім ґрунтом (Parkin, Berry, 1999).

Слід розрізняти процеси збагачення ґрунту поживними речовинами (Nutrient-enrichment processes – NEP), пов'язані з механічним залученням органічної речовини в ґрунт, і процеси, пов'язані з проходженням органіки через кишечник черв'яків (gut-associated processes – GAP). Перший комплекс процесів (NEP) відповідальний за збільшення кількості мікроорганізмів, що відзначається в умовах присутності дощових черв'яків у ґрунті. Пасаж органіки через кишечник (GAP-процеси), наприклад у *Lumbricus terrestris*, може викликати зниження метаболічної активності в екскреціях. Це виявляється у зменшенні виділення копролітами вуглекислого газу порівняно з навколишнім ґрунтом. Така тенденція може розглядатися як сприятлива для накопичення в ґрунті мікробіальної біомаси і для структурних перебудов мікробіального комплексу в напрямку переваги так званих *K*-стратегів (Devliegher, Verstraete, 1995).

Основним механізмом формування мікробної активності в стінках нір є збагачення органічною речовиною у формі копролітів. Інші механізми, у тому числі екскреція мукусу та продуктів азотного обміну тварин, відіграють підлеглу роль. На це вказують: а) явна подібність ключових показників мікробної активності в стінках нір та в "старих" копролітах черв'яків; б) незначне збільшення мікробної активності в стінках нір, не вистелених копролітами (Тиунов et al., 2001); в) залежність параметрів мікробної активності від властивостей ґрунту та опадів, як у польових умовах, так і у лабораторному експерименті; г) тривале збереження високої мікробної активності після видалення черв'яка з нори (Тиунов, 2007).

Пасаж ґрунту через кишечник дощового черв'яка *Lumbricus rubellus* не призвів до достовірного збільшення маси органічного вуглецю в ґрунті. Швидкість проходження їжі через кишечник склала 6–8 годин. Однак було відзначено збільшення швидкості виділення вуглекислого газу в ґрунті, що пройшов через кишечник, а також зростання чисельності бактерій, вмісту вологи і розчинного органічного вуглецю (Daniel, Anderson, 1992).

Експериментально вивчався вплив дощових черв'яків на процеси міграції вуглецю в ґрунті. У досліді були задіяні два види люмбрицид – ґрунтово-підстилковий *Lumbricus rubellus* і власне ґрунтовий *Aporrectodea caliginosa*. Міткою ґрунтового вуглецю служив вуглець 14С, а ізотоп, що міститься в підстилці – 13С. Діяльність обох видів на статистично значимому рівні збільшувала потік вуглецю через ґрунтову екосистему. Ця тенденція пов'язана зі зменшенням біомаси мікрофлори у верхніх ґрунтових горизонтах і підстилці. Діяльність *Aporrectodea caliginosa* приводить також до зменшення біомаси і ґрунтової мікрофлори (Zhang, Hendrix, 1995).

Багато хімічних і мікробіологічних особливостей копролітів дощових черв'яків та інших ґрунтових тварин можуть бути наслідком зміни фізичної структури ґрунту та опадів у кишечнику, насамперед механічного руйнування рослинних залишків (Satchell, 1967; Swift et al., 1979; Стриганова, 1980; Lee, 1985). Особливої уваги заслуговує вплив механічного руйнування рослинних залишків на мінералізацію азоту, оскільки підвищення рухливості біогенних елементів у копролітах вважається одним із основних механізмів позитивного впливу дощових черв'яків на продуктивність рослин (Edwards, Bohlen, 1996; Scheu, 2003). Ряд експериментів показав, що механічне руйнування

рослинного опаду дощовими черв'яками викликає істотне підвищення ефективності екстракції рухливого азоту. Залежність можливості екстракції рухливого азоту від розміру часток досить добре описується степінною функцією ($r^2 = 0,560$ і $0,770$ для липового та букового опаду відповідно). Медіанний розмір часток опаду в копролітах *L. terrestris* (за відсутності мінерального ґрунту) становить менше $0,003 \text{ мм}^2$. Відповідно до розрахунків, у свіжих копролітах *L. terrestris* частка рухливого азоту, звільненого з опаду завдяки його механічному руйнуванню, становить близько 50% від загального вмісту рухливого азоту (Тиунов, 2007).

Добова екскреція азоту дощовими черв'яками *Lumbricus terrestris* і *Alloobophora caliginosa*, що харчуються листям ільма, складає 268,8 і 87,5 мкг N/г живої ваги черв'яка відповідно (Needham, 1957). Властиве для копролітів дощових черв'яків збільшення рухливості азоту, яке звичайно відбувається за рахунок екскреції та/або стимуляції мікробної мінералізації азоту в кишечнику (Needham, 1957; Scheu, 1987; Тиунов, 1989), можна (принаймні для підстилкових і норних видів) більше ніж наполовину пояснити фізичним впливом на харчові субстрати (Тиунов, 2007).

Гриби і дощові черв'яки є важливими членами ґрунтових угруповань і їх взаємодії значно впливають на мікробіальні процеси в ґрунті. Дощові черв'яки можуть діяти на гриби безліччю засобів, включаючи зміну фізичних і хімічних властивостей навколишнього середовища (Visser, 1985). Гриби є важливим компонентом дієти дощових черв'яків (Dash і ін., 1984; Edwards, Fletcher, 1988). Було показано, що дощові черв'яки віддають перевагу харчовим субстратам, колонізованим певними видами грибів, а гриби ушкоджуються при пасажі через травний тракт дощових черв'яків.

Механічна діяльність дощових черв'яків, пов'язана з пересуванням у ґрунтовому профілі, поліпшує умови повітрообміну, зволоження, міграції поживних речовин. Так, популяція дощового черв'яка *Aporrectodea caliginosa* щільністю 100 екз./м^2 здатна проробити 1058 км на 1 га поверхні ґрунту протягом одного тижня і втягнути в механічний оборот близько 7,9 тонни ґрунту (Cook, Linden, 1996). Цей вид здатний продукувати за добу близько 362 мг сухої ваги копролітів на 1 м сирової ваги черв'яків при температурі 5°C і до 2353 мг при температурі 15°C . Для ювенільних стадій *Lumbricus terrestris* цей показник складає 242 мг при температурі 5°C і 713 мг при 10°C . Вміст кишечника складає 6,7–15,5 % від сирової ваги тварини в *Aporrectodea caliginosa* і 9,7–14,7 % у *Lumbricus terrestris*. Популяції цих видів щільністю 346–471 екз./м² із середньою біомасою 56,9–61,2 г/м² можуть продукувати близько 18–22 кг/м² копролітів за рік. Біологічна продукція може варіювати від 81,7 до 218,5 г/м². Швидкість повернення азоту в ґрунт у зв'язку зі смертністю тварин складає 1,5–3,9 г/м² (Curry et al., 1995).

Вивчення дрислосфери дощових черв'яків *Lumbricus terrestris* L. і *Aporrectodea caliginosa* Sav., які мешкають разом, показало, що довжина нір цих тварин складає 180 і 1260 м/м² на глибинах 80 і 30 см відповідно. Коренями рослин зайняті 18 і 60 % нір на глибинах 15 і 80 см відповідно (Pitkaenen, Nuutinen, 1997).

Відома роль дощових черв'яків у формуванні стабільних ґрунтових агрегатів. Дослідження, проведені в Каліфорнії, показали, що в діброві віком 41 рік під дією дощових черв'яків сформувався зоогенний шар А товщиною 7 см, що складається майже цілком із копролітів. Горизонт містить близько 90 % водостабільних агрегатів, а вміст органічного вуглецю перебуває на рівні 35 г/кг. Характерна дуже висока насиченість профілю гіфами грибів. У хвойному насадженні того ж віку, де щільність дощових черв'яків набагато нижча, горизонт А має товщину близько 1 см і цілком позбавлений копролітів, містить 78 % водостабільних агрегатів і 12,9 г/кг органічного вуглецю (Graham et al., 1995). Ґрунтові агрегати, що пройшли через кишечник дощових

черв'яків, збільшують свою механічну міцність і водостабільність. При цьому міцність на розрив агрегатів, що містяться в копролітах, тим вища, чим більший вміст глини і карбонатів у навколишньому ґрунті. Механічні процеси в кишечнику дощових черв'яків дестабілізують ґрунтові агрегати, а біохімічні процеси виступають як їх антагоністи і ведуть до стабілізації (Schrade, Zhang, 1997).

4

**ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНА
ХАРАКТЕРИСТИКА
ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ
ПРИРОДНИХ І ТЕХНОГЕННИХ
БІОГЕОЦЕНОЗІВ****4.1. Біохімічні властивості дощових черв'яків
у біомоніторингу навколишнього середовища**

Важливим напрямком оцінки ступеня забруднення середовища є біотестування. Безумовно, основним об'єктом охорони та біомоніторингу є біогеоценоз як цілісна та інтегрована система. Однак для збільшення прогностичної цінності систем контролю необхідне залучення ширшого кола відомостей, що стосуються не тільки найважливіших біогеоценотичних характеристик, а й показників, що відбивають стан окремих популяцій та індивідуумів, що входять до складу популяцій. Таким чином, для адекватної оцінки наслідків антропогенного впливу на навколишнє середовище необхідне вивчення процесів на різних рівнях організації живого: від молекулярно-біохімічного до біогеоценологічного. У цьому аспекті біохімічне тестування ґрунтових тварин має особливе значення.

Для з'ясування діагностичної значимості цих характеристик досліджували вплив забруднення на біохімічні показники дощових черв'яків. Ці тварини – найважливіший компонент комплексу ґрунтових безхребетних практично у всіх біогеоценозах степового Придніпров'я. Ця група досить численна та різноманітна у фауністичному й екологічному відношеннях. Дощові черв'яки мають високий адаптивний потенціал до забруднення середовища різними токсикантами і можуть траплятися в біотопах з високим ступенем забруднення. Ці обставини обумовили вибір саме дощових черв'яків як модельної групи для вивчення можливостей біотестування забруднення ґрунтів.

У результаті дослідження отримана біохімічна характеристика люмбрицид, що відбиває найважливіші сторони метаболізму тварин. Характеристика включає такі параметри як вміст білка, нуклеїнових кислот (ДНК, РНК), сумарна кількість ліпідів та їх фракційний склад, концентрація цитохрому Р-450 у мікросомальній фракції.

Білок – найважливіший біохімічний компонент живих організмів. Структура угруповань тварин багато в чому визначається доступністю азотистих речовин білкової природи та вмістом у них незамінних амінокислот, тому білок розглядається як "організатор екосистем" (Покаржевский, 1985). Для синтезу білка потрібна велика

кількість енергії (Ленинджер, 1984), а з іншого боку, ця сполука в стресових ситуаціях може виступати як енергетичний субстрат. Вміст білка в організмі різних видів дощових черв'яків відбиває стан індивіда і може бути інтерпретований для пояснення деяких процесів на екосистемному рівні (Жуков, 1996). Безпосереднє відношення до синтезу білка мають такі речовини як РНК і ДНК. Кількість ДНК – досить стабільна характеристика для кожної клітини. Крім того, цей параметр може служити показником мітотичної активності тканин. Концентрація РНК відбиває рівень метаболізму в порівняльному аспекті, а індекс РНК/ДНК є показником рівня біосинтезу білків (Бердышев, 1973). Вміст ліпідів в органах і тканинах є важливим функціональним показником стану організму (Сидоров, 1983). Однак це дуже гетерогенний клас біохімічних сполук, тому більш коректним та інформативним є аналіз фракційного складу ліпідного пула (Кейтс, 1975). Гемопротейд цитохром Р-450 є найважливішим компонентом монооксигеназної системи. Цей фермент виконує функцію детоксикації цілого ряду неполярних ксенобіотиків (Арчаков, 1975). Крім того, цитохром Р-450 здійснює метаболізм стероїдів та інших речовин ендogenous походження і його кількість відбиває рівень метаболізму (Головенко, Карасева, 1983; Котелевцев и др., 1986).

Аналіз біохімічних показників дощових черв'яків проведений з урахуванням їх екологічної спеціалізації. У цьому аспекті дуже важливим показником є біомаса статевозрілих особин, більша у ґрунтових форм і норників, а підстилкові дощові черв'яки мають дрібні розміри й малу масу (Перель, 1978). Досліджено 7 видів дощових черв'яків.

4.1.1. Вміст білка в організмах дощових черв'яків

Вміст білка в тілах дощових черв'яків визначається великою кількістю факторів. Він залежить як від рівня метаболізму, так і від фізіологічного стану організму. У досліджених видів люмбрицид регіону цей показник має інтервал 9,87–22,02%. У межах одного виду коливання вмісту білка набагато менші. Високим рівнем цей показник характеризується у власне ґрунтового дощового черв'яка *A. rosea* – 15,28–22,02%. Трохи менший процентний вміст протеїнів в організмі дощового черв'яка-норника *O. transpadanum* – 14,85–21,23%. Низька концентрація білкових речовин виявлена у верхньоярусного власне ґрунтового дощового черв'яка *O. lacteum* – 10,23–11,63% (Жуков, 1996).

Вміст білка в організмі люмбрицид залежить скоріше від видової специфіки, ніж від екологічної спеціалізації. Безхребетні, подібні в екологічному відношенні, можуть характеризуватися досить відмінними показниками вмісту білка. В умовах забруднення ґрунту відбуваються зміни білкового обміну. У багатьох дощових черв'яків інтоксикація призводить до зниження вмісту білка в організмі. Це відзначено для таких видів як *A. caliginosa*, *L. rubellus*, *E. nordenskioldi*. У дощового черв'яка *O. lacteum* відзначена протилежна реакція – у зоні забруднення ґрунтів відходами хімічного виробництва вміст білка в тілі тварин був вищим (14,80–15,55%), ніж у тварин із природних біотопів. У дощових черв'яків *A. rosea* і *D. octaedra* достовірних відхилень білкового обміну не виявлено. Таким чином, вміст білка є досить стійким показником, що відбиває гомеостатичні тенденції метаболічних процесів в організмі тварин.

4.1.2. Вміст нуклеїнових кислот в організмах дощових черв'яків

Вміст ДНК в організмі тварин може бути представлений двома способами – у перерахуванні на сиру вагу та у перерахуванні на одиницю ваги білка. Як відомо, регуляція вмісту вологи в тілі дощових черв'яків не досконала (Кудряшева, 1988), тому цей фактор може сильно впливати на результати, представлені у відношенні до сирової ваги тварини. З іншого боку, вміст вологи в організмі тварини також є важливим показником його функціонального стану. Тому ці дві форми подання результатів рівноправні та однаково важливі. Найвищий вміст ДНК відзначений у дощових черв'яків *A. rosea* (1,64–3,13 мг/г) і в *D. octaedra* (2,10–2,25 мг/г). Низькі значення цього параметра характерні для дощових черв'яків роду *Octolasion* (0,67–0,87 мг/г). Набагато стабільнішим у межах кожного виду є співвідношення ДНК/білок. Цей параметр додатково відбиває кількість генетичного матеріалу, що доводиться на одну клітину. Як відомо, дощові черв'яки являють собою групу тварин, серед яких широко зустрічається явище поліплоїдії (Перель, 1982). Переважна більшість поліплоїдних рас живе у верхніх ґрунтових шарах і в підстилці, середовище перебування яких є полем дії *r*-добору. Крім того, на межах видових ареалів живуть особини, які належать до поліплоїдних рас, що свідчить про наявність заснованої на поліплоїдному генотипі екогенетичної стратегії, спрямованої на колонізацію нових місцеперебувань (Викторов, 1993). Поліплоїдія не тільки сприяє завоюванню нових територій, а й забезпечує також можливість повнішого використання середовища перебування (Викторов, 1993).

Дані біохімічних аналізів підтверджують результати цитогенетичних досліджень. Кількість генетичного матеріалу вища в підстилкових і ґрунтово-підстилкових форм – *D. octaedra*, *E. nordenskioldi*, *L. rubellus* (10,72–15,98 мг/г). Цей показник нижчий у ґрунтових форм дощових черв'яків – *O. lacteum*, *O. transpadanum*, *A. caliginosa* (5,71–9,48 мг/г). Досить висока кількість ДНК виявлена в ґрунтового дощового черв'яка *A. rosea* – 13,21–13,90 мг/м. Це єдиний вид з люмбрикофауни регіону, що заселив степові зональні ценози. Імовірно, висока кількість генетичного матеріалу дозволила *A. rosea* здійснити таке розселення. Степові угруповання перебувають на периферії адаптивного простору комплексів дощових черв'яків, тому підвищений вміст ДНК у цієї ґрунтової форми підтверджує загальну концепцію.

Вміст РНК перебуває на рівні 1,36–2,68 мг/г. Трохи вищий цей показник у дощового черв'яка *D. octaedra* – 2,14–6,29 мг/г, що відображає більш високий рівень обмінних процесів у цієї ґрунтово-підстилкової форми (Бызова, 1973). В одного з найбільших представників люмбрикофауни регіону – дощового черв'яка *O. transpadanum* – цей показник трохи нижчий середніх значень (0,96–1,43 мг/г). У цілому, концентрація РНК вища в підстилкових і ґрунтово-підстилкових форм і нижча у власне ґрунтових черв'яків і норників. Ця біохімічна адаптація співвідноситься із цілим рядом морфо-фізіологічних особливостей, властивих екологічним групам дощових черв'яків (Перель, 1979). Забруднення ґрунту токсичними речовинами призводить до збільшення концентрації РНК у тканинах дощових черв'яків, що можна розглядати як результат активізації захисних функцій організму. Ця тенденція виявлена у всіх вивчених видів люмбрицид. Досить інформативним виявився показник РНК/ДНК. Він більш ясно відбиває токсикогенні зміни в організмі педобіонтів. Практично у всіх люмбрицид індекс РНК/ДНК в умовах забруднення майже удвічі вищий, ніж у природних умовах. Цей показник може використовуватися для точної діагностики забруднення ґрунту.

4.1.3. Цитохром P-450

Вміст цитохрому Р-450 в мікросомальній фракції з клітин дощових черв'яків незалежно від виду у природних умовах перебуває на одному рівні – 0,19–0,24 нмоль/мг мікросомального білка. Зміна екологічних обставин у природних біогеоценозах істотно не впливає на цей показник. У дощового черв'яка *L. terrestris* вміст цитохрому в мікросомальній фракції з клітин середньої кишки після пурифікації складає 43 пмоль/мг мікросомального білка, що відповідає 0,51 нмоль/мг ваги середньої кишки або 64 пмоль/г ваги тіла (Berghout et al., 1991).

Забруднення ґрунту призводить до істотного зростання вмісту цього гемопротеїду. Концентрація цитохрому Р-450 при токсичному впливі може сягати значень 0,38–0,53 нмоль/мг.

Аналогічні результати були отримані при експериментальному вивченні впливу поліароматичних вуглеводнів (ПАВ) на цитохром Р-450-залежні монооксигенази барбуса (*Barbus barbus*). Протягом 50 днів риби одержували їжу, що містила ПАВ в концентрації 2,5 мкг/г і 70 днів з концентрацією токсикантів 12,5 мкг/г. У печінці контрольних тварин вміст цитохрому Р-450 склав 0,25 нмоль/мг. При рівні забруднення їжі 2,5 мкг/г концентрація цитохрому зросла до 0,29 нмоль/мг, а при рівні забруднення 12,5 мкг/г – до 0,47 нмоль/мг (Hugla, Thome, 1999).

4.1.4. Фракційний склад ліпідів

Фосфоліпіди є складовою частиною клітинних мембран. У дощових черв'яків цей клас сполук становить 19,7–24,6% від сумарної кількості ліпідів. Трохи нижчий цей показник у дощового черв'яка *D. octaedra* – 9,8–12,9%. Сильне забруднення ґрунту призводить до зростання цього показника. У біотопах, що перебувають на відстані 100–500 м від русла ріки, куди потрапляють викиди промислових підприємств м. Дніпродзержинськ, у дощових черв'яків *A. rosea* і *A. caliginosa* відзначене зниження кількості фосфоліпідів.

Стероїди також є складовою частиною клітинних мембран. У дощових черв'яків цей показник у природних умовах досить постійний. Стероїди становлять 15,1–19,1% усієї кількості ліпідів. У дощового черв'яка *A. rosea* цей показник вищий за середні значення (17,4–30,4%), а в *D. octaedra* – нижчий (4,8–6,4%).

Вільні жирні кислоти виконують подвійну функцію: вони слугують джерелом як енергетичних субстратів, так і структурних компонентів мембран. Ця група ліпідів становить 8,1–14,5% від сумарної кількості. Токсиканти мають неоднозначний вплив на вміст вільних жирних кислот. Зниження цього показника відмічене в *A. caliginosa* і *L. tubellus*. В інших видів зафіксоване токсикогенне збільшення кількості вільних жирних кислот.

Триацилгліцерини виступають важливим запасним енергетичним субстратом. Кількість цих сполук у межах комплексу дощових черв'яків сильно варіює. Максимальні кількості триацилгліцеринів виявлені в *D. octaedra* (39,3–39,4%), а мінімальні – в *A. rosea* (3,4–11,1%). Зростання цих запасних речовин є однією з реакцій дощових черв'яків на забруднення ґрунту. Середня кількість ефірів стероїдів перебуває для всіх дощових черв'яків на близькому рівні – 15,37–16,46%. Забруднення призводить до збільшення цього параметра. Вуглеводні становлять 21,02–27,3% від сумарної кількості ліпідів.

Тенденція до гомеостазу живих систем призводить до стабільності деяких біохімічних показників дощових черв'яків у природних умовах. На цьому тлі токсикогенні зміни можуть бути виявлені з високим ступенем вірогідності. Біохімічні показники, зміни яких визначаються більшою мірою рівнем забруднення, ніж

мінливістю навколишнього середовища, є біоіндикаторами стану популяцій ґрунтових мешканців.

4.2. Експериментальне вивчення токсикогенної динаміки біохімічних показників

Було проведено експериментальне дослідження з метою вивчення динаміки накопичення кадмію й змін біохімічних показників дощових черв'яків в умовах внесення в ґрунт різних доз солей кадмію (Жуков, 1993).

Для цього були відібрані статевозрілі черв'яки *Lumbricus rubellus* з добре вираженими пасками. Перед експериментом тварини були витримані протягом 5 діб для адаптації до життя в лабораторних умовах. У період експерименту тварини утримувалися в судинах із ґрунтом різного ступеня штучного забруднення кадмієм – 20, 40, 80 мг/кг сухої ваги ґрунту. Токсикант вносився у формі хлориду (CdCl_2). Щільність посадки дощових черв'яків відповідала щільності тварин у природних умовах. Визначення вмісту кадмію й біохімічних показників проводилося через кожні 2 доби протягом 20 діб. У тварин визначено вміст нуклеїнових кислот (РНК, ДНК), білка, загальну кількість ліпідів і їх фракційний склад, концентрацію цитохрому Р-450 у мікросомальній фракції (Жуков, 1993, 1996).

4.2.1. Накопичення кадмію дощовими черв'яками

Результати проведеного експерименту свідчать, що люмбрициди досліджуваного виду є активними накопичувачами кадмію. Коефіцієнт накопичення цього токсиканта наприкінці експерименту був більшим одиниці. Здатність до акумуляції більшою мірою проявляється при невисоких рівнях забруднення. Так, при рівні забруднення 20 мг Cd/кг коефіцієнт накопичення склав 3,01, при рівні 40 мг Cd/кг – 2,03, а при 80 мг Cd/кг – лише 1,70. Імовірно, підвищення рівня токсичного навантаження призводить до активізації механізмів регуляції вмісту цього важкого металу в тілі дощового черв'яка. З іншого боку, здатність накопичувати токсиканти при невеликих їх рівнях у навколишньому середовищі дуже важлива для цілей біоіндикації забруднення. Вміст кадмію в тілі дощового черв'яка залежить від концентрації важкого металу в ґрунті – зростання забруднення викликає збільшення кількості токсиканта в організмі тварини.

4.2.2. Токсикогенні зміни вмісту нуклеїнових кислот

Найсильніші зміни вмісту РНК і ДНК у тілі дощового черв'яка за умов забруднення ґрунту спостерігалися в перші 2–4 доби. Першою реакцією було досить різке зниження концентрації РНК після 2 діб експозиції й зниження концентрації ДНК при рівні забруднення 20 мг/кг, тоді як при більшому забрудненні відбувається зростання вмісту цього біохімічного компонента. Найбільша концентрація ДНК відзначена при рівні забруднення 40 мг/кг (1,55 мг/г), а при 80 мг/кг цей показник трохи нижчий (1,43 мг/м). Через 6–8 діб експерименту концентрація обох речовин була вища за контрольні значення і це зростання має чітку залежність від рівня забруднення. Після досягнення максимальних значень протягом часу до кінця експерименту

відбувається поступова стабілізація концентрацій нуклеїнових кислот. При високих рівнях забруднення динаміка розглянутих показників більш різка, що свідчить про порушення механізмів регуляції метаболічних процесів за умов інтоксикації. В підсумку можна констатувати, що кадмій спричиняє збільшення вмісту РНК і зниження вмісту ДНК в організмі дощових черв'яків.

4.2.3. Вплив кадмію на вміст білка

Білок є одним із найстабільніших біохімічних компонентів тіла дощових черв'яків, що обумовлено його структурною функцією. Протягом перших 2 діб збільшується вміст білка, цей процес відбувається при 20 мг Cd/kg і до 4-ї доби. Короткочасний період зростання змінюється зниженням концентрації білка. Зниження інтенсивніше при високих рівнях забруднення ґрунту важким металом. До кінця експерименту динаміка цього показника стабілізується. Через 16–18 діб експерименту вміст білка в тілі дощового черв'яка встановлюється в межах 11,99–16,25%.

4.2.4. Динаміка цитохрому P-450

Динаміка цитохрому P-450 нагадує зміни вмісту білка, однак відносний рівень коливань цього показника набагато вищий. Перші дві доби характеризуються різким збільшенням концентрації цитохрому в мікросомальній фракції. Потім протягом усього періоду, що залишився, відбувалося поступове зниження цього показника. Кінцеві значення концентрації фермента набагато нижчі контрольних і зниження тим більше виражене, чим вищий рівень забруднення.

4.2.5. Динаміка ліпідів

Динаміка вмісту загальної кількості ліпідів має тенденцію до зниження. Зміни кількості каротиноїдів мінімальні при рівні забруднення 20 мг Cd/kg. Зростання забруднення викликає короткочасні зміни цього параметра. Забруднення ґрунту призводить до зменшення кількості фосфоліпідів, триацилгліцеринів, ефірів стероїдів і до зростання кількості стероїдів, вільних жирних кислот і вуглеводнів.

Таким чином, біохімічні параметри є досить чутливими показниками ступеня забруднення ґрунту кадмієм. Зміни швидкості зростання дощових черв'яків та їх репродуктивних можливостей були відзначені при набагато вищих концентраціях токсиканта.

4.3. Біохімічні зміни в організмах дощових черв'яків в умовах забруднення ґрунту

Молекулярні маркери біологічних ефектів токсикантів на організм (біомаркери) можуть бути використані як діагностичні і прогностичні тести для ранньої детекції й оцінки забруднення навколишнього середовища, особливо при низьких концентраціях токсикантів і у випадках забруднення складними сумішами поллютантів (Livingstone, 1993). Дощові черв'яки в ґрунтах помірної зони складають 60–80 % загальної біомаси ґрунтової

фауни (Bouche, 1992; Rida, 1994), що робить їх одним із найпридатніших об'єктів для біоіндикації впливу токсикантів на навколишнє середовище (Callahan, 1988; Goats, Edwards, 1988).

Поліциклічні ароматичні вуглеводні (ПАВ), включаючи бензо(а)пірен, є дуже поширеними токсикантами навколишнього середовища і часто можуть бути знайдені в досить високих концентраціях у межах антропогенних територій.

Метаболізм ПАВ включає перетворення цих гідрофобних ксенобіотиків у більш полярні речовини. Перша стадія цього процесу (функціоналізація) складається з включення специфічної функціональної групи в молекулу вуглеводню, що повинна буде трансформуватися в ході наступного метаболізму в другій фазі (кон'югації). У деяких випадках після протікання першої фази метаболізму можуть виникати речовини більш токсичні, ніж вихідні (de Bethizy, Hayes, 1994). ПАВ піддаються перетворенням у двох головних напрямках: одноелектронна оксидація і монооксигенізація (Cavalieri, Rogan, 1992). У першому випадку утворюються радикальні катіони, а в другому – оксигенізовані метаболіти. Монооксигенізація пов'язана із системою оксидаз зі змішаною функцією. До їх числа відносяться цитохроми P-450 і b5.

Радикальні катіони можуть ковалентно зв'язуватися з нуклеофільними групами клітинних макромолекул, таких як білки. Радикальні катіони й оксигенізовані метаболіти можуть індукувати ушкодження мембран, наприклад, шляхом ініціювання перексидатації ліпідів (Cheeseman, 1982). Клітини і тканини захищають себе від цих реактивних кисневих елементів за допомогою ферментів, наприклад, каталази, і молекул невеликої молекулярної ваги, таких як глутатіон, що діють як антиоксиданти. Каталаза відновлює водень-пероксиди. Глутатіон відіграє ключову роль у захисті клітин від окисних процесів і ксенобіотиків завдяки тому, що він є субстратом для глутатіон пероксидази і сприяє регенерації аскорбінової кислоти і токоферолу.

Вивчення впливу бензо(а)пірену в різних концентраціях і протягом різного часу на біохімічні показники дощового черв'яка *Eisenia fetida andrei* дозволило з'ясувати механізм дії поліциклічних ароматичних вуглеводнів і визначити можливість для використання біохімічної відповіді черв'яків як біомаркера для моніторингу забруднених ґрунтів і для сублетальних тестів якості ґрунту в лабораторії (Saint-Denis et al., 1999). Уже при відносно невеликих концентраціях токсиканта (близько 50 мкг/кг) були відзначені біохімічні зміни ферментів, зв'язаних з цитохромом P-450.

4.3.1. Співвідношення між присутністю важких металів у ґрунті та їх концентрацією в тканинах дощових черв'яків

Дощові черв'яки є важливим компонентом ґрунтової біомаси і відіграють важливу роль у підтримці структури і родючості ґрунту. Процеси, пов'язані з діяльністю дощових черв'яків, такі як дренаж, аерація, залучення органічних речовин у мінеральні ґрунтові горизонти і їх розкладання, мають велике значення для поліпшення властивостей ґрунту і його якостей. Крім того, дощові черв'яки є важливим компонентом наземних харчових ланцюгів і можуть складати істотну частину раціону птахів, дрібних ссавців, рептилій та інших тварин. У зв'язку з цими властивостями дощові черв'яки часто використовуються як індикаторні організми для оцінки потенційного впливу хімічних сполук на ґрунтові організми і на інші групи наземних тварин, пов'язані з ґрунтом трофічними зв'язками. Розроблено стандартизований тест для кількісної оцінки впливу хімічних речовин на черв'яків (OECD, 1984).

Для з'ясування закономірностей накопичення важких металів дощовими черв'яками велике значення мають фактори якісних особливостей субстрату, у якому тварини живуть, і тривалості експозиції. Різні ґрунтові властивості сильно модулюють доступність важких металів живим організмам і в такий спосіб впливають на біоаккумуляцію цих хімічних елементів.

Лабораторне екотоксикологічне тестування ґрунту за допомогою дощових черв'яків звичайно проводиться протягом короткого проміжку часу – близько трьох тижнів. Однак для деяких елементів, наприклад кадмію, характерна дуже повільна кінетика надходження в організм, тому процес біоаккумуляції може продовжуватися протягом усього життєвого циклу організму (понад декілька місяців) (Sheppard, 1997). Стаціонарний стан є кращою умовою для інтерпретації результатів тестування й екстраполяції лабораторних даних на польові умови. Концентрації токсикантів у тканинах у стаціонарному стані можуть значно перевищувати такі, отримані в умовах короткочасного експерименту.

Таким чином, біодоступність токсичних речовин варто розглядати як динамічний процес. Динамічний підхід включає дві різні фази: фізико-хімічну десорбцію з поверхні ґрунтових часток і фізіологічне надходження токсичних речовин в організм тварини (McCarty, Mackay, 1993). Фізіологічна фаза є видоспецифічною. Кількість накопиченого токсиканта в організмі може бути його мірою біодоступності. Будучи поглиненим, токсикант може перебувати в біологічно активному або неактивному стані. Біологічно активна частина кількості важких металів, що надійшла, може брати участь у важливих метаболічних процесах. Використання даних про накопичення токсичних речовин у живому організмі знижує невизначеність у процедурі оцінки ризику, пов'язаного з забрудненням навколишнього середовища.

Умови навколишнього середовища і видоспецифічні шляхи надходження токсичних речовин відіграють провідну роль у біодоступності важких металів і визначають стаціонарний стан. Крім того, умови навколишнього середовища впливають на виживаність і благополуччя ґрунтових організмів.

Динамічні зміни вмісту важких металів в організмі дощових черв'яків можуть бути описані за допомогою однокомпартментної моделі. Вона припускає, що швидкість зміни концентрації важкого металу в організмі тварини залежить від концентрації металу в ґрунті і від його концентрації в тілі. Тобто організм розглядається як один компартмент, відносно ізольований від навколишнього середовища, з яким відбувається обмін важкими металами. Математично модель виглядає так:

$$\frac{dC_w}{dt} = k_1(x)C_x - k_2C_w,$$

де t – час, C_w – концентрація металу в тварині, C_x – концентрація металу в середовищі, $k_1(x)$ – константа швидкості надходження металу в організм черв'яка, k_2 – константа швидкості виведення металу з організму тварини. Як міра концентрації металу в середовищі може виступати його валова кількість у ґрунті, концентрація в ґрунтовому розчині, кількість металу, що може бути екстрагована чи іонна активність металу в ґрунтовому розчині. Розв'язок цього рівняння виконується таким чином:

$$C_w(t) = C_w(0)e^{-k_2t} + \frac{k_1(x)C_x}{k_2}(1 - e^{-k_2t}),$$

де $C_w(0)$ – початкова концентрація металу в організмі.

Концентрація важкого металу в тілі дощового черв'яка в стаціонарному стані може бути виражена в такий спосіб:

$$C_w(ss) = \frac{k_1(x)C_x}{k_2},$$

де $C_w(ss)$ – концентрація металу в стаціонарному стані.

Коефіцієнт біоаккумуляції (bioaccumulation factor – BSAF) у стаціонарному стані може бути виражений таким чином:

$$BSAF = \frac{C_w(ss)}{C_x}$$

Відповідно до передбачуваного середовища, з якого відбувається накопичення металів, коефіцієнт біоаккумуляції може розраховуватися відносно наступних параметрів:

- валовий вміст у ґрунті – BSAF (S – ґрунт, C_x – валовий вміст металу в ґрунті);
- вміст металу в ґрунтовому розчині;
- кількість металу, що може бути екстрагована;
- іонна сила металу в ґрунтовому розчині.

Зміни концентрації важкого металу в тілі дощового черв'яка в стаціонарному стані, BSAF і константа швидкості надходження металу в організм можуть бути подані у вигляді рівняння множинної регресії як функції від властивостей ґрунту:

$$\log(Y) = a \log(A)^+ b \log(B)^+ \dots c,$$

де Y – $C_w(ss)$, BSAF, $k_1(x)$, k_2 , A , B , – різні ґрунтові властивості, a , b , c – коефіцієнти.

4.3.2. Фактори, які впливають на накопичення важких металів дощовими черв'яками

Якщо помістити дощового черв'яка з ґрунту з низьким вмістом важких металів у ґрунт із підвищеним вмістом, то матиме місце їх накопичення в організмі тварини. Динаміка процесу накопичення може відбуватися за двома різними типами. Для першого характерна дуже низька швидкість виведення металу з організму черв'яка. У цьому випадку спостерігається монотонне збільшення концентрації протягом досить тривалого періоду часу (до 60 днів) до моменту досягнення стаціонарної рівноваги між швидкістю надходження металу і швидкістю його виведення з організму. Для другого типу динаміки характерне досягнення стаціонарного стану за дуже короткий період (1–3 дні), після чого концентрація металу в тілі тварини практично не змінюється. Тип динаміки-2 може спостерігатися для таких металів як Cu, Cr, Ni і Zn (Spurgeon, 1997). Незважаючи на широке варіювання ґрунтових властивостей і вмісту в них зазначених елементів, стаціонарні концентрації важких металів у дощових черв'яках відрізняються досить високою сталістю. Так, у проведеному в Данії дослідженні у дощового черв'яка *Eisenia fetida*, проби якого відібрані з 20 ґрунтів, концентрація металів Cr, Cu, Ni і Zn варіювала в 13, 6, 3 і 5 разів, у той час як валовий вміст цих елементів у ґрунтах змінювався в 63, 102, 90 і 594 рази відповідно (Peijnenburg et al., 1999).

У цьому ж дослідженні показано, що концентрації Cr і Cu прямо залежать від вмісту цих елементів у ґрунті. Для Ni такої залежності установити не вдалося. У цьому відношенні цинк займає проміжне положення – до рівня вмісту його в ґрунті 3 ммоль/кг залежності між вмістом у навколишньому середовищі й у тілі черв'яка цього металу немає. Вище зазначеного рівня спостерігається лінійна залежність між логарифмічно трансформованими даними. Був установлений характер зв'язку між деякими параметрами накопичення важких металів і властивостями ґрунтів. З усіх досліджених металів тільки для швидкості надходження свинцю вдалося виявити зв'язок із ґрунтовим рН і вмістом у ґрунті глини. Швидкість надходження свинцю тим вища, чим вища рН і чим менше в ґрунті міститься глинистих фракцій. Для миш'яку,

свинцю і кадмію рН ґрунтового розчину є найважливішим фактором, що визначає коефіцієнт їх накопичення в тілі дощових черв'яків. Крім того, на накопичення металів впливають вміст глини й органічної речовини в ґрунті.

Подібні дослідження проведені для вивчення динаміки накопичення важких металів у дощового черв'яка *Lumbricus rubellus* (Marino, Morgan, 1999). Простежено зміни концентрації деяких елементів протягом 90 днів у тварин, пересаджених з відносно чистих біотопів у ґрунт із підвищеним вмістом токсикантів. Чисті біотопи, з яких відібрані експериментальні тварини, відрізнялися рН ґрунтового розчину. Для кадмію і свинцю встановлене монотонне збільшення концентрації в тілі дощових черв'яків, і вже після

60–70 днів експерименту не було статистично значимих відмінностей між представниками, одібраними з його початку з різних популяцій. Подібна динаміка відзначена і для цинку, що відрізняє дані, отримані для *Lumbricus rubellus* (Marino, Morgan, 1999) від результатів експериментів з *Eisenia fetida* (Spurgeon, 1997; Peijnenburg et al., 1999).

Відомо, що рН ґрунтового розчину і вміст у ґрунті кальцію є важливими факторами, що визначають швидкість надходження важких металів в організм ґрунтових тварин. Для вивчення їх безпосереднього впливу без ґрунтової абсорбції дощові черв'яки *Lumbricus rubellus* були піддані впливу свинцю і кадмію безпосередньо у водних розчинах при різних рівнях рН і хлориду кальцію. Надходження обох металів позитивно корельоване з рН. Кальцій знижує швидкість надходження кадмію, але не має істотного впливу на свинець (Kiewiet, Ma, 1997).

Організм тварини може протистояти токсичному впливу важких металів одним із наступних способів (Klerks, 1990; Posthuma, Van Straalen, 1993):

- включення механізмів, що регулюють надходження металів в організм;
- активізація здатностей до зв'язування та іммобілізації;
- збільшення швидкості екскреції.

Критеріями адаптації тварини до умов надлишкового вмісту важких металів у середовищі існування є (Brandon, 1991):

- виживання в умовах присутності токсичних концентрацій металів;
- зміна життєвого циклу у бік скорочення його тривалості і збільшення репродуктивних зусиль;
- зміни метаболізму важких металів.

Адаптовані до надлишкового вмісту важких металів у середовищі тварини відомі для ряду груп наземних безхребетних (Posthuma, Van Straalen, 1993). Генетично різних металорезистентних популяцій дощових черв'яків ще не виявлено, однак знахідки такого роду дуже ймовірні. Відомо, що дощові черв'яки є важливим компонентом ґрунтової фауни навіть в умовах надлишкового насичення ґрунтів металами, і їх розподіл визначається частіше не підвищеною кількістю цих токсикантів, а природними властивостями ґрунтів (Morgan, Morgan, 1988). Найбільшою мірою адаптаційні явища зафіксовані стосовно кадмію. Культивування дощових черв'яків *Lumbricus rubellus*, відібраних з різних місць з неоднаковим рівнем вмісту металів у ґрунті протягом 90 днів, у подібних умовах виявило розходження рівноважного вмісту кадмію в представників різних популяцій, і не виявило таких для цинку і міді (Marino, Morgan, 1999).

Для дощового черв'яка *Dendrobaena octaedra* показано, що резистентність до цинку і міді навіть при високих концентраціях їх у ґрунті досить слабка, а резистентність до кадмію висока, навіть при невеликих його концентраціях у ґрунті (Bengtsson et al, 1992).

Дослідження впливу цинку на ряд параметрів дощового черв'яка *Lumbricus rubellus* – виживаність, зміни ваги тіла і продукції коконів, концентрація цинку в організмі тварини, не виявило адаптивних розходжень у черв'яків з різних за ступенем забруднення цим металом ґрунтів. Це свідчить, що толерантність до цинку малоймовірно може виступати як фактор, що визначає розподіл черв'яків *Lumbricus rubellus* у забруднених регіонах (Spurgeon, Hopkin, 1999). Вивчення впливу забруднення ґрунту важкими металами на ті ж параметри дощового черв'яка *E. fetida* показало, що найчутливішими до токсичного впливу виявилися ріст і швидкість статевого дозрівання. З усієї сукупності металів (кадмій, цинк, мідь, свинець), що містилися у вивчених місцеперебуваннях у токсичних кількостях, на думку авторів, найбільше значення має цинк (Spurgeon, Hopkin, 1996).

В організмі дощових черв'яків кадмій зв'язується збагаченим цистеїном білком металотіонеїном, який індукується кадмієм (Bengtsson et al., 1992). Цинк і мідь мають значно меншу здатність індукувати експресію гена, що контролює синтез металотіонеїну. Розходження даних про накопичення таких металів як кальцій, цинк, свинець і кадмій двома видами дощових черв'яків – *D. rubida* і *L. rubellus*, що живуть в однакових умовах, пов'язують з видовою специфікою перерозподілу металів у клітинних органелах. Дощовий черв'як *L. rubellus* показав велику здатність накопичувати кальцій і цинк, а *D. rubida* – свинець і кадмій. Присутність кальцію, кислотність ґрунту і загальний рівень вмісту металів значним чином впливають на їх накопичення черв'яками. Кальцій, свинець і цинк виявлені в тісному зв'язку з фосфором у хлорагосомах, а кадмій – у кадмосомах, багатих сіркою (Morgan, Morris 1982). Аналогічні результати отримані М. Р. Ireland і К. S. Richards (1977). Крім того, було встановлено, що в хлорагоцитах, де відбувається накопичення важких металів, відбувається зменшення кількості альфа-глікогену зі зростанням концентрації важких металів.

Вивчення накопичення міді дощовим черв'яком *Lumbricus rubellus* показало, що тільки високі рівні вологості ґрунту (близько 45 %) впливають на накопичення цього металу черв'яками. Після 56 днів експерименту, коли тварини були поміщені в ґрунт із більш високим вмістом міді, не було встановлене досягнення стаціонарного рівня міді в черв'яках (Marinussen et. al., 1997). Звичайно важкі метали як токсиканти надходять у ґрунт у вигляді складних сумішей, тому питання про їх спільний вплив дуже важливе. Однак високі концентрації кадмію і свинцю не впливають на рівень вмісту міді в дощового черв'яка *D. veneta* (Marinussen і ін., 1997). Спільний вплив кадмію, свинцю і міді має антагоністичний вплив на швидкість продукції коконів дощовим черв'яком *Aporrectodea caliginosa* (Khalil, 1996).

Дощові черв'яки поглинають важкі метали, у тому числі і свинець, через травний канал (аліментарним шляхом) і через стінки тіла. Це спричиняє значне зростання концентрації свинцю в епітеліальних клітинах стінок тіла, особливо залозистих, і клітинах травної системи. Висока концентрація свинцю в ґрунті у формі PbO_2 не сприяє збільшенню свинцю в організмі черв'яка *Eisenia fetida*. Гістохімічні дані свідчать про те, що найінтенсивніша акумуляція свинцю відбувається при концентрації PbO_2 0–4 мг/кг (Wielgus-Serafinska, Kawka, 1976).

Свинець, що міститься у вихлопних газах автомобільного транспорту, впливає на вміст гемоглобіну в дощових черв'яків. Дослідження, проведені в м. Краків, показали, що в дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* найменша концентрація гемоглобіну в крові спостерігалася у тварин, відібраних у межах міста в безпосередній близькості до магістралі з інтенсивним автомобільним транспортом. У цьому випадку при рівні накопичення

свинцю 12,3 мкг/м вміст гемоглобіну складав 2,19 г/100 мл, у той час як у тварин із природних біотопів зі слідовими кількостями свинцю вміст гемоглобіну складав 3,18 г/100 мл. Вплив забруднення на видовий склад комплексів дощових черв'яків, чисельність і щільність біомаси, вагу окремих статевозрілих особин зафіксовано не було (Rozen, Mazur, 1997).

Вивчення впливу нікелю на дощового черв'яка *Eisenia veneta* показало, що при концентрації металу в ґрунті вище 85 мг/кг спостерігається зниження репродукції черв'яка, вище 255 мг/кг – спостерігається значний ріст смертності, у той час як значних змін ваги статевозрілих тварин і коконів не спостерігалось при рівні забруднення навіть вище 700 мг/кг (Scott–Fordsmand et al., 1998).

5

ТАКСОНОМІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ (LUMBRICIDAE)

Господь Бог створив із землі всіх тварин польових і всіх птахів небесних, і привів їх до людини, щоб бачити, як вона назве їх, і щоб, як нарече людина всяку душу живу, так і було ім'я їй. І нарекла людина імена всім скотам і птахам небесним і всім звірам польовим.

Буття

Класична система класифікації Oligochaeta вперше представлена в т. 10 «Das Tierreich» Міхаельсеном (Michaelson, 1900) і наведена в кінцевому вигляді Стефенсоном (Stephenson, 1930) в роботі «The Oligochaeta». Система заснована на тому, що генітальні органи більш консервативні в еволюційному часі за соматичні властивості. Виділяються дві гіпотези (Gates, 1972): 1) роди, підродини та родини олігохет можуть бути визначені та упорядковані в філогенетичні послідовності за невеликою кількістю ознак, наприклад групи люмбрицинів та перихетинів, мікронефричних та меганефричних, групи, в яких є вапнякові залози, або в яких ці залози відсутні; 2) інші соматичні структури травного тракту та видільної системи, а також судинної та нервової систем є філогенетично менш важливими. Гейтс (Gates, 1972) виконав ревізію цієї системи та зробив більший наголос на соматичні властивості тварин.

Тип: Annelidae de Lamark, 1803

Підтип або надклас : Clitellata Michaelson 1919

Клас: Oligochaeta Grube, 1850

Ряд: Nematotaxida

Підряд Lumbricina

Надродина Lumbricoidea

Родина: Lumbricidae Claus, 1876

Підродина Lumbricinae Rafinesque-Schmaltz, 1815

Таксономічну характеристику дощових черв'яків наведено відповідно до робіт Т. С. Перель (1979) та Cs. Csuzdi, A. Zicsi (2003). Види дощових черв'яків, характеристика яких наведена нижче, були знайдені в ґрунтах Дніпропетровської області, або їх знахідки дуже вірогідні. Загалом наведений список обіймає фауну Lumbricidae Східної України.

5.1. Рід *Aporrectodea* Orley, 1885

Діагноз. Хети попарно дуже наближені, пігментація відсутня, подекуди із сірим або коричневим забарвленням. Простоміум епілобичний, положення перших дорсальних пор мінливе. Чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті, добре помітний, іноді із залозистими серпоподібними полями, що заходять на сусідні сегменти. Сперматека відкривається в хетальну лінію *cd*, нефропори впорядковані або нерегулярно розташовані проміж *b* та вище *cd*. Дві пари сім'яників у сегментах 10, 11, та три або чотири (рідко – дві) пари сім'яних міхурців у сегментах 9–12 або 9, 11, 12 (рідко тільки в 11, 12). Дві пари сім'яприймачів розташовані в міжсегментних борозенках 9/10, 10/11. Вапнякові залози з латеральним дивертикулом в 10-му сегменті. Видільна система голонефридальна, нефридальні міхурці U- або J-подібні з орієнтованою назад внутрішньою частиною. Продовжні м'язи перисті.

Через те, що рід *Allolobophora* було невдало визначено (Omodeo, 1956), усі попередньо віднесені до нього види повинні бути з нього виведені (Gates 1975). Один із можливих родів, який може прийняти частину цих видів – це *Nicodrilus* Bouche 1972. Однак Gates (1975) зазначив, що *Nicodrilus* є молодшим синонімом роду *Aporrectodea* Orley, 1885, який був прийнятий таксономістами дощових черв'яків (Easton, 1983; Fender, 1985; Perel, 1997; Zicsi, Csuzdi, 1999; Qiu, Bouche, 2000). На жаль, добре визначеного діагнозу цього роду ще не зроблено (Zicsi, Csuzdi, 1999). Qiu & Bouche (2000b) при ревізії родини Lumbricidae описали новий рід *Koinodrilus* та навели дещо виправлений діагноз роду *Nicodrilus*. Обидва роди мають назад орієнтовані нефридальні міхурці та вапнякові залози в 10-му сегменті. Відсутня згадка про структуру продовжних м'язів, але обидва типові види (*Allolobophora georgii* для *Koinodrilus* та *Enterion terrestre* для *Nicodrilus*) мають перистий тип. Тільки одна відмінність є між двома родами в розташуванні нефропор, які впорядковані в *Koinodrilus* та нерегулярно розташовані в *Nicodrilus* (Qiu, Bouche, 2000b). Ця мала відмінність не є підґрунтям для виділення нового роду, беручи до уваги те, що ця властивість може варіювати навіть у межах одного виду.

5.1.1. *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826)

Морфологічна характеристика. Довжина 60–160 мм, ширина 4–7 мм. Число сегментів 104–248. Непігментований. Тіло в післяпасковій частині дещо сплюснене. Головна лопать епілобична. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 9/10, рідше 8/9. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* на 9–11-му сегментах і на декількох (частіше трьох) сегментах паска на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені залозистими полями, що виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 27 по 34 або 35-й сегмент. Пубертатні валики у вигляді двох горбків на 31–33-му сегментах, що торкаються один одного. Сім'яних міхурців 4 пари, у 9–12-му сегментах. Дві пари сім'яприймачів відкриваються в міжсегментні борозенки 9/10, 10/11 на лінії щетинок *cd*. Розташування м'язових волокон перистого типу. *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1826) від типової форми *Aporrectodea caliginosa caliginosa* (Savigny, 1826) відрізняється наявністю бурої пігментації, а також тим, що валики прямі, рівні (рис. 8).

Поширення та біологічні особливості. Дуже поширений космополітний вид. *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1826) – як і типова форма виду, космополіт. Розповсюджений на Російській рівнині в основному до півдня від лісової зони.

Розмножується партеногенетично та утворює поліплоїдні раси. В межах Дніпропетровської області переважно зустрічається поліплоїдна форма. Типова (диплоїдна) форма властива для підзони змішаних і широколистяних лісів, де чисельність цього виду сягає найвищого рівня і він належить до масових видів дощових черв'яків. У лісостепу зустрічається як на луках, так і в лісах, що виростають по схилах балок і на річкових терасах. Найчастіше зустрічається в заплавах рік (у ґрунті луків і під лісовою рослинністю). За здатність заселяти орні землі названий «орним черв'яком». На території Харківської області є домінуючим і населяє практично всі біотопи. Найбільшої чисельності досягає у вологих ґрунтах, під пологом деревної рослинності (Попов, 1998). Один із найпоширеніших у Дніпропетровській області видів дощових черв'яків (карта 1). Зустрічається на плакорі під пологом лісової рослинності, в байраках та заплавах річок. Найбільшої чисельності сягає в вологих супіщаних ґрунтах.

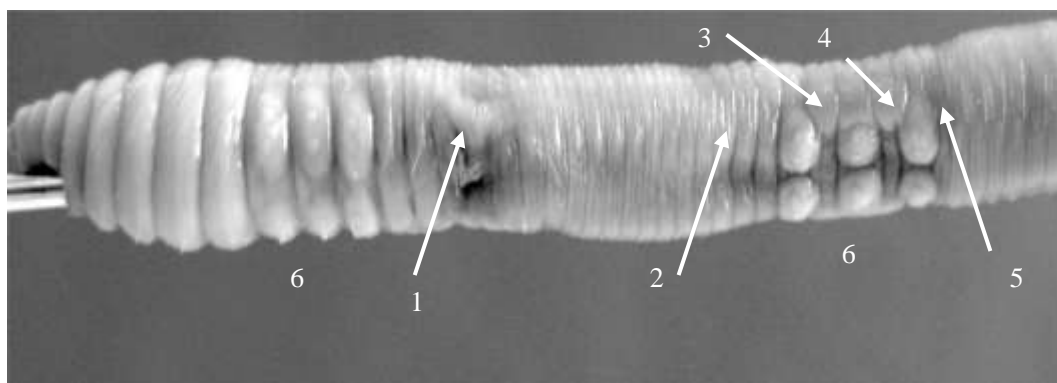


Рис. 8. Дощовий черв'як *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1826) (передня частина): 1 – чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті; 2 – початок паска на 26-му сегменті; 3 – початок пубертатних валиків на 31-му сегменті; 4 – закінчення пубертатних валиків на 33-му сегменті; 5 – закінчення паска на 35-му сегменті; 6 – генітальні пухлини

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до ґрунтових дощових черв'яків (ендогейних).

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, геофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мезоцентрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

Копроліти відкладає на поверхню ґрунту, часто у досить великій кількості. Вміст води в копролітах *Aporrectodea caliginosa* становить 42,7%, азоту амонію – 45,3 мкг/г, нітрат-іона – 87,3 мкг/г, розчинного органічного азоту – 40,9 мкг/г, мікробіального азоту – 1200,9 мкг/г (Aira, et al., 2005).



Карта 1. Поширення *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1826)

5.1.2. *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826)

Морфологічна характеристика. Довжина черв'яка 35–150 мм, ширина 3–6 мм. Число сегментів 71–170. Непігментований. Тіло циліндричне. Головна лопать епілобична. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре вираженими залозистими полями. Пасок з 24–25, рідше з 26 по 31–32 або 33-й сегмент. Пубертатні валики з 29 по 31, рідше з 30 по 31-й сегмент (рис. 9). Сім'яних міхурців 4, рідше 2 або 3 пари. Дві пари сім'яприймачів відкриваються в міжсегментні борозенки 9/10, 10/11 у середині спинної лінії, рідше відсутні. Розташування м'язових волокон перехідного типу.

Поширення та біологічні особливості. Космополітний вид, у межах Російської рівнини найпоширеніший у підзоні змішаних і широколистяних лісів і лісостепу. Північніше проникає переважно по заплавах рік. Відноситься до деяких видів дощових черв'яків, здатних жити в ґрунтах плакорного степу. Найбільше поширені партеногенетичні поліплоїдні популяції виду. Амфіміктична форма виявлена тільки на чорноморському узбережжі Північно-Західного Кавказу.

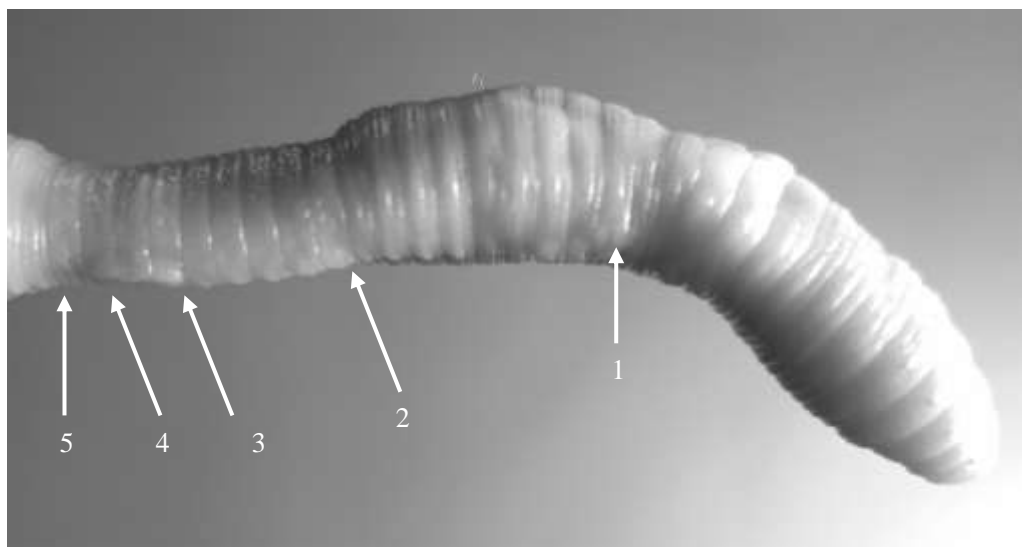


Рис. 9. Дощовий черв'як *Aporectodea rosea* (Savigny, 1826) (передня частина): 1 – чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті; 2 – початок паска на 24-му сегменті; 3 – початок пубертатних валиків на 29-му сегменті; 4 – закінчення пубертатних валиків на 31-му сегменті; 5 – закінчення паска на 32-му сегменті

Разом з *Aporectodea s. trapezoides* є найпоширенішим у межах Дніпропетровської області видом дощових черв'яків. Віддає перевагу суглинистим вологим ґрунтам, але здатен мешкати в досить екстремальних умовах, таких як степові зональні угруповання. Вірогідно, поряд з власне ґрунтовою формою *A. rosea* в степових умовах комплекс дощових черв'яків складається з норних видів (*O. transpadanum* та *D. mariupoliensis*). Але за винятком заповідних місцеперебувань, степової рослинності, яка б не зазнала антропогенного впливу, ніде не залишилося. У зв'язку з тим, що черв'яки-норники достить чутливі до цілісності ґрунтового покриву, в залишках степової рослинності (так звані степові цілинки) мешкають тільки черв'яки *A. rosea*.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до ґрунтових дощових черв'яків (ендогейних).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: ендогейний.

Найсприятливішою глибиною в стані активної життєдіяльності є шар ґрунту 0–20 см із вологістю 14–26% і температурою 3,6–21,8°C. Щонайменше один раз на рік може робити міграції всередину ґрунту на 80 см, що передрепає діапаузи (Lavelle, 1998).



Карта 2. Поширення *Aporectodea rosea* (Savigny, 1826)

5.1.3. *Aporectodea longa* (Ude, 1826)

Морфологічна характеристика. Довжина 120–160 мм, ширина 6–8 мм. Число сегментів 160–200. Пігментація бура, покриви іризують. Хвостовий кінець тіла розширений і сплющений. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 12/13. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 9–11 і 31–34-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре вираженими залозистими полями. Пасок з 27–28 по 35-й сегмент. Пубертатні валики на 32–34-му сегментах.

Поширення та біологічні особливості. Зустрічається переважно на освоєних ґрунтах, а також у заплавах рік, але лише поблизу населених пунктів.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до норних дощових черв'яків (норники).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: олігоценотрофоморфа.

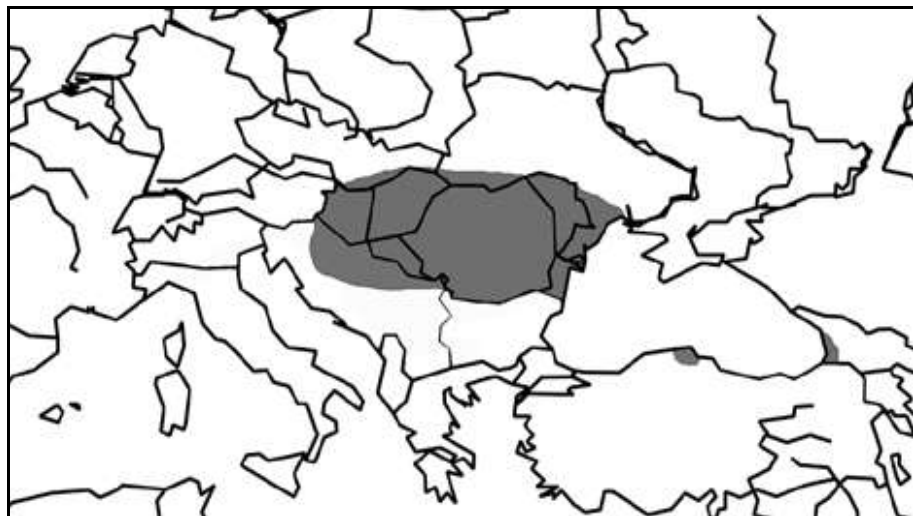
Топоморфа: норник.

5.1.4. *Aporectodea dubiosa* (Orley, 1880)

Морфологічна характеристика. Довжина 92–240 мм, ширина 5–10 мм. Число сегментів 121–303. Забарвлення від зеленувато-бурого до зеленувато-чорного. Головна лопать епілобічна, закрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5.

Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 10 й іноді 11-го сегментів, а також в області паска на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре вираженими залозистими полями, що виходять на сусідні сегменти. Пасок з 37–38 по 46, 47, 48-й сегмент. Пубертатні валики на 43, 44–47, 48-му сегментах. Подовжня мускулатура пучкуватого типу.

Поширення та біологічні особливості. Амфібіотичний вид, що живе на рівнинах, по берегах рік і замкнутих водойм. Придунайські країни (Румунія, Молдавія), Крим, Колхідська низовина, північ Малої Азії (Малевич, 1962). У Росії знаходиться північно-східна частина ареалу. Виявлений у нижній течії Дону та на березі Кубані в околицях м. Краснодар (Малевич, 1957). Ці черв'яки здатні досягати статевої зрілості тільки в ґрунті, покритому шаром води. Відкладення яйцевих коконів також відбувається в затоплений водою ґрунт. Коливальні рухи розширеного заднього кінця тіла, який перебуває в товщі води, полегшують газообмін. У посушливий період мігрує в глиб ґрунту, згортається в клубок усередині земляної капсули та переходить у стан діпаузи. Нами був знайдений у Миколаївській області в заплаві р. Інгул, урочище Мар'ївське, в болотисто-луговому ґрунті. В подібних стаціях знахідки цього виду в Дніпропетровській області досить ймовірні.



Карта 3. Ареал *Aporrectodea dubiosa* (за Csuzdi, Zicsi, 2003)

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до ґрунтових дощових черв'яків (ендогейних), амфібіонт.

Гігроморфа: ультрагігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний амфібіонт.

5.1.5. *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891)

Морфологічна характеристика. Довжина 54–95 мм, ширина 3–5 мм. Число сегментів 100–133. Пігментація відсутня. Тіло циліндричної форми з характерним ніби відрубаним хвостовим кінцем. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 10–13-го сегментів, а також в області паска на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре вираженими залозистими полями, що виходять на сусідні сегменти. Пасок з 29 (рідше 28) по 35-й сегмент. Пубертатні валики на 32–34-му сегментах. Подовжня мускулатура перистого типу.

Поширення та біологічні особливості. Зустрічається на півдні Російської рівнини і на Кавказі. Із рівнинних районів відомий з порівняно невеликого числа знахідок, зроблених у заплавах рік і по дну глибоких ярів, що відкриваються в річкові долини. Виявлений у перегнійно-торф'яних ґрунтах заплавного лісу в Ізюмському районі (Зражевський, 1957), у 5 км на схід від Харкова на березі ставка, розташованого у вибалку серед полів. У сильно вологому глинистому ґрунті біля крайки води чисельність його склала 19 екз./м². У Луганській області виявлений у вологому глинистому ґрунті на березі струмка, що протікає по дну степового яру (Попов, 1998).

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до ґрунтових дошових черв'яків (ендогейних).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегацентрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.1.6. *Aporrectodea georgii* (Michaelsen, 1899)

Морфологічна характеристика. Довжина 24–65 мм, ширина 2,5–4 мм. Число сегментів 105–112. Пігментація відсутня. Тіло циліндричної форми. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Після паска співвідношення відстаней між щетинками $aa:ab:bc:cd:dd = 7,6:1,2:5,2:20$. Щетинки пучка *ab* 8-го сегмента та *ab* і *cd* 9-го сегмента на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені залозистими полями, що не виходять на сусідні сегменти. Пасок з 28, 29 по 35-й сегмент. Пубертатні пухирці у вигляді присосок на 31–33-му сегментах. Сім'яних міхурців 4 пари, в 9–12-му сегментах. Дві пари сім'яприймачів відкриваються в міжсегментні борозенки 9/10, 10/11 на лінії щетинок *cd*. Вапнякові залози з добре вираженими дивертикулами в 10-му сегменті. Подовжня мускулатура перистого типу.

Поширення та біологічні особливості. Палеаркт, значно поширений у південній частині Євразії та Північній Африці, також у Молдавії та східних районах України. Копроліти переважно відкладаються в ґрунт (близько 80% від загальної кількості). Добова продукція копролітів складає 54,7 мг сухої ваги на 1 г живої маси (Zicsi 1974).



Карта 4. Ареал *Aporrectodea georgii* (за Csuzdi, Zicsi, 2003)



Карта 5. Поширення *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891) та *Aporrectodea georgii* (Michaelsen, 1899)

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до ґрунтових дощових черв'яків (ендогейних).

Гігморфа: гігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.2. Рід *Allolobophora* Eisen, 1873

Діагноз. Хети попарно наближені, пігментація зазвичай відсутня, подекуди з сіруватим або зеленуватим забарвленням. Простоміум епілобичний, перші дорсальні пори в міжсегментній борозенці 5/6. Чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті, великий, добре помітний, з залозистими серпоподібними полями, що заходять на сусідні сегменти. Сперматека відкривається в хетальну лінію *c*, нефропори нерегулярно розташовані проміж *b* та вище *cd*. Дві пари сім'яників у сегментах 10, 11 та чотири (рідко – три) пари сім'яних міхурців у сегментах 9–12 або 9, 11, 12. Дві або три (рідко – чотири) пари сім'яприймачів розташовані в міжсегментних борозенках 10/11. Вапнякові залози з латеральним дивертикулом в 10-му сегменті. Видільна система голонефридіальна, нефридіальні міхурці U- або J-подібні з орієнтованою вперед внутрішньою частиною. Продовжні м'язи пучкового (або проміжного) типу.

5.2.1. *Allolobophora chlorotica chlorotica* (Savigny, 1826)

Морфологічна характеристика. Довжина 30–85 мм, ширина 4–5 мм. Число сегментів 98–126. Пігментація зелена або відсутня. Форма тіла циліндрична. Головна лопать епілобична, відкрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені залозистими полями, що виходять за межі сегмента. Пасок з 29 по 37-й сегмент. Пубертатні горбки у вигляді присосків на 31, 33 і 35-му сегментах.

Поширення та біологічні особливості. Гігрофіл, космополітний вид, що легко розселяється.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до ґрунтових дошових черв'яків (ендегейних).

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, геофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.2.2. *Allolobophora leoni* Michaelsen, 1891

Морфологічна характеристика. Довжина 65–130 мм, ширина 5–8 мм. Число сегментів 148–180. Пігментація відсутня. Форма тіла циліндрична, за паском сплюснена.

Головна лопать проепілобична. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 11–13 і 27–29-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені залозистими полями, що не виходять за межі сегмента. Пасок з 25, 26 по 34-й сегмент. Пубертатні горбки на 30–32-му сегментах, стикаються підшвами на 31-му сегменті (рис. 10).

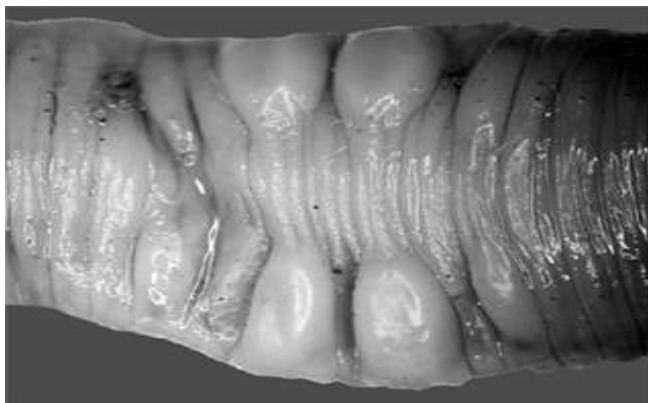
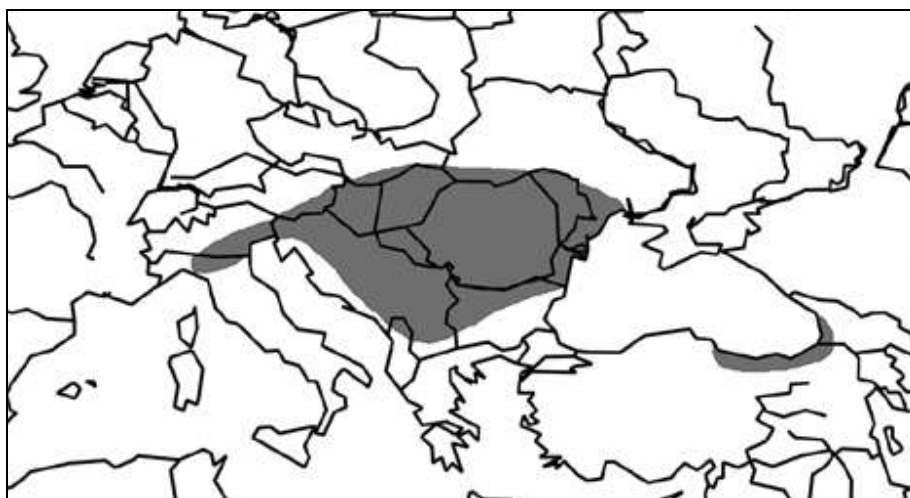


Рис. 10. Пубертатні валики *Allolobophora leoni* (за Csuzdi, Zicsi, 2003)

Поширення та біологічні особливості. Ендемічний вид, знайдений у рівнинних лісостепових і степових районах України. Зустрічається переважно по ярах, балках і уздовж рік.



Карта 6. Ареал *Allolobophora leoni* (Michaelson, 1891) (за Csuzdi, Zicsi, 2003)



Карта 7. Поширення *Allolobophora leoni* (Michaelson, 1891) в Дніпропетровській області

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до ґрунтових дощових черв'яків (ендогейних).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, геофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.3. Рід *Eiseniella* Michaelson, 1900

Діагноз. Хети попарно наближені, пігментація коричнева або відсутня. Простоміум епілобичний, перші дорсальні пори в міжсегментній борозенці 5/6. Чоловічий статевий отвір на 13, 14, або 15-му сегменті, середній або великий. Сперматека відкривається в хетальну лінію *cd*, нефропори нерегулярно розташовані проміж *b* та вище *cd*. Клітелюм кільцевий з подекуди менше розвинутою вентральною частиною. Дві пари сім'яників у сегментах 10, 11. Чотири пари сім'яних міхурців у сегментах 9–12. Вапнякові залози з латеральним дивертикулом в 10-му сегменті відкриваються постеріо-вентрально в травний тракт між сегментами 10/11. Видільна система голонефридіальна, нефридіальні міхурці прості, мішкоподібні. Продовжні м'язи перисті.

5.3.1 *Eiseniella tetraedra tetraedra* (Savigny, 1826)

Морфологічна характеристика. Довжина 20–70 мм, ширина 2–4 мм. Число сегментів 70–100. Пігментація жовтувато-бура. Тіло за паском чотиригранне. Головна лопать епілобічна, відкрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 11–13 і 27–29-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені залозистими полями, що не виходять за межі сегмента. Пасок з 22–23 по 26–27-й сегмент. Пубертатні валики з 23 по 25-26 сегмент.

Поширення та біологічні особливості. Партеногенетичний поліплоїдний вид. Розташування чоловічих статевих отворів може варіювати (вони відкриваються на 13 або, рідше, на 14-му сегменті). Космополіт, амфібіонт, що зустрічається по берегах водойм і в ґрунтах проточного типу заболочення.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових дощових черв'яків (епігейний).

Гіроморфа: ультрагірофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мезоцентрофоморфа.

Топоморфа: епігейний, амфібіонт.



Карта 8. Поширення *Eiseniella tetraedra tetraedra* (Savigny, 1826)

5.4. Рід *Eisenia* Malm, 1877

Діагноз. Хети попарно наближені, пігментація темно-червона або червоно-коричнева, подекуди відсутня. Простоміум епілобічний, положення першої дорсальної пори в міжсегментній борозенці 5/6. Чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті середніх розмірів. Сперматека відкривається в хетальну лінію *cd*, нефропори нерегулярно розташовані проміж *b* та вище *cd*. Дві пари сім'яників у сегментах 10, 11 та чотири або дві пари сім'яних міхурців у сегментах 9–12 або 11, 12 (рідко тільки в 11, 12). Вапнякові залози з дивертикулом в 11, 12-му сегментах, або тільки в одному з них. Видільна система голонефридіальна, нефридіальні міхурці прості, сосископодібні. Подовжні м'язи перисті, проміжного або пучкового типу.

5.4.1. *Eisenia fetida* (Savigny, 1896)

Морфологічна характеристика. Довжина 40–130 мм, ширина 2–4 мм. Число сегментів 80–120. Пурпурова пігментація у вигляді широких поперечних смуг, розділених дещо вужчими непігментованими ділянками покривів. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки 12-го сегмента й в області паска на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре розвинутими залозистими полями. Пасок з 26–27 по 31–32-й сегмент. Пубертатні валики з 28 (рідше з 29) по 30–31-й сегмент, почасти можуть заходити на 27-й сегмент. Подовжня мускулатура перехідного типу.



Карта 9. Поширення *Eisenia fetida* (Savigny, 1896)

Поширення та біологічні особливості. Космополіт. Ймовірно, походження цього виду пов'язане з Кавказом. Зустрічається в компостах, що гниють, багатому перегноем ґрунті. У природних умовах живе в лісостеповій і степовій зонах. У лісах населяє гниючу деревину, зустрічається також у скупченнях рослинних залишків по дну ярів і берегах струмків і рік.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових дощових черв'яків (епігейний).

Гігоморфа: гірофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: епігейний.

5.4.2. *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879)

Морфологічна характеристика. Довжина 60–150 мм, ширина 4–8 мм. Число сегментів 80–130. Пігментація темно-пурпурова, на бічних сторонах 9–11-го сегментів не виражена, через що тут є характерні білі плями. Головна лопать епілобична. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області паска на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені слабко розвинутими залозистими полями, що не виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 27 по 33-й сегмент. Пубертатні валики з 29 по 31-й сегмент, попереду чітко відмежовані міжсегментною борозенкою 28/29, позаду поступово зовсім зникають, нерідко займаючи

31-й сегмент не повністю, а лише до половини (рис. 11). Подовжня мускулатура перистого типу.

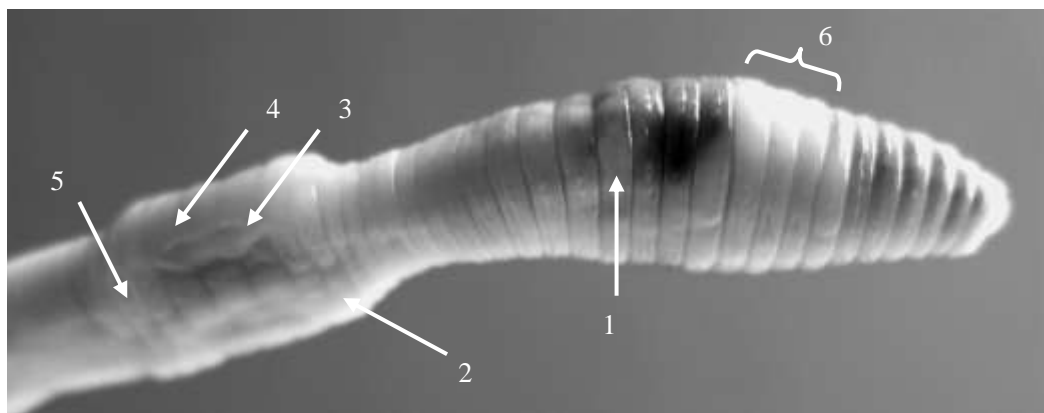


Рис. 11. Дощовий черв'як *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879) (передня частина): 1 – чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті; 2 – початок паска на 27-му сегменті; 3 – початок пубертатних валиків на 29-му сегменті; 4 – закінчення пубертатних валиків на 31-му сегменті; 5 – закінчення паска на 33-му сегменті; 6 – світла пляма на бічних сторонах 9–11-го сегментів

Поширення та біологічні особливості. У степовій зоні цей вид на плакорах не знайдений, але звичайний у байраках і заплавах рік. Основний ареал виду займає азіатську частину Росії. На півночі досягає Льодовитого океану. Є поліплоїдом, представлений щонайменше двома, а можливо, трьома поліплоїдними формами (Perel-Vsevolodova, 1987).



Карта 10. Поширення *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879)

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових дощових черв'яків (епігейний).

Гігоморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: епігейний.

5.4.3. *Eisenia gordejjeffi* Michaelsen, 1899

Морфологічна характеристика. Довжина 70–125 мм, ширина 4,5–5,5 мм. Число сегментів 99–210. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки $\frac{3}{4}$ або $\frac{4}{5}$. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *cd* 11 і *ab* з 23 по 37, 38-й сегмент на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені слабо розвинутими залозистими полями, що не виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 23, 24 по 34, 35-й сегмент (рис. 12). Пубертатні валики з 27, 28 по 31-й сегмент. Подовжня мускулатура перехідного типу.

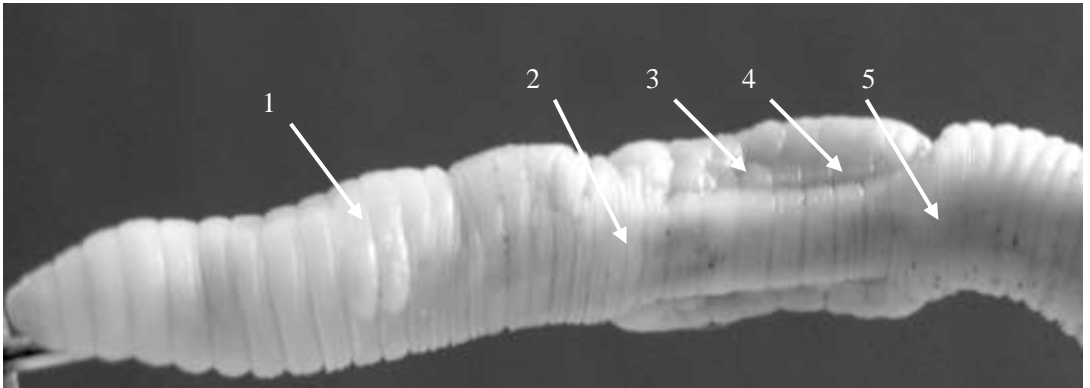


Рис. 12. Дошовий черв'як *Eisenia gordejefi* Michaelsen, 1899 (передня частина): 1– генітальні пухлини; 2 – початок паска на 24-му сегменті; 3 – початок пубертатних валиків на 31-му сегменті; 4 – закінчення пубертатних валиків на 31-му сегменті; 5 – закінчення паска на 35-му сегменті

Поширення та біологічні особливості. Ендемічний реліктовий вид, відомий за деякими знахідками, зробленими на південному сході Російської рівнини. На території України відомий із Приазов'я (Зражевский, 1957). У Харківській області зустрічається на неораних ділянках суходільного луку в долині ріки Оріль із середньою щільністю в місцях знахідок 51–64 екз./м² (Попов, 1998). У Дніпропетровській області вид знайдений в урочищі «Яців Яр» у ґрунті степової цілинки на схилі байраку (с. Любимівка, Синельниківський р-н), у ґрунті балки (околиці с. Березове-Хороше, Покровський р-н), у ґрунті осокірника (околиці с. Катеринівка, Царичанського р-ну).



Карта 11. Поширення *Eisenia gordejefi* Michaelsen, 1899

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до норних дощових черв'яків.

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Ценотрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: норник.

5.4.4. *Eisenia balatonica* (Pop, 1943)

Морфологічна характеристика. Довжина 40–102 мм, ширина 3–5 мм. Число сегментів 83–122. Пігментація бура, на бічних сторонах 9–11 сегментів світлі плями. Хвостовий кінець більш темний, іноді майже чорний. Тіло в передній частині циліндричне, за паском чотиригранне. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки *ab* 16, 22, 23 і з 25, 26 по 29, 30-й сегмент на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені залозистими полями, що виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 24, 25 по 30-й сегмент. Пубертатні валики займають 27 і 28-й сегменти, частково можуть заходити на сусідні сегменти. Подовжня мускулатура перехідного типу.

Поширення та біологічні особливості. Розповсюджений у Східній Європі, на півдні Російської рівнини, на півдні Сибіру і у Північному Казахстані. Крайня точка поширення виду на захід – у межах Угорщини, звідки цей вид був описаний за зборами з оз. Балатон. Амфібіотичний вид.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових дощових черв'яків (епігейний), амфібіонт.

Гігроморфа: ультрагігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Ценотрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: епігейний, амфібіонт.

5.4.5. *Eisenia intermedia* (Michaelsen, 1901)

Морфологічна характеристика. Довжина 70–130 мм, ширина 5–6 мм. Число сегментів 124–177. Пігментація жовтувато-бура. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6, рідше 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки *ab* 8–12-го сегментів або деякі з них на папілах. Папіли розвинені також в області паска. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті без залозистих полів. Пасок з 22, 23 по 30-й сегмент. Пубертатні валики з 25 по 29-й сегмент. Подовжня мускулатура перистого типу.

Поширення та біологічні особливості. Ендемік, що живе на Середньому і Південному Уралі й у Приураллі. Знайдено, крім того, у ряді пунктів, розташованих на південному сході Російської рівнини. Був знайдений у заплаві Сіверського Дінця.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до ендегейних дощових черв'яків (ендегейний).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегацентрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.4.6. *Eisenia uralensis* Malevič, 1950.

Морфологічна характеристика. Довжина 50–110 мм, ширина 4–5 мм. Число сегментів 96–143. Пігментація відсутня. Тіло за паском злегка плоске. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки *ab* і *cd* 9–11 і *ab* 26–34, 35-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре розвинутими залозистими полями. Пасок з 26, 27 по 33, 34-й сегмент. Пубертатні валики з 30 по 32-й сегмент. Подовжня мускулатура перехідного типу.

Поширення та біологічні особливості. Вид уральського походження, крім Уралу і Приуралля зустрічається на сході Російської рівнини. На відміну від більшості інших дощових черв'яків, здатний населяти солонцюваті чорноземи з рН від 7,1 до 7,3.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до ендегейних дощових черв'яків (ендегейний).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: ультрамегацентрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.5. Рід *Dendrobaena* Eisen, 1873

Діагноз. Хети попарно не наближені, пігментація червона, подекуди відсутня. Простоміум від епілобічного до танілобічного, положення перших дорсальних пор мінливе. Чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті, добре помітний, іноді з залозистими полями, що заходять на сусідні сегменти. Сперматека відкривається в хетальну лінію *cd*, нефропори упорядковані або нерегулярно розташовані проміж *b* та вище *cd*. Дві пари сім'яників у сегментах 10, 11 та три або чотири (рідко – дві) пари сім'яних міхурців у сегментах 9–12. Вапнякові залози без латерального дивертикулу в 10 або в 11 та 12-му, або в одному з цих сегментів. Видільна система голонефридіальна, нефридіальні

міхурці сосиско- або бісквітоподібні. Продовжні м'язи перисті, у випадку з групою *veneta* – пучкуваті.

5.5.1. *Dendrobaena veneta* (Rosa, 1896)

Морфологічна характеристика. Довжина 50–95 мм, ширина 4–7 мм. Число сегментів 125–140. Пігментація темно-пурпурова з фіолетовим відтінком у вигляді широких поперечних смуг, розділених вузькими ділянками покривів, позбавлених пігментації. Головна лопать епілобична. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки не зближені. Щетинки *a* і *b* 28–32-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре розвинутими залозистими полями, що заходять на сусідні сегменти. Пасок з 26, 27 по 33-й сегмент. Пубертатні валики на 30 і 31-му сегментах. Подовжня мускулатура пучкового типу.

Поширення та біологічні особливості. Належить до числа видів, широко розповсюджених у Середземномор'ї. Відомий із півдня Франції, з Північної Італії, країн Балканського півострова, Туреччини і Передньої Азії. Звичайний в Україні на півдні Кримського півострова. Запропонований як агент для вермікомпостування. У цьому відношенні кращий для обробки вологих компостних мас. Зона оптимуму для дорослих черв'яків перебуває в межах 67–84% вологості ґрунту при температурі 15°C. Максимальна швидкість продукції коконів відзначена при вологості 73–80%. Для ювенільних стадій найсприятливіші умови вологості 75% (Іванців, 2003). Однак репродуктивний потенціал цього виду набагато нижчий, ніж інших компостних черв'яків.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових дощових черв'яків (епігейний).

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: ультрамегацентрофоморфа.

Топоморфа: епігейний.

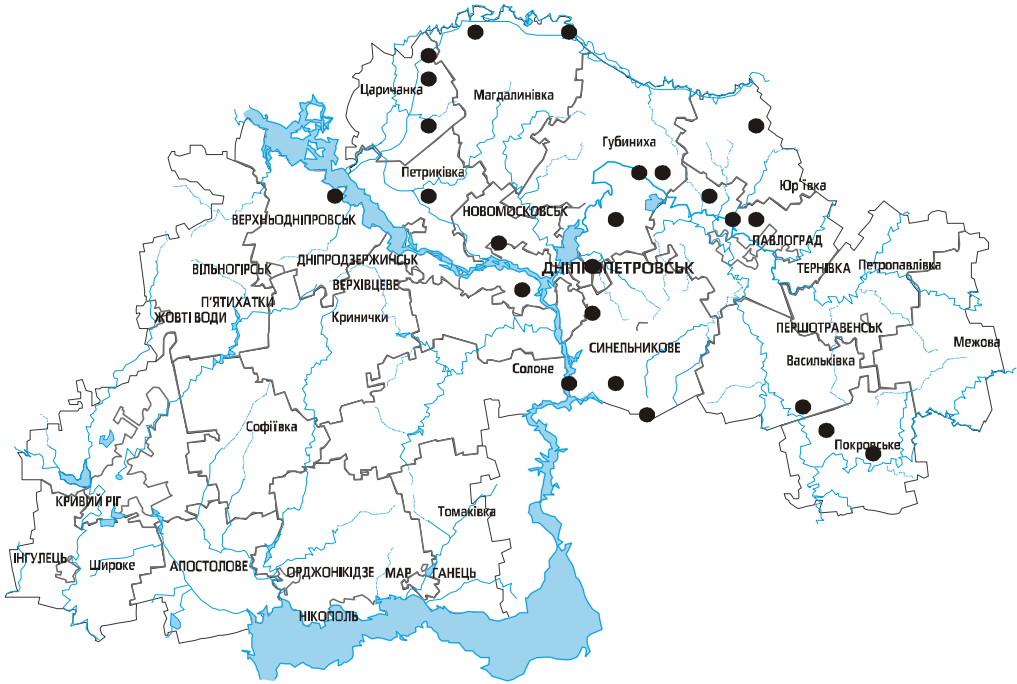
5.5.2. *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826)

Морфологічна характеристика. Довжина 25–40 мм, ширина 2–4 мм. Число сегментів 80–100. Пігментація від темно-червоної до фіолетової. Тіло за паском чотиригранне. Головна лопать епілобична, відкрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки не зближені. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів не виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 29 по 33 (рідко по 34-й) сегмент. Пубертатні валики з 31 по 33-й сегмент. Подовжня мускулатура перистого типу.

Поширення та біологічні особливості. Космополіт. Населяє лісову підстилку і є одним із декількох видів дощових черв'яків, що зустрічаються в тайгових лісах і тундрі, одним із найбільш холодостійких видів дощових черв'яків, кокони якого зберігають життєздатність при температурі –8°C протягом трьох місяців і при –13,5°C протягом двох місяців (Holmstrup, Simonsen, 1996). На Російській рівнині зустрічається

повсюдно. У лісостепу відноситься до числа видів, що населяють плакорні лісові ценози.

У степовій зоні знайдений у байрачних лісах і заплавах рік.



Карта 12. Поширення *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826)

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових дощових черв'яків (епігейний).

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мезоцентрофоморфа.

Топоморфа: епігейний.

5.5.3. *Dendrobaena schmidti tellermanica* Perel, 1966.

Морфологічна характеристика. Довжина 40–69 мм, ширина 3–4 мм. Число сегментів 83–146. Покриви не пігментовані. Папіли розвинені на 16-му сегменті навколо щетинок *a* і *b*, на 25–28, 29-му сегментах навколо щетинок *a* і на 30, 31-му сегментах невеликі круглі папіли навколо щетинок *b*. Головна лопать епілобична. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки не зближені.

Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 25 по 32-й сегмент. Пубертатні валики на 30–31-му сегментах, частково заходять на сусідні сегменти. Подовжня мускулатура перистого типу.

Поширення та біологічні особливості. Номінальна форма виду є кримсько-кавказьким ендеміком. На відміну від номінальної форми, цей підвид має розірваний ареал і поширений у нагірних дібровах правобережжя Хопра, на Калачській височині і на південно-східних схилах Середньоросійської височини.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до ендегейних дощових черв'яків (ендегейний).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.5.4. Dendrobaena mariupolienis mariupolienis (Wyssotzky, 1893)

Морфологічна характеристика. Довжина 75–170 мм, ширина 4–8 мм. Число сегментів 103–209. Забарвлення буре, іноді з червонуватим відтінком. Хвостовий кінець тіла сплющений. Папіли навколо щетинок *a* і *b* можуть бути розвинені на сегментах 25–27 і 33, а також навколо щетинок *b* на 15-му сегменті. Головна лопать епілобічна, закрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки не зближені. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів виходять за межі 15-го сегмента (рис. 13). Пасок з 25 по 32-й сегмент. Пубертатні валики на 30–32-й сегментах, частково заходять на сусідні сегменти. Подовжня мускулатура перистого типу.

Поширення та біологічні особливості. Кримсько-кавказький ендемік. Відомий з рівнинних районів Передкавказзя і Приазов'я.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до норних дощових черв'яків (норники).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: норник.

Рис. 13. *Dendrobaena mariupolienis mariupolienis*Карта 13. Поширення *Dendrobaena mariupolienis mariupolienis* (Wysstozky, 1893) та *Dendrobaena auriculata* (Rosa, 1897)

5.5.5. *Dendrobaena auriculata* (Rosa, 1897).

Морфологічна характеристика. Довжина 25–70 мм, ширина 1,5–2,5 мм. Число сегментів 122–140. Пігментація відсутня. Головна лопать епілобична, відкрита. Спинні пори відсутні. Щетинки не зближені. Щетинки *a*, *b*, *c*, *d* 9 або 10-го сегмента на залозистих папілах. Папіли навколо щетинок *a* і *b* або тільки навколо *b* є також на 30–33-му сегментах. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів не виходять за межі

15-го сегмента. Пасок з 21, 22, 23, 24 по 34-й сегмент. Пубертатні валики з 31 по 33-й сегмент, сильно видаються в боки.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до ендегейних дощових черв'яків (ендегейний).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.6. Під *Dendrodrilus Omodeo, 1956*

Діагноз. Хети попарно помірно наближені, пігментація пурпурово-червона. Простоміум епілобичний, перші дорсальні пори розташовані в міжсегментній борозенці 5/6. Чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті, добре помітний, іноді з маленькими залозистими полями, що потроху заходять на сусідні сегменти. Сперматека, якщо є, представлена двома парами, відкривається в хетальну лінію *c*, нефропори нерегулярно розташовані проміж *b* та вище *d*. Дві пари сім'яників у сегментах 10, 11 та три або дві пари сім'яних міхурців у сегментах 9, 11, 12 (11, 12). Вапнякові залози з латеральним дивертикулом у 10-му сегменті. Видільна система голонефридальна, нефридальні міхурці U-подібні з уперед нахиленою внутрішньою частиною. Продовжні м'язи перисті з проміжними властивостями.

5.6.1. *Dendrodrilus rubidus (Eisen, 1874)*

Морфологічна характеристика. Довжина 15–55 мм, ширина 2–3 мм. Число сегментів 50–110. Пігментація блідо-червона, темніша зі спини. Форма тіла циліндрична. Головна лопать епілобична, закрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки слабо зближені попарно, ближче латеральні та ширше – вентральні. Співвідношення між щетинками після паска: $aa:ab:bc:cd:dd=2:1:2:1,4:6$. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів не виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 25, 26, 27 по 30, 31, 32-й сегменти. Пубертатні валики слабо виражені, на 28, 29 і 30-му сегментах або узагалі відсутні.



Карта 14. Поширення *Dendrodrilus rubidus* (Eisen, 1874)

Dendrodrilus rubidus subrubicundus (Eisen, 1874) – синантропна амфіміктична форма виду, що зустрічається в компостах, які перегнили, гної і в багатому перегноему ґрунті. Довжина 50–90 мм, ширина 3–4 мм. Число сегментів 60–125. Пігментація пурпурова, нерідко слабо виражена. Головна лопать епілобічна, закрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки слабо зближені попарно. Співвідношення між щетинками після паска: $aa:ab:bc:cd:dd = 2,2:1:1,6:1,6:8$. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів не виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 25, 26 по 31, 32-й сегменти. Пубертатні валики слабо виражені, на 28–30-му.

Поширення та біологічні особливості. Значно поширений космополітний вид. Представлений чотирма морфологічними формами: *rubidus*, *subrubicundus*, *tenuis* і *norvegicus*. Остання є ендеміком, розповсюдженим у Норвегії, тобто на території, що не піддалася заледенінню в останній гляціальний період (Holmstrup, Simonsen, 1996). Вид населяє гниучу деревину і лісову підстилку. Розмножується партеногенетично. Поліплоїд, представлений декількома поліплоїдними формами (Perel–Vsevolodova, 1987).

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових дощових черв'яків (епігейний).

Гігморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: епігейний.

5.7. Під *Octolasion Örley, 1885*

Діагноз. Зафарблення звичайно білувате, інколи темне. Латеральні хети сильно попарно наближені, вентральні хети розташовані більш віддалено ($ab \gg cd$). Простоміум епілобичний, перші дорсальні пори розташовані в міжсегментній борозенці 10/11. Чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті проміж хет $b-c$, добре помітний, оточений залозистими полями, що заходять на сусідні сегменти. Нефропори містяться уздовж хетальної лінії b . Дві пари сім'яників у сегментах 10 та 11, іноді в перізофагіальній сумці. Чотири пари сім'яних міхурців у сегментах 9–12. Дві пари сперматек у сегментах 9/10, 10/11, відкриваються навколо хетальної лінії c . Вапнякові залози в 10–12-му сегментах з латеральним дивертикулом у 10-му сегменті. Видільна система голонефридіальна, нефридіальні міхурці окариноподібні. Продовжні м'язи перистого типу.

5.7.1 *Octolasion lacteum (Örley, 1885)*

Морфологічна характеристика. Довжина 30–180 мм, ширина 2–8 мм. Число сегментів 90–173. Не пігментований, забарвлення блакитнувато-сіре, рідше є бурувате забарвлення на передніх 10–15 сегментах. Тіло за паском злегка плоске. Головна лопать епілобична. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 8/9–11/12. Щетинки за паском слабко зближені попарно. В області 20–22-го сегментів мають папіли. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 30 по 35-й сегмент. Пубертатні валики вузькі, з 31 по 34-й сегмент, можуть заходити на сусідні сегменти.

Поширення та біологічні особливості. Віддає перевагу ґрунту, багатому органікою та який має кислотність, близьку до нейтральної. Калькофіл. Найвища чисельність відзначена в дібровах на сірих лісових ґрунтах. Космополіт, відомий далеко за межами Палеарктики. Успішне розселення пов'язане з партеногенетичним розмноженням і супутньою йому поліплоїдією (Perel–Vsevolodova, 1987).



Карта 15. Поширення *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885)

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до власне ґрунтових дощових черв'яків (ендогейний).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегацентрофоморфа, кальцефіл.

Топоморфа: ендогейний.

5.7.2. *Octolasion cyaneum* (Savigny, 1826)

Морфологічна характеристика. Довжина 65–140 мм, ширина 6–8 мм. Форма тіла циліндрична, за паском злегка сплюснена. Число сегментів 100–160. Головна лопать епілобична. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 9/10–11/12. Щетинки за паском слабко зближені попарно. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів виходять за межі 15-го сегмента. Пасок з 29 по 34-й сегмент. Пубертатні валики широкі, з 30 по 33-й сегмент, можуть заходити на сусідні сегменти.

Поширення та біологічні особливості. У Західній Європі відноситься до числа видів, що часто зустрічаються, на схід – більш рідкий або узагалі відсутній. Належить до космополітних дощових черв'яків, що легко розселюються. Відомий з Північної і Південної Америки, Індії, Австралії.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до власне ґрунтових дощових черв'яків (ендогейний).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.8. Під *Octodrilus Omodeo*, 1956

Діагноз. Зафарблення звичайно коричневе або червоно-фіолетове. Хети попарно не наближені. Простоміум епілобичний, положення перших дорсальних пор мінливе. Чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті проміж хет *b-c*, звичайно малий, без залозистих полів. Дві або одна пара сім'яників в сегментах 10 та 11, або тільки в 11, іноді в сумці. Чотири, три або дві пари сім'яних міхурців в сегментах 9–12, або 9, 10, 12, або 10, 12. Сперматеки від п'яти до восьми пар, відкриваються навколо хетальної лінії *c*. Вапнякові залози в 10–12-му сегментах з латеральним дивертикулом у 10-му сегменті. Видільна система голонефридальна, нефридальні міхурці окариноподібні. Продовжні м'язи перистого типу.

5.8.1. *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884)

Морфологічна характеристика. Довжина 80–205 мм, ширина 6–8 мм. Пігментація бура. Хвостовий кінець тіла злегка розширений і сплющений. Головна лопать епілобична, закрита. Число сегментів 100–160. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 12/13, рідше 13/14. Щетинки не зближені. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті позбавлені залозистих полів. Пасок з 30, іноді з 29 по 37-й сегмент. Пубертатні валики витягнуті уздовж усього паска, а також можуть заходити на 38-й сегмент (рис. 14).

Поширення та біологічні особливості. Середземноморський вид.

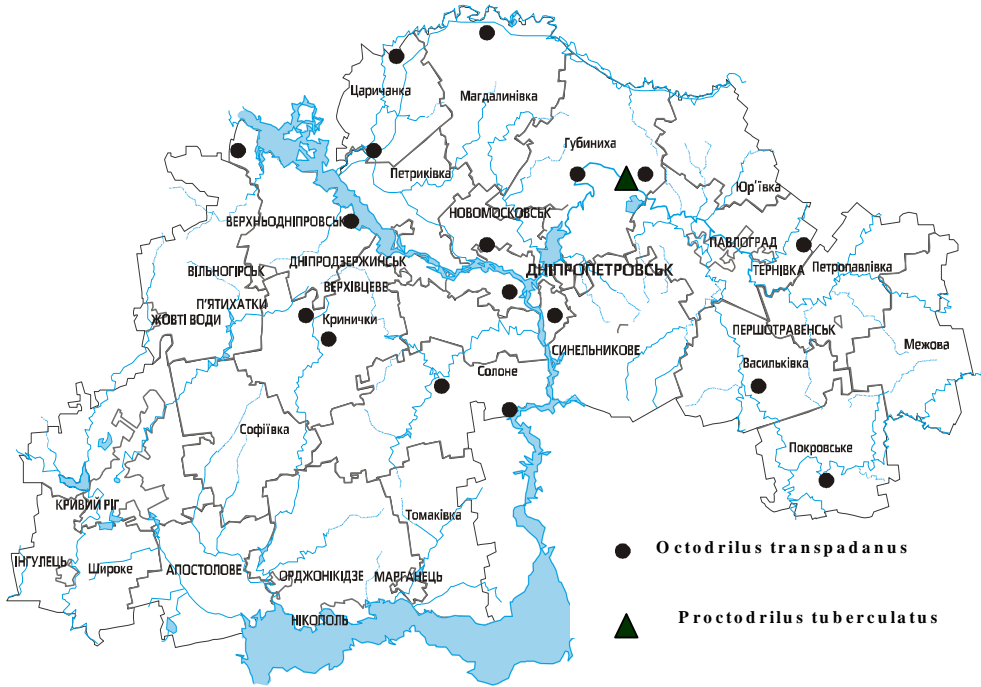
Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до норних дощових черв'яків (норник).

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегаценотрофоморфа.

Топоморфа: норник, педотурбатор.



Карта 17. Поширення *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884) та *Proctodrilus tuberculatus* (Cernosvitov, 1935) в Дніпропетровській області

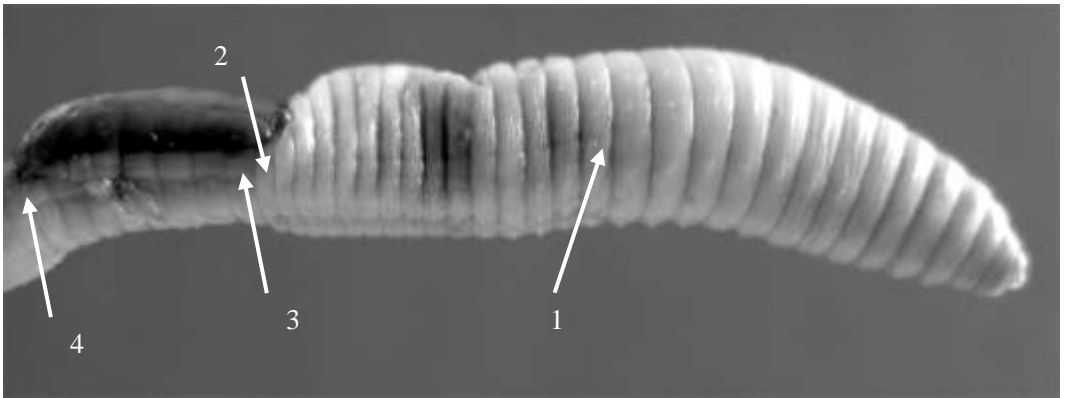


Рис. 14. Дощовий черв'як *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884) (передня частина): 1 – чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті (слабо помітний); 2 – початок паска на 29-му сегменті; 3 – початок пубертатних валиків на 30-му сегменті; 4 – закінчення паска та пубертатних валиків на 37-му сегменті

5.9. Рід *Proctodrilus* Zicsi, 1985

Діагноз. Пігментація відсутня. Хети сильно наближені попарно. Простомуіум епілобичний, перші дорсальні пори відкриваються в міжсегментну борозенку 5/6. Чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті оточений великими залозистими полями, що заходять на сусідні сегменти. Сперматека відкривається в хетальну лінію *cd*, або близько до середньої дорсальної лінії. Нефропори відсутні. Дві пари сім'яників вільно розміщені в сегментах 10 та 11, та дві пари сім'яних міхурців у сегментах 11, 12. Вапнякові залози в 10-му сегменті з латеральним дивертикулом. Видільна система голонефридальна та ентеронефрична, нефридіальні міхурці відсутні. Нефридії позаду паска відкриваються в загальний збірний канал з кожного боку тіла. Продовжні м'язи пучкового типу.

5.9.1. *Proctodrilus tuberculatus* (Cernosvitov, 1935)

Морфологічна характеристика. Довжина 44–60 мм, ширина 2–2,5 мм, 89–130 сегментів. Форма тіла циліндрична. Колір блідий без пігменту. Головна лопать епілобична. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5–8/9. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* на 12-му сегменті і в області паска – на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені залозистими полями, що заходять на сусідні сегменти. Пасок з 25 (26) по 33-й сегмент. Пубертатні валики у вигляді горбків пірамідальної форми з вершинами в міжсегментних борозенках 30/31 і 31/32, що стикаються основами на середині 31-го сегмента. Вони займають краї паска від середини 30 до середини 32-го сегмента.

Поширення та біологічні особливості. Вид має розширений Транс-Егейський ареал. Зустрічається від Західного Кавказу до Франції на заході і до Німеччини на сході (карта 16).



Карта 16. Ареал *Proctodrilus tuberculatus* (Cernosvitov, 1935) (за Csuzdi, Zicsi, 2003)

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до власне ґрунтових дощових черв'яків (ендогейний).

Мешкає та харчується в мінеральному ґрунтовому горизонті. Дефекації відбуваються в ґрунті (95%). Добова продукція копролітів становить 56 мг сухої речовини на 1 г живої ваги тварини (Zicsi, 1974).

Гігроморфа: мезофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мегацентрофоморфа.

Топоморфа: ендегейний.

5.10. Під *Lumbricus Linnaeus, 1758*

Діагноз. Пігментація пурпурово-фіолетова. Хети сильно наближені попарно. Простомуім танілобічний, положення перших дорсальних пор мінливе. Чоловічий статевий отвір на 15-му сегменті часто важко роздивитися. Сперматека відкривається в хетальну лінію *cd*, нефридіальні пори нерегулярно розташовані між хетами *b* та вище хет *cd*. Дві пари сім'яників містяться в сегментах 10 та 11 в субезофагеальній сумці. Три пари сім'яних міхурців у сегментах 9, 11, 12. Вапнякові залози в 10-му сегменті з дивертикулом відкриваються позаду та зверху в травний тракт. Видільна система голонєфридіальна, нефридіальні міхурці J-подібні з назад орієнтованою внутрішньою частиною. Продовжні м'язи перистого типу.

5.10.1. *Lumbricus terrestris Linnaeus, 1758*

Морфологічна характеристика. Довжина 90–300 мм, ширина 6–9 мм. Пігментація в частині тіла перед паском пурпурова, за паском має вигляд темно-червоної середньої смуги. Хвостовий кінець сильно сплющений. Головна лопать танілобічна. Число сегментів 108–180. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 7/8 або 8/9. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* 24–27-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені залозистими полями, що заходять на сусідні сегменти. Пасок з 32 по 37-й сегмент. Пубертатні валики з 33 по 36-й сегмент.

Поширення та біологічні особливості. Космополіт, найчастіше зустрічається в зоні змішаних і широколистяних лісів. У степовій і лісостеповій зонах характерний для азональних біогеоценозів. Більшої щільності (до 50 екз./м²) досягає в ґрунтах антропогенних біоценозів – у скверах, лісопарках, ботанічних садах (Попов, 1999).

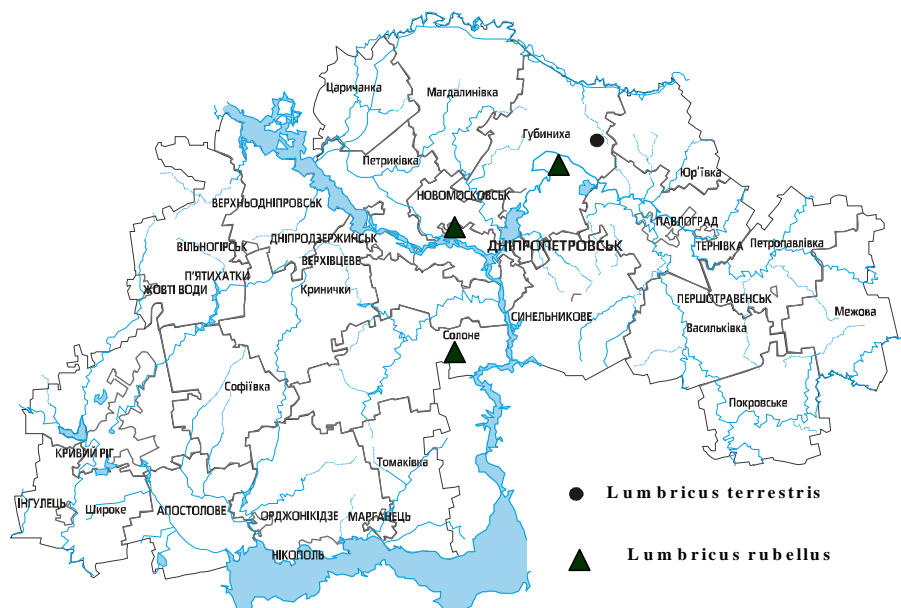
Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Bouche (1971, 1975, 1977) належить до норних ґрунтових дощових черв'яків (норник).

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мезоцентрофоморфа.

Топоморфа: норник, педотурбатор.



Карта 18. Поширення *Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758 та *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843

5.10.2. *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843

Морфологічна характеристика. Довжина 50–150 мм, ширина 4–6 мм. Пігментація пурпурова. Хвостовий кінець сильно сплющений. Головна лопать танілобічна. Число сегментів 108–180. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 7/8, рідше 5/6 або 6/7. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* 9–10-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті без залозистих полів. Пасок з 27 по 32-й сегмент. Пубертатні валики з 28 по 31-й сегмент, але можуть заходити на сусідні сегменти.

Поширення та біологічні особливості. Космополіт. Один із найпоширеніших у підзоні змішаних і широколистяних лісів видів дощових черв'яків. У лісостепу і степу зустрічається в заплавах рік і в лісових ярах.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових ґрунтових дощових черв'яків (епігейний).

Гігоморфа: ультрагігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мезоценотрофоморфа.

Топоморфа: епігейний.

5.10.3. *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826)

Морфологічна характеристика. Довжина 30–85 мм, ширина 3–5 мм. Пігментація пурпурова. Хвостовий кінець сильно сплющений. Головна лопать танілобічна. Число сегментів 55–120. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6 або 6/7. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* 9–10 або 10–11-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті без залозистих полів. Пасок з 28 по 33-й сегмент. Пубертатні валики з 29 по 32-й сегмент.

Поширення та біологічні особливості. Космополіт. Характерний для підзони змішаних і широколистяних лісів.

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових ґрунтових дощових черв'яків (епігейний).

Гігроморфа: ультрагігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мезоцентрофоморфа.

Топоморфа: епігейний.

5.10.4. *Lumbricus baicalensis* Michaelsen, 1900

Морфологічна характеристика. Довжина 40–70 мм, ширина 4–6 мм. Пігментація пурпурова. Хвостовий кінець тіла сплющений. Головна лопать танілобічна. Число сегментів 70–145. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 7/8, рідше 5/6 або 6/7. Щетинки сильно зближені попарно. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті без залозистих полів. Пасок з 28 по 32-й сегмент. Пубертатні валики з 29 по 31-й сегмент.

Поширення та біологічні особливості. Європейський вид. Був відзначений у Вінницькій області, в околиці Києва і південніше Харкова (Перель, 1979). Крім того, виявлений на півночі Сумської області (Попов, 1998). Є мешканцем лісової підстилки і мокрого піщано-мулистого ґрунту берегів лісових боліт. Може зустрічатися в глинистому ґрунті середньої вологості з домішкою наносного мулу (Попов, 1978).

Екологічна характеристика. Відповідно до екологічної класифікації Vouche (1971, 1975, 1977) належить до підстилкових ґрунтових дощових черв'яків (епігейний).

Гігроморфа: гігрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, первинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

Центрофоморфа: мезоцентрофоморфа.

Топоморфа: епігейний.

6

КОНЦЕПЦІЯ ЕКОМОРФ ЯК ОСНОВА УЯВЛЕНЬ ПРО ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ УГРУПОВАНЬ

6.1. Система, організація і розмаїття

Однією з основ нової парадигми екології повинен бути системний підхід, заснований на відомому загальнонауковому положенні, що йде ще від Платона, про неможливість звести властивості цілого до суми властивостей його частин (Баканов, 2000).

Термін “система” вживається надзвичайно широко. Якщо у ньому, як і понятті “організація”, відбивається деяка істотна властивість (або група властивостей) об'єктивного світу, то останнє, будучи досить загальним, знаходить своє відбиття не тільки в понятті системи, а і в інших уявленнях – об'єднання, множина, об'єкт, ціле тощо. Реальний зв'язок конкретних властивостей об'єкта завжди відбивається у зв'язку уявлень, що відбивають ці властивості. Про властивість об'єктивного світу, що відбивається в понятті “система”, можна довідатися при аналізі не тільки самого уявлення “система”, що допускає всілякі тлумачення, а й сімейства споріднених йому уявлень, що є «груповим знімком», більш глибоко й всебічно відбиває невідомі властивості, що нас цікавлять, та частково знайшли своє відбиття й у понятті “система”. Специфіку уявлення “система” можна зрозуміти, якщо застосувати системний підхід до самого цього уявлення, тобто якщо розглядати його в системі споріднених йому уявлень. Аналогічне твердження справедливе й для уявлення «організація» у його відношенні до таких подібних йому уявлень як «об'єкт», «елементи», «зв'язок», «структура», «спосіб зв'язку» (Петрушенко, 1971).

Леонід Аврамійович Петрушенко у своїй роботі «Саморух матерії у світлі кібернетики» (1971) пропонує розглядати систему як складне багаточарове уявлення зі своєю ієрархією. Кожному із включених у нього уявлень відповідає свій рівень абстракції, і кожне з них відбиває більш-менш абстрактно те ж, що відбивається в уявленні системи, однак усі вони більше абстрактні, ніж це уявлення (рис. 15). Виділяються два підходи до характеристики системи.

Підхід № 1 характеризує споріднені системі уявлення й полягає в розгляді цих уявлень із погляду зміни їх визначеності: найбільш конкретний зріз – «система», менш конкретний – «об'єднання», потім ще менш конкретний – «множина», а в основі перебуває найбільш абстрактний зріз – «утворення».

Підхід № 2 характеризує уявлення, споріднені організації, і полягає в розгляданні цих уявлень з боку необхідності існування й змісту: найбільш конкретний

зріз – «структура (організація)», потім менш конкретний – «спосіб зв'язку», ще менш конкретний – «елементи й зв'язки» і найбільш абстрактний – «об'єкт».

Утворення – ідеалізований об'єкт, матеріальний за своїм походженням й абсолютно невизначений. Утворення – це об'єкт, розглянутий безвідносно до елементів і зв'язків, що його утворюють, або об'єкт, що складається з нерозрізнених елементів і зв'язків. Залежно від того, на якому рівні абстракції ми розглядаємо утворення, можна говорити про нього як про множину, об'єднання або систему. Коли ми говоримо про систему, то характеризуємо утворення насамперед із боку одних його властивостей і повністю зневажаємо іншими (такими, які характеризують утворення, наприклад, як об'єднання).

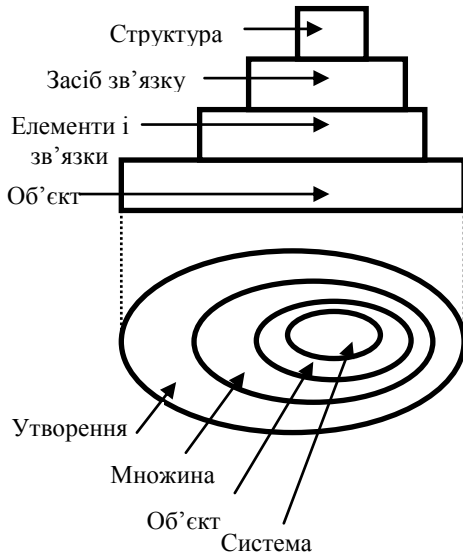


Рис. 15. «Груповий знімок» поняття «система» (Петрушенко, 1971)

Здійнявшись вище на рівень абстракції, ми виявляємо, що утворення виступає вже не як система, а як об'єднання. Завдяки цьому властивості, які характеризують утворення як систему, відступили на другий план перед тими властивостями, які характеризують утворення як об'єднання, хоча й не зникли. Ще шаблоєм вище ми б побачили, що являє собою утворення як множина, а ще вище – утворення виявить себе як утворення. Утворення виступає у формі множини, об'єднання й системи. Аналогічно, множина виступає у формі об'єднання й системи, а об'єднання має в цьому випадку тільки одну форму – систему. Система є найбільш розвиненою і конкретною формою утворення, а в більш абстрактному плані – як особлива форма об'єднання (Петрушенко, 1971).

Множиною є будь-яка мислима сукупність утворень, що володіє певною мірою різноманітням й визначеністю (насамперед кількісною), цілочисловістю та домірністю, відсутніми (або майже відсутніми) в окремого утворення. Множина – це об'єкт, що має елементи й зв'язки. У тій самій множині елементи й зв'язки не змінюються ні в просторі, ні в часі, залишаючись завжди тими самими (Петрушенко, 1971).

Об'єднання – це множина, що за своїм існуванням та змістом обумовлена випадковістю, тобто якою-небудь зовнішньою відносно до цієї множини необхідністю. Зовнішня необхідність може бути причиною виникнення в об'єднання деяких загальних «емерджентних» функцій тимчасового або локального характеру, але обумовлена ними спільність, цілісність і впорядкованість поведінки об'єднання втрачається відразу ж при припиненні дії зовнішньої необхідності. Об'єднання перестає бути об'єднанням тим швидше, ніж більш зовнішньою стосовно нього є ця необхідність. У системі, де діє не стільки зовнішня, скільки внутрішня необхідність, «емерджентні» функції й особливості зберігаються, а іноді навіть підсилюються, після зникнення зовнішньої необхідності. Система більше незалежна від середовища, ніж об'єднання. Об'єднання, на відміну від множини, володіє не тільки якісною, а й кількісною визначеністю, оскільки його елементи, на відміну від елементів множини,

здатні змінюватися в часі. Об'єднання – це об'єкт, чії елементи й зв'язки змінюються в просторі й у часі (Петрушенко, 1971).

Система – це об'єднання, що володіє зовнішньою й внутрішньою необхідністю свого існування та змісту. Частина такого об'єднання як система називаються підсистемами. Їх взаємозв'язок та існування внутрішньо необхідно обумовлені. Це якісно відрізняє підсистеми системи від частин звичайного об'єднання (Петрушенко, 1971).

Існує понад тисяча її визначень (Урманцев, 1978), у найширшому тлумаченні під системою можна розуміти сукупність будь-яким засобом виділених зі світу реальних або уявлених об'єктів, але, оскільки таке формулювання мало продуктивне, на практиці звичайно використовують більш вузькі визначення (Баканов, 2000). Для виділення групи об'єктів у системи необхідна наявність деякої інтегративної властивості, яка підкреслюється в одному з визначень системи «Система S на об'єкті A відносно інтегративної властивості (якості) є сукупністю таких елементів, що перебувають у таких відносинах, які породжують дану інтегративну властивість» (Агошкова, Ахлибининский, 1998).

Система істотно відрізняється не тільки від своїх підсистем, а й від навколишнього середовища. Розбіжність між системою й середовищем не абсолютна, а відносна: середовище, що оточує систему, може розглядатися стосовно неї як інша система.

У. Р. Ешбі (Ешби, 1959) відзначав: «Реальні предмети можуть давати цілу множину однаково прийнятних «систем», які можуть дуже сильно відрізнитися один від іншого за властивостями, що нас цікавлять ...; та відповідь на яке-небудь конкретне запитання може істотно залежати від того, до якої з систем воно ставиться».

Інформацію можна розглядати як результат вибору або добору, що робить система, переходячи в один з можливих станів. Процес вибору заснований на розрізненні (порівнянні) системою своїх можливих станів або, інакше кажучи, складається в реалізації системою одного з її можливих станів шляхом переходу в цей стан. Інформація пов'язана з відбиттям, оскільки без нього система не може здійснити розрізнення (порівняння), а також з різноманіттям, оскільки при однорідності, одноманітності також неможливі розрізнення й порівняння. Здатність сприймати інформацію обумовлена організованістю системи. Кожна система сприймає інформацію в міру своєї організованості. Те, що для одних систем є інформацією, для інших може бути лише енергетичним впливом (Петрушенко, 1971).

Оскільки будь-який матеріальний об'єкт може розглядатися з погляду форми й змісту, внутрішнього й зовнішнього, то розмаїття (одноманітність) відрізняється від розбіжності (подібності) тим, що розмаїття і одноманітність є характеристиками неоднорідності змісту об'єкта, тоді як розбіжність і подібність є характеристиками неоднорідності форми об'єкта. Розмаїття (і одноманітність) характеризує об'єкт ніби «зсередини», а розбіжність (і подібність) – «ззовні» (Петрушенко, 1971).

Варто розмежовувати між собою не тільки розмаїття (одноманітність) і розбіжність (подібність), а й розбіжність (подібність) і розрізнення (порівняння). Розрізнення, як і порівняння, являє собою умову передачі інформації (Петрушенко, 1971).

Кожний елемент системи, у тому числі й біосистеми сам по собі не має властивості розмаїття. Тільки встановлення меж між об'єктами дозволяє зробити перший крок до розмаїття. Межі розділяють різні елементи й створюють розмаїття системи. Сама по собі різнірідність не створює системних властивостей цілого. Різнірідні елементи взаємозалежні й повинні доповнювати один одного.

Компліментарність різнорідних елементів і створює функціонуючу систему (Протасов, 2002).

Екологічні системи належать до омнікаузальних систем, їх структура визначається не елементами, а цілісними властивостями системи, тому цілісне описання такої системи містить інформацію, яку неможливо здобути з як завгодно докладного описання її на рівні елементів (Михайловский, 1984). Неможливість звести властивості цілого до суми властивостей його елементів називають «емерджентністю». Екосистеми належать до класу інтераузальних систем, структура яких не задається ззовні, а визначається внутрішніми властивостями системи. У таких системах структура завжди визначається функцією, а не навпаки (Баканов, 2000). Таким чином, адекватними підходами до вивчення екосистем будуть: стохастичний, а не детерміністський; структурний, а не функціональний; холистичний (інтегратистський), а не редукціоністський. Причому другі члени зазначених пар не заперечуються, а розглядаються як додаткові (Михайловский, 1984).

6.2. Біоценотична робоча схема життєвих форм – біоморф М. П. Акімова

У своїй великій праці «Екоморфологія» (1986) Ю. Г. Алєєв відзначає, що стосовно тварин термін і уявлення життєвої форми вперше вжив ботанік Гамс (Gams, 1918). Він запропонував систему життєвих форм, що охоплювала й рослини, і тварин. Однак його дослідження було ботанічно спрямоване і не одержало достатньої уваги зоологів. Істотний внесок у розвиток ідеї життєвих форм тварин зробили Фридерікс (Friederichs, 1930) і Д. М. Кашкаров (1933, 1938, 1945).

Згідно з Фридеріксом (Friederichs, 1930), до однієї й тієї ж життєвої форми належать ті живі істоти (види, покоління або стадії розвитку), які живуть у подібних місцєперебуваннях і ведуть подібний спосіб життя.

Д. М. Кашкаров (1933) так визначає життєву форму: «Тип тварини, що перебуває в повній гармонії з навколишніми умовами, ми називаємо життєвою формою, позичивши цей термін у ботаніків. У «життєвій формі», як у дзеркалі, відбиваються найголовніші, домінуючі риси місцєперебування. Можна розрізнати, наприклад, тип нирця, тип землерія, тип деревної тварини, що лазить й т. ін.». Д. М. Кашкаров (1938) вважав, що при встановленні екологічних типів або «життєвих форм» необхідно базуватися не на конституальних, філогенетичних ознаках, а на ознаках адаптивних, пристосувальних, між якими й факторами середовища існує певна залежність, гармонія.

І. Х. Шарова (1986) так визначає уявлення життєвої форми: «Морфологічна організація групи організмів на будь-якій фазі їх індивідуального розвитку, незалежно від ступеня їх споріднення, що відбиває характерні риси їх способу життя й виникає під впливом подібних факторів середовища».

У 1948 році М. П. Акімов опублікував свою роботу «Біоценотична робоча система життєвих форм – біоморф», у якій виклав свої уявлення про структуру біоценозу й про біоморфічний підхід до аналізу структури тваринного населення. Він так визначає біоморфу: «В аспекті біоценозу кожний вид рослини або тварини, що входить до його складу, варто розглядати як певну життєву форму, розуміючи під цим терміном той або інший тип пристосування організму до основних факторів середовища його перебування». При виділенні біоморф важливою є характеристика організму з погляду ставлення його до абіотичних і біотичних факторів середовища, а

також відносно місця й ролі його в біоценозі. Застосування системи біоморф дає можливість коротко охарактеризувати кожний вид тварини з боку основного властивого йому місцеперебування й форми пересування, складу їжі й способу її добування й, нарешті, відносно розмірів її тіла, які значною мірою визначають місце, займане видом у ланцюгах і циклі харчування (Акимов, Берестов, 1948).

У системі біоморф тварин виділяються топоморфи, хемоморфи (для гідробіонтів), клімаморфи (для аеробіонтів) і трофоморфи (табл. 2). Серед кожної з груп виділяються порядки. Так, топоморфи поділяються на гідробіонтів і атмобіонтів. Категоризація топоморф I порядку серед аеробіонтів аналогічна ценоморфам О. Л. Бельгарда.

Таблиця 2

Біоценотична робоча система життєвих форм – біоморф М. П. Акімова (1948)

Топоморфи		
Порядки		
I	II	III
<p>А. Гідробіонти:</p> <ul style="list-style-type: none"> – лімнофіли; – потамофіли; – реофіли 	<p>пелагобіонти, бенто-пелагобіонти;</p> <p>бентобіонти: літофіли, псамофіли, пелофіли, макрофітофіли, перифітофіли</p>	<p>ширяючі, плаваючі, плазуючі, напівприкріплені, прикріплені, рийники</p>
<p>Б. Аеробіонти:</p> <ul style="list-style-type: none"> – гелобіонти (побережники, що тяжіють до водойм, гігрофіли); – дрімобіонти (що тяжіють до деревної й чагарникової рослинності); – пойобіонти (мешканці трав'янистих просторів і пустель); – еврибіонти (убіквісти, що живуть у різних біотопах) 	<p>педобіонти (мешканці поверхні ґрунту);</p> <p>стратобіонти (мешканці ґрунтового покриву – мохів, лишайників і мертвої підстилки);</p> <p>філобіонти (мешканці листя, частин рослин, що вегетують, і квіток);</p> <p>кормобіонти (мешканці стовбурів і гілок дерев і чагарників);</p> <p>едафобіонти (живуть у ґрунті)</p>	<p>плаваючі, пірнаючі, бродні, бігаючі, лаязчі, літаючі, рийники, свердлувальники</p>
Хемоморфи (гідробіонти)		
<p>Галоморфи: галофоби, галоксени, галофіли, галобіонти.</p> <p>Сапроморфи: катароби, олігосапроби, мезосапроби, полісапроби.</p> <p>Іономорфи: евриіонні, стеноіонні</p>		

Клімоморфи (аеробіонти)		
Порядки		
I	II	III
<ul style="list-style-type: none"> – пойкилотермні – гомойотермні 	річники (діяльні протягом усього року) сезонники (діяльні частину року)	вегетуючі (діяльні весь вегетаційний період); весняні, літні, осінні

Закінчення таблиці 2

Трофоморфи		
Порядки		
I	II	III
Альгосестофаги	Мацальники, фільтрувальники активні й пасивні, седиментатори	Мікροзої – до 0,1 см Ланки: Безхребетні – I – від 0,1 до 1 см; II – від 1 до 3 см; III – понад 3 см. Хребетні – IV – до 30 см; V – від 30 до 60 см; VI – від 60 до 150 см; VII – понад 150 см.
фітофаги	перифітофаги, макрофітофаги, листоїди, травоїди, деревоїди, коренеїди, плодоїди, насіннієди, медоїди, сокоїди	
зоофаги	мисливці, засідники активні і пасивні, оглядачі, обшарщики	
сапрофаги	копрофаги, некрофаги, мулофаги, геофаги	
еврифаги	обшарщики, оглядачі	
паразити	часові, стаціонарні, періодичні	

Гелобіонти відповідають пратантам і полюдантам, дрімобіонти відповідають сільвантам, пойобіонти – степантам. Виділяється група еврибіонтів. Порядок II топоморф аеробіонтів більшою мірою відповідає терміну «топоморфа» і відбиває місце розташування тварини в горизонтальній структурі біоценозу. Виділяються мешканці поверхні ґрунту – педобіонти й мешканці ґрунтового покриву – підстилки, мохів, лишайників.

У сучасній номенклатурі цим топоморфам серед безхребетних відповідає назва герпетобіонти. Мешканці листя, квіток і частин рослини, що вегетують, віднесені до групи філобіонтів. Мешканці стовбурів і гілок дерев і чагарників називаються кормобіонтами. ґрунтові тварини називаються едафобіонтами (зараз більше поширена назва педобіонти). Важливий акцент відносно просторового фактора в системі М. П. Акімова відіграє засіб пересування. Він виділяє серед аеробіонтів плаваючих, пірнаючих, бродних, бігаючих, лязячих, рийних, літаючих, рийних і свердлувальників.

Топоморфи М. П. Акімова відбивають позиціонування виду тварини в екологічному просторі, представленому ценотичною проекцією, переважанням певного горизонтального ярусу біогеоценозу й засобом пересування.

У Дніпропетровському університеті система життєвих форм тварин М. П. Акімова була продуктивно застосована В. О. Барсовим для аналізу структури населення комах регіону (Барсов, 2001) та О. Л. Пономаренком для вивчення консортивних взаємозв'язків птахів дібровних угруповань (Пономаренко, 1997). Так, О. Л. Пономаренком (1997) встановлено, що деградація дібров під техногенним тиском на рівні угруповань птахів відображається у зменшенні участі спеціалізованих лісових форм у роботі консорцій та в руйнуванні специфічних лісових взаємодій між організмами. Песимальність умов середовища в дібровах відображається в заміні спеціалізованих форм менш спеціалізованими – убіквістами-поліфагами. Поява та зростаюча участь у роботі концентрів видів-узлісників свідчить про тенденції руйнування дібровних біогеоценозів як цілісних систем.

6.3. Екоморфи О. Л. Бельгарда

О. Л. Бельгард (1950) відзначав, що основою аналізу екологічної структури угруповань живих організмів є життєва форма. Під аналізом структури розуміється виявлення взаємозв'язків живих організмів і середовища, а також устанавлення ступеня пристосування окремих частин угруповання до найважливіших елементів біогеоценозу. Пристосування видів до біоценозу в цілому й до кожного зі структурних елементів екотопу окремо (кліматопу, геліотопу, термотопу й т. ін.) називаються екоморфами. Екоморфи відрізняються від життєвих форм; так, під останніми найчастіше прийнято розуміти пристосування, які відбиваються в зовнішньому вигляді рослини чи тварини. Життєві форми не завжди пов'язані зі змінами в морфоанатомічній структурі, що в першу чергу стосується пристосувань до ґрунтової родючості й до термічних умов.

Для встановлення екологічної характеристики видів треба виходити з наступних положень (Бельгард, 1950):

1. Екологічну характеристику видів необхідно встановити в регіональному розрізі.
2. Для співставлення й порівняності різних видів треба їх екологічну характеристику відносити до певної фази розвитку.
3. Необхідно враховувати факультативність і облігатність екологічних властивостей тих або інших видів.

У системі О. Л. Бельгарда підкреслюється відсутність рівноцінності фіто- і зоокомпонентів ценозу, які, поза всяким сумнівом, тісно між собою пов'язані.

Система фітокомпонентів, пов'язаних з екотопом, утворює фітоценоз. Зооценозу в природі не існує, а є тільки певна система зоокомпонентів, що населяють фітоценоз. Біоценозом слід називати фітоценоз із тваринним населенням (Бельгард, 1950). Це положення підкреслює методичну потребу в виділенні зооценозу при дослідженні тваринного населення. Природно, що тварини окремо не існують і перебувають у тісній взаємодії з рослинністю.

Екотоп, що є складним сполученням неорганічних факторів, може бути штучно розділений на кліматоп – ділянки з однаковим комплексом кліматичних факторів – і едатоп, що відзначається однаковими ґрунтовими умовами.

Продовжуючи абстрагування окремих елементів середовища надалі, можна кліматоп розчленувати на геліотоп – ділянки з однаковим світловим режимом і термотоп – ділянки з однаковими термічними умовами. У свою чергу, едатоп, як це пропонує проф. П. С. Погребняк (1941), можна уявити як єдність трофотопу й гігротопу, де під першим прийнято розуміти місцеперебування з однаковою родючістю, а під другим – ділянки з однаковим зволоженням.

У системі екоморф О. Л. Бельгарда демонструються пристосування видів до фітоценозу в цілому. Такі екоморфи можна було б назвати ценоморфами, далі йдуть адаптації до клімату в цілому – клімаморфи, до геліотопу – геліоморфи й до термотопу – термоморфи.

В основі цієї схеми перебувають трофоморфи. Вони відображають пристосування до ґрунтової родючості. Гігроморфи пов'язані з пристосуванням до відповідного гігروتопу.

Серед ценоморф можна розрізнити сільвантів (лісові види), степантів (степові види), пратантів (лугові види), палюдантів (болотні види), галофіти (види, пов'язані із засоленими ґрунтами) і рудеранти (бур'янисті види).

Під клімаморфами можна розуміти раункієрівські життєві форми, які, за словами творця цієї системи (1934 р.), «охоплюють усі адаптації рослини до клімату в найширшому розумінні цього слова». Раункієрівські життєві форми – клімаморфи виділяються більш-менш чітко, і деякі дослідники називають їх основними формами.

Уточнюючи ставлення рослинних видів до світлової обстановки, можна виділити наступні геліоморфи: геліофіти (символ He) – облигатні світлові рослини, сціогеліофіти (ScHe) – факультативні світлові рослини, геліосціофіти (HcSc) – факультативні тіньові рослини, сціофіти (Sc) – облигатні тіньові види.

Серед термоморф можна розрізнити оліготермофіти (символ OT) – холодостійкі рослини тайги й тундри, мезотермофіти (Ms) – помірно-холодостійкі види зони широколистяних лісів, мегатермофіти (Mg) – теплолюбні рослини степів і пустель.

Трофоморфи можуть бути представлені оліготрофами (символ OgTr) – видами, що живуть на бідних ґрунтах, мезотрофами (MsTr) – видами, що живуть на ґрунтах середньої родючості, і, нарешті, мегатрофами (MgTr) – рослинами, що тяжіють до ґрунтів значної ґрунтової родючості; серед трофоморф корисно часом розрізнити нітрофільну групу (символ Nitr), пов'язану із ґрунтами, збагаченими азотом, і ацидофіли (символ Ac), пов'язані з більш кислою реакцією, і кальцефіли, що живуть на ґрунтах, збагачених вапном.

Нарешті, пристосування до умов ґрунтового зволоження – гігроморфи, крім основних типів – ксерофітів (символ Ks), мезофітів (Ms) і гігрофітів (Hgr), можуть бути представлені своєрідними гігроморфами галофітів, які відомі у вигляді ксерогалофітів (символ KsHal), мезогалофітів (MsHal) і гірогалофітів (HgHal).

Екологічний аналіз заплавлених лісів не може задовольнитися з'ясуванням співвідношення зазначених вище гігроморф. Тут необхідно враховувати такий важливий фактор як заплавленість, що здійснює свій вплив на весь комплекс факторів екотопу.

У зв'язку з цим, часом є необхідність розрізнити екоморфи заплавленості.

Досить складним і досить важким у встановленні екоморф є питання, що покласти в основу їх виділення.

О. П. Шенников (1941 р.) розрізняє три способи вирішення цієї проблеми: морфологічний, топографічний і фізіологічний. Морфологічний критерій у встановленні екології виду базується на вивченні морфологічних особливостей, що ілюструють його екологічні особливості.

Топографічний підхід полягає у встановленні екологічних особливостей виду на підставі розподілу рослин, тобто на підставі їх географії й топографії.

Нарешті, фізіологічний принцип виділення екоморф полягає у вивченні фізіологічних розбіжностей між видами.

Встановлюючи екоморфу певного виду на основі його топографії, ми шукаємо підтвердження правильності вирішення цього питання в його морфологічних ознаках.

Гігроморфи й трофоморфи для екологічного аналізу відіграють керівну роль (Бельгард, 1950).

З огляду на наявність видів із широкою й вузькою екологічною амплітудою, можна говорити про облігатність і факультативність тих або інших екоморф. Нерідкісні випадки, коли екологічна факультативність якого-небудь виду існує доти, поки критична обробка не розчленовує його на більш дрібні види, кожний з яких характеризується певною стенотопністю.

6.4. Життєва форма та тваринне населення

Для аналізу тваринного населення використовуються різні підходи, при яких увага приділяється різним аспектам: географічному, ценотичному, екологоморфологічному тощо.

Д. М. Кашкаров (1933) справедливо вважав, що не видовий склад, а переважання й співвідношення тих або інших життєвих форм характеризують угруповання.

У кожній зоні можна виділити групу видів, найбільш характерну для зональних угруповань (тундрові, степові, лісові, тайгові, неморальні й т. ін.). Ці категорії в адаптивному відношенні аналогічні таким як «луговий», «болотний», «псамофільно-прибережний», які відбивають зв'язок із незональними місцеперебуваннями. Очевидно, всі ці уявлення слід розглядати в системах життєвих форм і адаптивних типів наземних тварин (Чернов, 1975).

Видовий принцип широко застосовується в дослідженнях структури угруповань, тоді як такий підхід явно однобічний (Чернов, 1971). Іноді однотипні угруповання можуть не мати загальних видів, а різнотипні – дають високі значення індексів видової подібності. Широко відоме явище екологічного вікаріату (заміщення). Самі по собі факти домінування виду в різних угрупованнях свідчать лише про ступінь його еврибіонтності, але мало інформативні щодо встановлення особливостей угруповань, так само як зміна домінуючих видів не може бути приводом для зміни статусу розглянутого угруповання без вирішення питання про те, які конкретно зміни в структурі тваринного населення й угруповань у цілому впливають на ці зміни (Баканов, 2000).

Життєва форма – це тип зовнішньої морфології, що відбиває найважливіші моменти способу життя, ставлення виду до середовища. До характеристики життєвої форми тварин насамперед повинні включатися особливості руху, засоби добування їжі, ставлення до субстрату, форма тіла й т. ін. (Чернов, 1975).

Оцінка середовищевірної діяльності різних груп тварин потребує використання принципів порівняльної морфології тварин не тільки в інтервалі класичного філогенетичного аналізу, а й для характеристики адаптивних особливостей організмів, насамперед тих, які мають важливе середовищевірне значення (Стебаєв, Колпаков, 2003).

Фенетична класифікація тварин, головний принцип якої – подібність, існує поряд із систематикою, але має зовсім інші, ніж систематика, цілі. Така класифікація є екологічною, тому що вона ґрунтується на виявленні конвергентної адаптивної близькості, що відбиває відносини організмів із середовищем. Принципова розбіжність між систематикою й екологічною класифікацією полягає в тому, що перша має єдиний критерій на всіх щаблях таксономії (філогенез), тоді як у іншій його немає (Чернов, 1975). У роботі І. В. Стебаєва й В. Е. Колпакова (2003) запропонована система екоморф (життєвих форм) ґрунтових личинок комах, в основі якої лежить фенетичний принцип. Ґрунтові личинки поділяються за двома ординатами морфоадаптаційних ознак: 1) «типи конфігурації личинок», тобто співвідношення ширини й довжини тіла, що мають

безпосереднє відношення до використання шпаруватості ґрунтів, і 2) кутикулізація й пігментація покривів, які пов'язані з механічними властивостями ґрунтового середовища в цілому й пересуванням личинок на різній глибині ґрунтового профілю. Варто відзначити, що ці ординати можуть бути використані не тільки для ґрунтових личинок, а й для інших груп ґрунтових тварин.

Конвергентна подібність, яка лежить в основі уявлень про життєві форми, пристосувальні типи й т. ін., незалежна й не може бути порівняна за різними ознаками. Так, вищий ранг таксонів за характером трофічних відносин не обов'язково повинен відповідати вищому рівню таксонів за типом пересування або за відношенням до субстрату. Ю. І. Чернов (1975) вважає, що єдина екологічна система організмів неможлива, хоча деякі автори й відстоюють її доцільність. Класифікаційні схеми за різними критеріями незалежні. Прикладом можуть слугувати трофічна класифікація організмів, система вертикально-ярусних життєвих форм (Арнольди, 1937; Gisin, 1943; Бей-Біенко, 1950; Стебаєв, 1970 та ін.).

Життєві форми – уявлення не таксономічне, в основі їх виділення полягають зовсім інші принципи, не філогенетичні, а адаптивні. Тому виділення життєвих форм можна й треба робити не в інтервалі систематичного таксона, а в інтервалі екологічної цілісності (Березина, Мордкович, 2000).

Категорії, що відображають адаптації до зонально-кліматичних умов, повинні бути складовими частинами спеціальних класифікаційних рядів, не залежних від інших систем життєвих форм і морфоекологічних типів. Ю. І. Чернов (1975) відзначає, що в таких уявленнях як «степовий», «пустельний», є подвійний зміст (дуалізм): з одного боку, характеристика виду з погляду хорології (зв'язок із певним типом рослинного покриву й ґрунтів), а з іншого – еколого-фізіологічні особливості, пов'язані з перебуванням у даній кліматичній обстановці, які часто не демонструють паралелізму з біотопічними зв'язками. За термінологією О. Л. Бельгарда (1971), приналежність живих організмів до категорії «степових», «пустельних», «лісових» тощо визначає ценоморфу цих організмів. Крім ценоморф виділяються інші групи екоморф – трофоморфи (для рослин), геліоморфи, гігроморфи, галоморфи. Ці екоморфи також мають дуалістичний характер – вони несуть хорологічне навантаження (просторовий збіг з відповідними екологічними умовами) і відбивають адаптивні особливості живих організмів до відповідних факторів середовища. Тому далеко не завжди представники однієї екоморфи можуть мати подібні морфологічні особливості. Для встановлення приналежності до відповідної екоморфи частіше може бути застосоване вивчення розподілу живих організмів в екологічному континуумі.

Така екологічна група як трофоморфа тварин (трофічна група) не має хорологічної складової і за своєю природою є морфоадаптивною властивістю тварини. Трофоморфа тварини легко може бути встановлена за морфологічними ознаками ротового апарату та травного тракту (Стриганова, 1980).

Звичайно такі форми, як лісовий вид (з більш дрібними підрозділами – деревинний, лісовий наземний тощо), вважають окремим випадком пристосування до конкретних умов життя, але аж ніяк не до клімату лісових зон взагалі. З погляду фауногенезу типовий лісовий вид міг би сформуватися й поза системою лісових зон (Чернов, 1975). Цей принцип формування екоморф має важливий наслідок – приналежність організму до екоморфи визначається не тільки характером історичного розвитку виду, таксона й сукупності таксонів на певній території (фауногенезом), а й сучасною екологічною обстановкою, і є результатом напружених екологічних взаємодій. Тому екоморфи й спектри екоморф мають істотне інформаційне наповнення для описання екологічних процесів в екосистемі.

Багато дослідників відзначали недостатність розбивки живих компонентів екосистеми тільки за таксономічною ознакою. Концепція угруповань повинна включати деяке число розбивок, що відповідає принципам організації будь-якого угруповання, а не систематичної приналежності організмів (Бергман, Виленкин, 1975). Морфологічному різноманіттю протистойть єдність основних функцій живих істот. Тому виявляється можливим за взаємодіючі між собою елементи екосистем приймати не популяції особин певного виду, а об'єднані деякою функціональною подібністю сукупності особин, що належать до видів різного систематичного положення (Винберг, 1967).

В екології використовується безліч способів для визначення функціональних груп, і ця практика має довгу історію (Raunkiaer, 1934). Функціональна група визначається як сукупність видів, що або демонструє подібну відповідь на зміни навколишнього середовища, або впливає на екосистемні процеси. Крім того, функціональна група може бути ідентифікована як кластер у просторі ознак, який виділений засобами багатовимірної статистики, без апіорної класифікації стосовно реакції на навколишнє середовище або за впливом на екосистемні процеси (так звані емерджентні групи). Неподільними одиницями біогеоценозу можуть бути групи організмів, що виконують "геохімічну роботу" як єдине ціле (Гладышев, 1990). Такі групи позначають терміном "екон" (Heatwole, 1989). Екон можна розглядати як елементарну екологічну одиницю, що включає групу організмів, які використовують ті самі ресурси однаково, відіграють подібну роль в екосистемі, тобто займають близькі екологічні ніші, або ніші, що сильно перекриваються. Зазначений термін близький до уявлення "екобіоморфи" (Алеев, 1986), але більш диференційований (Баканов, 2000).

Терміни «функціональна група» і «функціональний тип» часто використовуються як синоніми. Інші близькі терміни – «гільдія» і «екологічна група» мають тісне відношення до концепції екологічної ніші (Simberloff, Dayan, 1991). Під функціональним різноманіттям розуміється множина і кількісний прояв ознак організмів, які впливають на екосистемні властивості (Tilman, 2001). Функціональне розмаїття може бути представлене різними засобами. Це може бути число й відносна кількість функціональних груп (Tilman et al., 1997; Hooper, 1998), «множина взаємодій з екологічними процесами», середня розбіжність між видами за функціонально важливими ознаками (Walker et al., 1999).

Таким чином, функціональна група – уявлення, власне кажучи, тотожне поняттю екоморфа.

Зональні розбіжності тваринного світу за складом пристосувальних типів і життєвих форм мають кількісний характер, тобто в першу чергу зводяться до ступеня представленості (число видів) і відносної ролі в угрупованні (чисельність) тих або інших морфоекологічних груп. Кожній зоні притаманний спектр пристосувальних особливостей і життєвих форм із характерними кількісними співвідношеннями (Чернов, 1975).

Із самого початку розвитку синекології вчені в різних країнах використовували різні найменування тваринних компонентів угруповань: тварини формації (Stuxberg, 1885), animal community (Shelford, 1913), presociety і presocieties (Shelford, Towler, 1926; Smith, 1928), Lebensgemeinschaften der Tiere європейських авторів, «зоокомпоненти», «зоота», «зооценоз» тощо (цит. за Чернов, 1975). Останній термін, а також аналогічні йому («орнітоценоз», «ентомоценоз» тощо) широко використовуються у вітчизняній літературі. Однак вони неодноразово зазнавали критики (Кашкаров, 1944). На думку багатьох авторів, ценозом раціонально називати комплекси організмів, поєднаних насамперед трофічними й іншими біоценотичними зв'язками, мінімальними між особинами однієї систематичної групи. Безумовно, семантичне вживання слова

«зооценоз» не суперечить тому широкому змісту, що часто вкладається в терміни «біоценоз» і «фітоценоз», однак у кожному разі цей вираз невдалий, тому що дає привід для суперечливих тлумачень (Чернов, 1975).

Починаючи з 1920-х років став використовуватися термін «тваринне населення», вільний від недоліків, згаданих вище (Чернов, 1975). Основний його зміст уперше обґрунтував В. А. Догель (1924), що намітив принципи структурного аналізу тваринного населення.

Ю. І. Чернов (1975) виділяє три аспекти вивчення структури тваринного населення: 1) власне морфологічний – ярусно-синузіальне диференціювання, співвідношення екологічних форм (у тому числі трофічний склад), розмірні градації, особливості диференціювання компонентів, характеру доміантності, розмаїття, повночленності, фауністичної насиченості й т. ін.; 2) хорологічний – розподіл угруповань тваринного населення й зміна їх структури вздовж профілю ландшафту, мікробіотопічна й загальна ландшафтна структура тваринного населення, складність, контрастність, мозаїчність, комплексність тощо; 3) сукцесійно-динамічний – циклічні (добові, сезонні, багаторічні) і необоротні поступальні динамічні процеси, через які неминуче переломлюються всі інші особливості структури. Зазначені аспекти відображають тваринне населення в різних розмірностях фізичного просторово-часового континууму. Його необхідно доповнити проекцією в розмірностях екологічного простору. Тваринне населення включене як підсистема до складу системи більш високого рівня – біогеоценозу, тому продуктивним уявляється розглянути організацію тварини в типологічних ординатах біогеоценозу (Чернов, 1975).

6.5. Матричний підхід для описання розмаїття

У своїй роботі В. К. Шитиков і Г. С. Розенберг (2005) задаються питанням: «Що доступно безпосередньому спостерігачеві екосистемі? Виявляється, що не сама екосистема, а тільки таблиця вимірів, пов'язана з датами і місцями відбору проб». Згідно з математичними традиціями кожному рядку такої таблиці відповідає певний об'єкт або явище досліджуваної системи, а в стовпцях таблиці розміщуються значення або мітки ознак (табл. 3).

Таблиця описання екологічних даних є екологічною матрицею. Розбіжність у термінах не суттєва, але застосування матричної ідеології дозволяє поширити ідеї матричної математики на описання екологічного розмаїття, що дозволяє значно розширити можливості.

Відповідно до завдань дослідження й тих облікових одиниць, які використовуються для оцінки біорізноманіття, рядки й стовпці екологічної матриці можуть мати різний зміст.

Об'єктом-носієм *фенетичного (генетичного)* розмаїття є особина (екземпляр) із властивою їй множиною елементарних ознак (Шитиков, Розенберг, 2005).

У рядках екологічної матриці може розміщатися множина R особин організмів певної філогенетичної групи, які виділені й описані в досліджуваному місцеперебуванні. Коло параметрів S , що враховують при побудові багатовимірного простору й представлені стовпцями таблиці, може бути необмежено широким і включати довільні фенотипічні ознаки, вікові показники, особливості морфології особин, послідовності ДНК, RAPD-відбитки, дані про гібридизацію ДНК і про її вторинну структуру, частоти алелів тощо (Шитиков, Розенберг, 2005; Barker, 2002).

На підставі подібної матриці може бути отримана матриця мір подібності видів угруповань (кладограма), на основі обчислення якої можна одержати філогенетичне розмаїття угруповань (Faith, 1992). Так, філогенетичне розмаїття угруповань

деревинних птахів Нової Зеландії, обчислене на підставі даних про гібридизацію ДНК, позитивно лінійно пов'язане з видовим багатством угруповань. Але, як зауважують автори дослідження, філогенетичне розмаїття несе додаткову інформацію про розмаїття угруповань. Так, незважаючи на позитивну кореляцію з видовим багатством, в угрупованнях із приблизно рівним числом видів філогенетичне розмаїття може істотно розрізнятися (Barker, 2002).

Була проведена робота з морфоекологічної класифікації 78 видів навколводних жуків Євразії, для чого матриця з 16 морфологічних характеристик була оброблена засобами факторного аналізу (Березина, Мордкович, 2000). Це дозволило авторам виділити тенденції мінливості морфологічних ознак жуків, які не залежать від таксономічної приналежності (на рівні родин). Важливими аспектами мінливості є лінійні розміри тварин, а також ознаки, які відповідають за ступінь контакту із субстратом, рівень мобільності й спосіб пересування (Березина, Мордкович, 2000).

У просторі ознак S фенотипічна мінливість місцеперебування відображається хмарою точок, кожна з яких відповідає одній особині або групі екземплярів із загальною характеристикою, як це звичайно буває в систематичних описаннях видів. Тоді мірою біологічного розмаїття місцеперебування на рівні особини може служити сума всіх таксономічних відстаней між точками. Найпростіший засіб вимірювання відстані – евклідова дистанція. Якщо в матриці ознак використовуються тільки величини 0 і 1, то евклідова дистанція трансформується в міру Хеммінга – число ознак, що розрізняють відповідні об'єкти або групи екземплярів. Для r особин найпростіша міра фенорозмаїття – сума чисел ознак, які відрізняються, для $r(r - 1)/2$ попарних порівнянь екземплярів (груп) (Шитиков, Розенберг, 2005).

Таблиця 3

Типовий спосіб описання екологічних даних для подальшої характеристики екологічного розмаїття – екологічна матриця (за Шитиков, Розенберг, 2005)

Об'єкти	Дати вимірів	Ознака 1	Ознака 2	Ознака 3	...	Ознака $s - 1$	Ознака s
Об'єкт 1	Дата 1				...		
Об'єкт 1	Дата 2				...		
Об'єкт 2	Дата 3				...		
...	
Об'єкт r	Дата k				...		

С. П. Ареф'євим (2000, 2003) за матеріалами Західного Сибіру розроблена екологічна матриця угруповань деревинних грибів, покладена ним в основу методики кількісної мікоіндикації стану лісу. Матриця ординує види в системі ценотвірних факторів, дозволяє привласнювати їм характеристики, необхідні для розрахунку параметрів стану лісу зі співвідношень базальних і маргінальних видів грибного угруповання, а також судити про параметри лісу за кількісним розподілом видів у частинах матриці (Ареф'єв, 2000, 2003).

Принципово іншого характеру набуває екологічна матриця при оцінці *видового* розмаїття. Для деякого місцеперебування у фіксований момент часу можна зафіксувати наявність лічимої множини P особин, кожна з яких за певним правилом можна віднести

до одного з S таксонів (груп, класів), причому всі особини усередині одного таксона вважаються зовсім ідентичними. Дані про кожне спостереження записуються послідовно в рядки екологічної матриці, стовпцями якої є мітки таксонів (видів), а тіло таблиці становлять показники таксономічної чисельності p_{ij} (наприклад, чисельність особин кожного виду). У найпростішому випадку видове розмаїття розраховується окремо для кожного рядка, причому єдина інформація, використовувана для оцінки такого просторово-часового зрізу, полягає в тому, наскільки велика потужність множини P і як його елементи розподіляються по S таксонах. Таким чином, який би не був алгоритм розрахунку видового розмаїття, обґрунтованість отриманої оцінки прямо залежить від обґрунтованості вибору системи угруповання (Шитиков, Розенберг, 2005).

Екологічне угруповання феноменологічно розглядають як *таксоценоз*, тобто як «систему різноманітно взаємодіючих диференційованих за нішами популяцій» (Уиттекер, 1980). Передбачається природна структурованість виділеної множини екземплярів, що задає певні рамки його розбивки на групи. Таке групування організмів можна виконати як за *філетичним* (групування за спорідненістю), так за і *типологічним* принципом (Шитиков, Розенберг, 2005).

Філетична систематика може підрозділятися на ієрархічні рівні із серією підрівнів: підвид, вид, рід, родина й т. д., аж до царства. Дані про таксономічну ієрархію угруповань можуть бути використані для побудови матриці мір таксономічної подібності, за якою може бути розраховане таксономічне розмаїття угруповань (Загороднюк

та ін., 1995; Ємельянов, 1999; Warwick, Clarke, 1995; 1998; Clarke, Warwick, 1998; 1999).

Нефілетичні або типологічні групування здійснюються за тими або іншими категоріями ознак, не пов'язаних зі спорідненням. Прикладом можуть служити життєві форми, стратегії життя, ценотипи, типи метаболізму, суцесійний статус видів (тобто місце в суцесійних рядах або системах) і т. д. (Шитиков, Розенберг, 2005). Структура життєвих форм рослинних угруповань за Раункієром може бути представлена кількісно у вигляді індексу, що, власне кажучи, є однією з мір екологічного розмаїття (Roy et al., 2004).

Структури філетичної й типологічної розбивок доповнюють одна одну. Запропоновано розглядати множину описань угруповань за допомогою індексів розмаїття середовища, індексу життєвих форм, індексу Шеннона–Вінера, індексу таксономічного розмаїття й функціонального індексу як *вектор розмаїття екосистеми* (Roy et al., 2004). Ця ідея дуже продуктивна. Вектор розмаїття екосистеми бере до уваги той факт, що немає єдиного найбільш інформативного індексу для описання феномена екологічного розмаїття. В екологічному розмаїтті існує множина аспектів, для характеристики яких необхідна множина параметрів, що формують вектор. Елементи вектора не є інформаційними дублікатами, які несуть дуже близьке з екологічної точки зору інформаційне навантаження, як, наприклад, індекси Шеннона й Сімпсона. За результатами ряду досліджень між цими індексами існує високий позитивний кореляційний зв'язок. Тому застосування крім одного з індексів видового розмаїття (наприклад, Шеннона) додатково інших індексів видового розмаїття (наприклад, Сімпсона й (або) Бергера–Паркера та ін.) не призводить до істотного зростання кількості інформації про різноманіття. Зростання інформації від застосування додаткових індексів видового розмаїття залежить від форми мультифрактального спектра угруповань (Иудин, Гелашвили, 2002; Иудин та ін., 2003).

До складу вектора розмаїття екосистеми належать індекси, які відбивають різні сторони розмаїття (Roy et al., 2004). Але без формальної процедури встановлення взаємозв'язку між елементами вектора це положення є інтуїтивним. Самі аспекти екологічного розмаїття не встановлені й у роботі (Roy et al., 2004) немає процедури їх виявлення.

Описання таксономічного розмаїття (філума або біоти деякої території) складається зі звичайно довгих систематичних списків, як правило, доповнюється характеристикою кожного таксона з комплексу типологічних ознак. Сполученість таксономічного й типологічного описів лягає в основу організації баз і банків типологічної інформації про організми. Однак інформація про будь-який тип розмаїття надходить все-таки через види як фундаментальні одиниці біорізноманіття (Шитиков, Розенберг, 2005).

При побудові таксоценозів у переважній більшості випадків використовується філетичне групування за видами, тобто число таксонів S еквівалентне числу видів, що зустрілися в місцеперебуванні. Це не догма, а лише стала практика, і цілком привабливою альтернативою є оцінка розмаїття, скажемо, за типом харчування (Шитиков, Розенберг, 2005).

Під екологічною матрицею часто розуміється екологічне оточення, у межах якого відбувається який-небудь процес. Так, у роботі R. A. Relyea, K. L. Yurewicz (2002) відмічено, що рівень взаємодії між хижаком та жертвою залежить від екологічної матриці, в якій відбувається хижацтво.

7 ГІГРОМОРФИ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ ТА ҐРУНТОВИХ ТВАРИН І ЇХ ДІАГНОСТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ДЛЯ ВСТАНОВЛЕННЯ ГІГРОТОПІВ

7.1. Гігротопи та їх роль у типології лісів степової зони

**«Гігроморфи і трофоморфи для екологічного аналізу
відіграють керівну роль».**

О. Л. Бельгард,
Лісова рослинність південного
сходу УРСР, 1950.

Водний режим ґрунтів є найважливішим екологічним фактором, що визначає особливості життєдіяльності ґрунтових організмів і властивості угруповань ґрунтових тварин. Ґрунтові тварини мають ряд специфічних пристосувань до особливостей водного режиму ґрунту. Ці особливості ґрунтових тварин мають проміжне положення між адаптаціями водних і наземних тварин, що показано в роботах М. С. Гілярова (1949). Ґрунтова вологість визначає розподіл ґрунтових тварин. Дефіцит вологи є обмежливим фактором, тому що багато ґрунтових тварин не мають захисних структур проти випарювання й дуже швидко висихають у посушливих умовах. Надлишок вологи також негативно впливає на педобіонтів. Дощові черв'яки й енхітреїди здатні жити протягом декількох місяців зануреними під воду доти, поки в ній є розчинений кисень (Roots, 1956). Деякі види дощових черв'яків здатні виживати під водою за допомогою анаеробного метаболізму протягом двох днів в умовах аноксії (Zebe, Heiden, 1983).

З погляду стаціонального розподілу тварин їх можна віднести до певних екологічних груп – гігроморф. Гігроморфи ґрунтових тварин виділяються за ознакою тісного зв'язку в просторовому розподілі з певними гігротопами. Гігротоп є категорією, що бере участь у виділенні типів наземних біогеоценозів і найчастіше застосовується в типології лісової рослинності.

Олександр Люціанович Бельгард (1971) вказує, що в основу запропонованої ним типологічної схеми покладений тип лісу, що являє собою єдність трофо- і гігротопу й пов'язаний з фактором заплавноїсті. Далі наведене визначення: «Тип лісу – уявлення досить широкого обсягу, що охоплює всі ділянки рослинності, об'єднані екологічною спільністю едафотопу, і характеризується загальним набором подібних трофо- і гігроморф. Отже, у той самий тип лісу можна включити корінні й похідні ценози, що формуються на місцеперебуваннях, більш-менш рівноцінних з екологічної точки зору.

Ця рівноцінність у першу чергу визначається умовами зволоження й ґрунтової родючості. ... тип лісу визначається приналежністю до того або іншого трофо- і гігротопу; крім того, враховується ще заплавність даного місцеперебування».

При виділенні гігротопів і трофотопів насамперед спираються на фітоіндикаційну інформацію: «У визначенні властивостей екотопу провідне місце належить рослинності, яка найповніше відбиває всю багатогранність життєвої обстановки. ... Порівнюючи індикаторну значимість деревинних і трав'янистих рослин на основі численних екологічних аналізів, можна зробити такі висновки, що трави, мохи й лишайники в першу чергу реагують на зміну умов зволоження; певне сполучення деревинних організмів найчастіше визначає якість того або іншого трофотопу» (Бельгард, 1971).

7.2. Концепція гігроморф О. Л. Бельгарда: взаємозв'язок організму і умов зволоження

Гігротоп як одна з характеристик едафотопу може бути встановлений за допомогою фітоіндикації. Види ґрунтових тварин віддають перевагу угрупованням в інтервалі певного ряду гігротопів й уникають угруповань в інтервалі інших гігротопів. Сукупність адаптацій, які є у видів, що надають переваги певному гігротопу, може бути різною. Ці адаптації можуть бути морфологічними, екологічними, біохімічними, фізіологічними й т. ін. (Гиляров, 1949; 1970). Але, подібно тому, як рослини групуються в екологічні групи за ознакою надання переваги певному гігротопу – гігроморфи, серед тварин також можуть виділятися гігроморфи. Гігроморфу варто розглядати як синекологічну категорію на противагу такій аутекологічній категорії, як морфоекологічний тип адаптацій до умов зволоження. Тому для встановлення приналежності виду ґрунтових тварин до конкретної гігроморфи необхідно враховувати два аспекти: аутекологічний – розподіл виду уздовж ординати зволоження й синекологічний – відносна участь виду в угрупованні в інтервалі певного гігротопу. На основі цих принципів нами запропонований наступний алгоритм визначення приналежності видів ґрунтових тварин до конкретних гігроморф. Цей алгоритм може бути застосований до інших груп живих організмів. Природно, що отримані результати екологічної класифікації справедливі для угруповань у межах дослідженого регіону.

За результатами ґрунтово-зоологічних досліджень зональних, азональних та інтразональних угруповань у межах степової зони в підзоні різнотравно-типчакково-ковилових степів нами встановлено розподіл 471 виду ґрунтових тварин в угрупованнях, які належать до різних градацій зволоження.

Характеристика градацій зволоження наведена за О. Л. Бельгардом (1971).

Сухі (ксерофільні 0–1) місцеперебування, до яких належать вершини піщаних дюнних горбкуватостей, змиті ґрунти так званих лобів у балках і плакорні дренавані едафотопи чорноземного степу. Ґрунтові води тут містяться дуже глибоко, тому єдиним джерелом вологи є атмосферні опади, які лише на короткий час здатні змочити верхні горизонти ґрунту, які звичайно пересихають. З деревинних рослин, які належать до едифікаторів ценозів і мешкають у подібних гігротобах, можна вказати на такий факультативний ксерофіт як сосна (на пісках). Чагарники представлені більш різноманітно і складаються з таких степових видів як чагарникова дереза, городчата й звіробоелиста таволга, степовий мигдаль, рокитники (різні види), шипшини (різні види) тощо. У трав'янистому покриві – лишайники і власне ксерофільні елементи трав'янистої степової флори, як, наприклад, ковили, типчаки, келерія, чебреці тощо; на крейдових і

вапняних оголеннях в аналогічних гіротопах є в наявності ясно виражене ядро ксерофітів-кальцефілів (ефедра двоколоскова, гвоздика карбонатна, рута пахуча тощо).

Сухуваті (мезоксерофільні 1) місцеперебування відрізняються від попередньої категорії гіротопів трохи меншою сухістю, що надає можливість поселятися тут, крім еуксерофітів, мезоксерофітам, а також ксеромезо- і навіть мезофітам. У деревостані, крім сосни, спостерігається присутність дуба, береста і навіть ясена. Серед чагарників у відповідних умовах виростають шельюга, терен, степова вишня, жостір проносний, глоди, барбарис та ін. У трав'янистому покриві ми зустрічаємо так зване сухувате степове різнотрав'я, що складається з великого числа ксерофільних видів, куди вкраплені такі мезоксерофіти як тимофіївка степова.

Свіжуваті (ксеромезофільні 1–2) місцеперебування перебувають у кращих умовах зволоження, ніж попередні гіротопи. У посушливі роки, в умовах степового клімату, досить помітно відчувається брак вологи. На ксеромезофільних гіротопах у складі деревинно-чагарникових ценозів спостерігається значна кількість видів. Крім сосни, тут можна зустріти більшість листяних порід, що входять до складу степових лісів.

У трав'янистому ярусі переважають ксеромезофіти – кунічник наземний, хвилівник, грястиця збірна, осока опушена, буквиця лікарська, а серед чагарникових ценозів ксеромезофільного типу спостерігається наявність степового різнотрав'я, що складається із ксеромезофітів з домішкою мезофітів, мезоксерофітів і рідко ксерофітів.

Свіжі (мезофільні 2) місцеперебування, у яких зволоження наближається до оптимального. Дефіцит вологи відчувається у винятково посушливі роки. Деревинно-чагарниковий ярус складається з тих же видів, що й типи попереднього гіротопу. Для трав'янистого покриву характерна перевага мезофітів: бромус безостий, розхідник звичайний, зірочник лісовий, орляк, м'ятлик лісовий. Сюди нерідко проникають у відповідних едафотоплах представники гігромезофільного дібровного широкотрав'я (копитняк, медунка неясна, конвалія тощо.); серед чагарникових ценозів формується мезофільне (свіже) лучно-степове різнотрав'я (звіробій звичайний, перлівка висока, перстач прямий, бромус, хатьма, гранатник сибірський тощо.). Мезофільний моховий покрив зустрічається в борах, де він представлений такими зеленими мохами як *Dicranum*, *Pleurozium* тощо.

Вологуваті (гігромезофільні 2–3) місцеперебування характеризуються найсприятливішими умовами зволоження протягом усього сезону вегетації. Такі гіротопи в інтервалі даного ряду гігрогенного заміщення дають деревостан максимальної продуктивності. Гігромезофільні гіротопи сприяють формуванню лісів, що включають деревинно-чагарникові види, властиві гіротопу 2. Степові чагарникові ценози (F) у подібних позиціях майже не зустрічаються. Трав'янистий покрив складається з переважного ядра гігромезофітів: осоки ранньої, конвалії, а для дібров (D) слід зазначити синузю так званого «дібровного широкотрав'я», що складається з гігромезофільних лісових видів: купини багатоквіткової, медунки неясної, фіалки дивної, копитняку, дзвіночка кропиволистого та ін.

Вологі (мезогірофільні 3) місцеперебування за режимом зволоження нагадують попередній гіротоп. Правда, у дощові роки та у роки із сильними повеннями (для заплавлених лісів) спостерігаються ознаки перенасичення вологою. Деревостан загалом складається з порід, якими характеризуються ценози вологуватих місцеперебувань. У тривалозаплавлених лісах важливо відзначити появу верби, тополі білої та сіролозу. У борах часто зустрічається береза пухната та осика. У чагарниково-трав'янистому покриві переважають такі мезогірофіти як ожина, молінія, яглиця, чистець лісовий та ін.

Сирі (гігрофільні 4) місцеперебування належать до гігротопу з надлишковим зволоженням. У деревинному і чагарниковому ярусах особливого поширення досягають гігрофільні види: верба біла, вільха чорна, лози, що досягають кращих бонітетів. Такі породи як в'яз, сосна, береза у цих умовах відрізняються зниженням бонітету. Для трав'янистого ярусу характерна наявність гігрофітів – так званого сирого великотрав'я, нерідко також іменованого плавневим різнотрав'ям. До складу таких синузій можуть належати наступні види: живокіст лікарський, чистець болотний, вербозілля звичайне, вероніка довголиста, молочай болотяний, вовконіг, алтейний корінь та ін. У борах характерне панування куничника ланцетолистого.

Гігротоп 5 характеризують мокрі (ультрагігрофільні) місцеперебування, де спостерігаються ознаки заболочування. За таких, порівняно жорстких, умов життя з деревинних порід залишаються гігрофіти – верба, вільха чорна, лози, причому і вони нерідко зазнають пригнічення. Сосна на торф'яних болотах поступається березі; при цьому остання під впливом надлишкового зволоження значно знижує свій бонітет. У трав'янистому ярусі – так зване болотне різнотрав'я, до складу якого входять ультрагігрофіти: очерет, осока витончена, частухи, омег, сусак, сфагнові мохи тощо.

7.3. Міра гігрофільності й гігроморфи ґрунтових тварин

7.3.1. Визначення та алгоритм обчислення міри гігрофільності ґрунтових тварин

Концепція індикаторних значень була розроблена для анелід на основі інформації про преференції й потреби видів (Graefe, 1993). Ця концепція ідеологічно пов'язана із системою індикаторних значень рослин (Ellenberg et al., 1992). Система складається з індикаторних значень анелід для вологості, ґрунтової кислотності та солоності. Поряд з типом стратегії виду і життєвою формою, індикаторні значення можуть описувати екологічне поведіння виду (Graefe, Schmelz, 1999). Для визначення індикаторних значень виходять із припущення, що фізичні фактори середовища мають провідне значення для ґрунтових тварин, при цьому те, як враховується взаємодія факторів, зовсім не ясно. Роль взаємозв'язку тварин також не ясна, виходячи з концепції індикаторних значень. Тому ми пропонуємо концепцію *міри гігрофільності* (а далі – *трофоценоморфічності*) виду.

Упорядковане розташування гігротопів від сухих до ультрагігрофільних визначає напрямок континууму умов зволоження едафотопу. Із практичних і методичних точок зору континуум розбитий на градації зволоження. Для ідентифікації градацій зволоження використовується фітоіндикаційний метод. Реакція тварин і рослин на зміни умов вологості може бути різною, тому біоіндикація може давати додаткову інформацію про режим вологості ґрунтів. Положення зони оптимальності для кожного виду є видоспецифічною ознакою і не задається цілим числом в на противагу гігротопам, яким відповідають цілі числа. Число, що вказує на координату точки оптимальності виду в градієнті умов вологості, яким відповідають цілі числа-характеристики гігротопів, називається мірою гігрофільності виду (Жуков, 2006).

Якщо число зустрічей деякого виду ґрунтових безхребетних у межах певного гігротопу розділити на загальне число зустрічей ґрунтових тварин у межах цього гігротопу, то одержимо частоту зустрічальності виду (табл. 4). Для одержання міри

переваги видом певного гіротопу необхідно кожну клітинку в рядку розділити на суму в усіх комірках по рядку. Кожному рівню зволоження можна привласнити ваговий коефіцієнт: $K_s - 1$, $M_s K_s - 2$, ..., $U_H g - 8$. Далі необхідно знайти добуток міри переваги видом біотопу на ваговий коефіцієнт відповідного стовпчика, а результати по кожному рядку – скласти. У такий спосіб можна одержати міру гігрофільності виду (МГ). Міра гігрофільності може змінюватися від 1 до 8, вказуючи на положення оптимуму виду в градієнті умов вологості. Малі значення міри гігрофільності вказують на тяжіння виду до ксерофільних стацій, а більші – до гігрофільних. Так, наприклад, личинки ковалика *Agropyus murinus* мають міру гігрофільності 1,9, що свідчить про приуроченість виду до ксерофільних стацій (табл. 4). Дійсно, цей вид зустрічається у степових угрупованнях, є фітофагом, що вважається адаптацією до дефіциту вологості. Інший вид коваликів *Melanotus brunripes* (МГ=3,2) частіше зустрічається під пологом лісу в більш вологих стаціях. Серед дощових черв'яків *Allolobophora c. trapezoides* і *Allolobophora r. rosea* перший є більш вологолюбним (МГ=5,5). Цей вид віддає перевагу луговим угрупованням, у той час як дощовий черв'як *Allolobophora r. rosea* (МГ=3,3) часто може бути зустрінутий у степових угрупованнях. Дощовий черв'як *Eiseniella t. tetraedra* (МГ=7,4) є амфібіонтом і може жити в сильно зволжених ґрунтах і переносити довгий час існування у водному середовищі.

Таблиця 4

Частота зустрічей видів ґрунтових тварин у різних градаціях зволоження екотопів степового Придніпров'я (фрагмент таблиці, що включає 471 рядок)

№	Вид ґрунтових тварин	K_s	$M_s K_s$	$K_s M_s$	M_s	$H_g M_s$	$M_s H_g$	H_g	$U_H g$	МГ
34	<i>Agropyus murinus</i>	0,07	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	1,9
	
37	<i>Allolobophora c. trapezoides</i>	0,00	0,00	0,02	0,02	0,02	0,01	0,03	0,02	5,5
38	<i>Allolobophora r. rosea</i>	0,07	0,03	0,03	0,03	0,02	0,01	0,01	0,01	3,2
	
78	<i>Arctogeophilus macrocephalus</i>	0,00	0,01	0,02	0,02	0,02	0,01	0,03	0,03	5,3
	
211	<i>Eiseniella t. tetraedra</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,03	7,4
	
293	<i>Megaphyllum kievense</i>	0,00	0,00	0,01	0,02	0,01	0,00	0,02	0,02	5,8
294	<i>Megaphyllum rossicum</i>	0,00	0,03	0,02	0,02	0,01	0,01	0,02	0,01	4,4
295	<i>Megaphyllum sjaelandicum</i>	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	5,2
296	<i>Melanotus brunripes</i>	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,2
297	<i>Melolontha melolontha</i>	0,07	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	2
	
	Усього	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	

Концепція міри гігроморфності ґрунтових тварин тісно перегукується з концепцією індикаторних значень, розробленою для анелід, заснованою на інформації про надання переваги тваринами місцелеребуванням (Graefe, 1993). Система складається з індикаторних значень для ґрунтової вологості, ґрунтової кислотності й рівня засолення ґрунту.

7.3.2. Дискретизація міри гігрофільності виду: гігроморфа

На підставі приуроченості ґрунтових тварин до градацій зволоження едафотопу – гігротопу – можуть бути встановлені гігроморфи ґрунтових тварин. Гігроморфа – це сукупність живих організмів, що віддають перевагу певному режиму зволоження. Якщо мова йде про ґрунтових тварин, то це режим зволоження ґрунтового покриву. Гігротоп є основою при встановленні гігроморф, але за своєю природою гігротоп є категорією, що у першу чергу застосовується для типології лісових біогеоценозів. Механічне перенесення типологічних одиниць рослинного покриву на процес виділення екологічних груп ґрунтових (і, втім, інших груп) тварин не є правомочним. Гігроморфи ґрунтових тварин є синекологічними одиницями, які відбивають особливості організації саме угруповань ґрунтових тварин. Тільки на підставі цього принципу можна очікувати від такого методичного підходу додаткової інформації про особливості організації комплексів ґрунтових тварин та індикаційної і діагностичної цінності отриманих синекологічних одиниць.

Гігроморфа як екологічна група повинна мати властивості однорідності й відносної дискретності. Запропонована міра гігрофільності дозволяє упорядкувати види ґрунтових тварин у градієнті умов вологості від тих видів, які віддають перевагу більш ксерофільним умовам до тих, які віддають перевагу більш гігрофільним умовам. Для виділення дискретних і однорідних угруповань тварин може бути застосована наступна процедура Хазена–Хардінга (Hazen, 1913; Harding, 1949; Крамаренко, 2006). Кількісні дані про міру гігрофільності ґрунтових тварин можуть бути перетворені у вигляді z-значень (рис. 16). Для обчислення z-значення необхідно упорядкувати відхилення досліджуваної величини від середнього в порядку зростання. Після цього z-значення розраховується таким чином:

$$z_j = \Phi^{-1} (3 * j - 1) / (3 * N + 1) \tau$$

де Φ^{-1} – зворотна кумулятивна функція нормального розподілу, j – ранг, N – число елементів у вибірці.

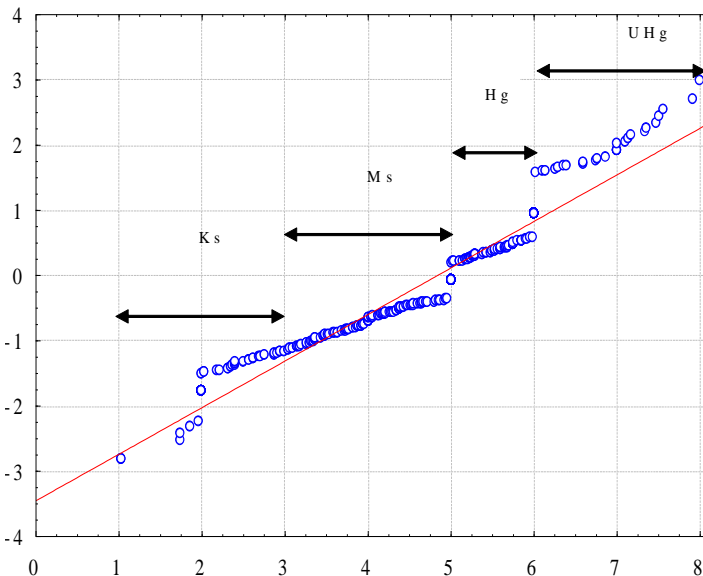


Рис. 16. Упорядковані значення міри гігрофільності ґрунтових безхребетних та їх z-трансформовані значення, а також поділ їх на гігроморфи

Спостережувані значення необхідно розмістити як ординати точок, а z-значення – як абсциси. Якщо розподіл випадкової величини відповідає нормальному закону, то всі точки на рисунку повинні лягати на пряму лінію. Нормальний розподіл виникає тоді, коли на випадкову величину не впливає яка-небудь суттєва сила, або діючих сил багато й серед них немає провідної.

На рисунку 16 видно, що лінія складається із трьох ізольованих відрізків, кожний з яких близький до прямої лінії. Це дає нам підстави припустити, що стосовно умов вологості вивчені види ґрунтових тварин можуть бути віднесені до трьох дискретних і однорідних груп. Перша група охоплює діапазон значень міри гігрофільності від 1 до 5, друга – від 5 до 6, третя – від 6 до 8. Очевидно, що діапазон покриття першою групою дуже широкий, він займає п'ять градацій вологості едафотопу. Крім того, в цю групу входить суттєве число видів – 169. Тому крім критеріїв *однорідності й дискретності* для виділення гігроморф слід увести критерій *домірності*. На підставі цього критерію перша група може бути розбита на дві підгрупи – від 1 до 3 і від 3 до 5. Види ґрунтових тварин, які характеризуються мірою гігрофільності від 1 до 3, можуть бути віднесені до гігроморфи ксерофілів. До групи ксерофілів належить 57 видів (12,1%) із числа вивчених у даному дослідженні. Ґрунтові тварини з мірою гігрофільності від 3 до 5 можуть бути віднесені до групи мезофілів – їх 112 видів (23,7%). Гігрофіли характеризуються мірою гігрофільності в інтервалі від 5 до 6. Таких видів виявлено 170 (36%). Якщо міра гігрофільності виду перебуває в інтервалі від 6 до 8, такий вид є амфібіонтом-ультрагігрофілом. До числа цієї гігроморфи належать 133 вид (28,2%) (табл. 5).

Таблиця 5

Гігроморфи ґрунтових тварин степового Придніпров'я

Ks	Ms	Hg	Uhg
Crustacea, Isopoda			
	Armadillidium vulgare	Trachelipus rathkii	Protracheoniscus topcziewi
Oligohaeta, Lumbricidae			
	Dendrobaena veneta, Dendrobaena auriculatus, Helodrilus antipae tuberculatus, Eisenia fetida, Eisenia n. nordenskioldi, Allolobophora r. rosea	Lumbricus terrestris, Dendrodrilus rubidus tenuis, Octolasion lacteum, A. c. trapezoides, Octodrilus transpadanus, Dendrobaena octaedra	Lumbricus rubellus, Eiseniella t. tetraedra
Myriapoda (Diplopoda, Geophilomorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha)			
Hessebius multicalcaratus, Cryptops (C.) hortensis hortensis, Pachimerium ferrugineum	Monotarsobius crassipes, Schendyla nemorensis, Lithobius forficatus, Escarius retusidens, Rossiulus kessleri, Megaphyllum rossicum, Monotarsobius curtipes	Schizotaenia ornata, Brachyiulus jawlowskii, Megaphyllum kievense, M. sjaelandicum, Monotarsobius aeruginosus, Schizothuranius dmitriewi, Geophilus proximus, Arctogeophilus macro-	Lithobius lucifugus, Lithobius mutabilis.

Ks	Ms	Hg	Uhg
		cephalus	

Закінчення таблиці 5

Ks	Ms	Hg	Uhg
Mollusca			
Chondrula tridens, Cochlicopa lubrica	Cepaea hortensis, Cochlodina laminata, Merdigera obscura, Euomphalia strigella	Aegopinella nitens, Discus ruderratus, Zonitoides nitidus	Coretus corneus, Eucornulus fufvus, Succinea pfeifferi, Vallonia pulchella, Limax sp., Pseudotrithia rubiginosa, Nesovitrea petronella, Vitrina pellicuda, Succinea oblonga
Insecta			
Diptera			
Petauristidae sp. sp., Scatopsidae sp. sp., Diptera sp. sp., Asilidae sp. sp.	Empididae sp. sp., Dolichopodidae sp. sp., Rhagionidae sp. sp., Tabanidae sp. sp., Therevidae sp. sp., Stratiomyidae sp. sp.	Muscidae sp. sp., Bibionidae sp. sp., Limoniidae sp. sp.	Tipulidae sp. sp.
Alleculidae			
Gonodera sp., Isomira sp., Omophilus sp.,			Prionychus melanarius
Elateridae			
Athous hirtus, Lacon punctatus, Selatosomus latus, Agriotes brevis, Agriotes gurgistanus, Agriotes sputator, Melanotus brunnipes, Elateridae sp. sp., Agrypnus murinus, Cardiophorus rufipes, Prosternon tessellatum	Cardiophorus cinereus, Ectinus aterrimus, Aeoloides bicarinatus, Agriotes obscurus, Ampedus sinuatus, Cidnopus minutus, C. parvus, Adrastus limbatus, Selatosomus cruciatus, S. nigricornis, Anostrius globicollis, Athous haemorrhoidalis	Agriotes lineatus, Aeoloides rossii, Lacon querceus, Athous vittatus, Limonius parvulus, Selatosomus melancholicus, Athous niger, Ampedus balteatus, Athous subfuscus, Selatosomus aenus.	Idolus picipenis, Dalopius marginalis
Scarabaeidae			
Lethrus apterus, Miltotrogus aequinoctialis, Melolontha melolontha	Amphimalon assimilis, A. solstitialis, Cetonia aurata, Anoxia segetum, Polyphylla fullo, Anomala dubia, Onthophagus sp., Geotrupes stercorearius, Serica brunnea, Miltotrogus vernus, Rhizotrogus aestivus		
Tenebrionidae			
Alphitophagus bifasciatus, Crypticus quisquilius, Oodescelis polita, Tentyria nomas, Uloma culinaris, Helops coeru-	Blaps galophila	Halictus sp.	

Ks	Ms	Hg	UHg
leus, <i>Asida lutosa</i> , <i>Cylindronotus brevicollis</i>			

Гігморфічна структура тваринного населення ґрунтів закономірним чином змінюється в градієнті умов вологості ґрунту (рис. 17).

За законом мінімуму-максимуму екстремальними умовами вологості є умови сухості або надлишкового зволоження. Тому саме серед гігморфії ксерофілів, з одного боку, і серед гігморфії ультрагідрофілів, з іншого, слід очікувати представників, що характеризуються вираженими адаптаціями до специфічних умов вологості.

Відомою адаптацією до дефіциту вологості є трофічний режим ґрунтових тварин (Гиляров, 1949; 1970), тому серед ксерофілів набагато більше фітофагів і хижаків, ніж сапрофагів. Вертикальні міграції тварин також сприяють пошуку оптимальних умов зволоження, тому серед ксерофілів переважають власне ґрунтові форми, а серед гідрофілів – підстилкові. Немає серед ксерофілів і гідрофілів норників, тому що норникам необхідні оптимальні умови для існування в інтервалі підстилки й ґрунтової товщі, що досягається в мезофільних стаціях.

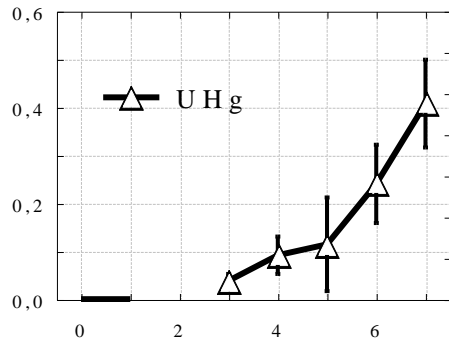
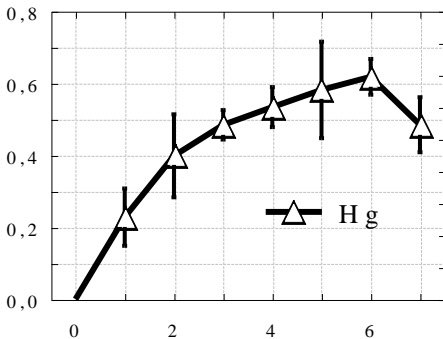
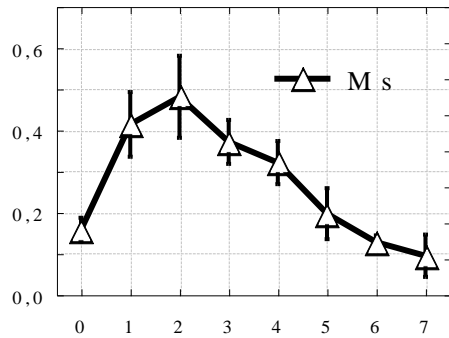
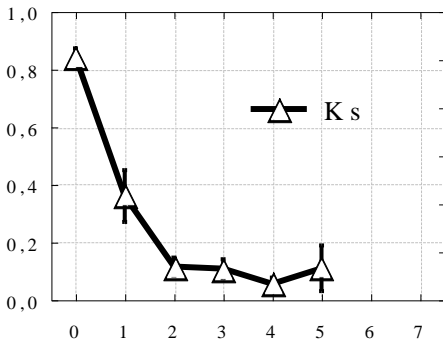


Рис. 17. Частка гігоморф від загальної чисельності у комплексі ґрунтових безхребетних (середнє й довірчий інтервал 95%) у градієнті умов вологості. По осі абсцис – гігروتони: 0 – ксерофільні; 1 – мезоксерофільні; 2 – ксеромезофільні; 3 – мезофільні; 4 – гігомезофільні; 5 – мезогірофільні; 6 – гігрофільні; 7 – ультрагігрофільні. По осі ординат – частка від загальної чисельності, яка прийнята рівною одиниці

Зміна умов вологості ґрунту призводить до зміни екологічної структури угруповань ґрунтових тварин. Простежується виразна динаміка трофічної (рис. 18) і топічної структур (рис. 19) комплексів ґрунтової мезофауни в градієнті умов вологості.

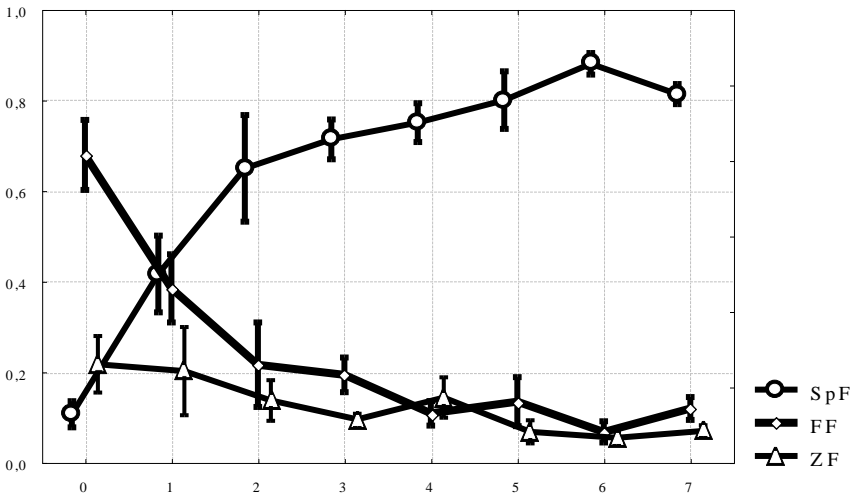


Рис. 18. Трофічна структура комплексів ґрунтових безхребетних гігротонів лісових біогеоценозів степової зони України. По осі абсцис – градації зволоження (позначення – рис. 17); по осі ординат – доля трофоморф. Sp – трофоморфа сапрофагів; FF – трофоморфа фітофагів; ZF – трофоморфа зоофагів

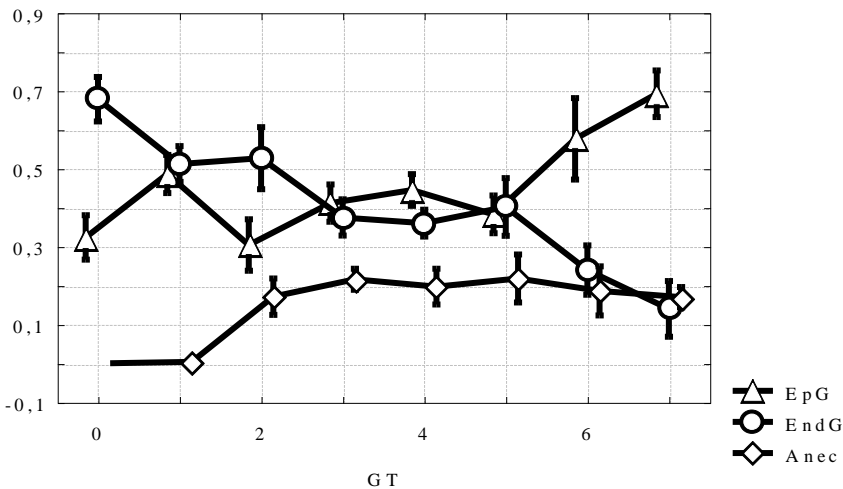


Рис. 19. Топічна структура комплексів ґрунтових безхребетних гігротонів лісових біогеоценозів степової зони України. По осі абсцис – градації зволоження (позначення – рис. 17); по осі ординат – доля трофоморф. EpG – трофоморфа епігеїчних ґрунтової мезофауни; EndG – трофоморфа ендігеїчних ґрунтової мезофауни; Anec – трофоморфа анекічних ґрунтової мезофауни

Важливу роль у диференціації кислих і вологих ґрунтів відіграють норники, які уникають ділянок із зазначеними умовами.

Гігроморфи ґрунтових тварин є екологічними групами, які виділені за ознакою надання спільної переваги певним умовам вологості. Приналежність тварини до певної гігроморфи свідчить про те, що саме в конкретних умовах зволоження едафотопу вид з найбільшою ймовірністю може досягти своєї максимальної чисельності й повною мірою виявити свої функціональні властивості. Крім того, взаємодія між видами може відбуватися з більшою ймовірністю, якщо вони належать до однієї гігроморфи. Приналежність до однієї гігроморфи збільшує ймовірність зустрічі особин видів і їх взаємодії в різних аспектах. Тому гігроморфу слід розглядати як зоосоціальну категорію, що відбиває один із напрямків екологічного структурування угруповань тварин. Складова частина терміна «морфа» вказує на здатність уявлення гігроморфи для характеристики екологічної структури угруповань (морфології угруповань), а не на морфологічні адаптації тварин до умов зволоження. Через системний взаємозв'язок різних ієрархічних рівнів в екосистемі, у межах гігроморф можуть бути виділені групи видів, які мають подібні ряди морфологічних ознак, що відбивають їх адаптацію до подібних умов зволоження. Гігроморфа є системною категорією, що належить до угруповання, тому крім сукупності морфологічних адаптацій, у межах гігроморф можуть бути виділені адаптації фізіологічні, біохімічні, етологічні тощо.

Безумовно, фітоценоз і зооценоз тісно взаємозалежні між собою, але при цьому мають певну автономію у просторі й у часі й відносно масштабної незалежності сприйняття простору та часу. Гігроморфи тварин виділяються на підставі первинного структурування екологічного простору на засадах фітоценотичного оцінювання (рівні зволоження – гігروتопи – первісно виділяються за властивостями рослинного покриву).

Уведення концепції міри гігрофільності видів дозволяє на основі ідеї про принципний взаємозв'язок тваринного населення та рослинного покриву визначити позиціонування видів ґрунтових тварин у градієнті умов вологості. Спрямованість цього градієнта визначається зміною властивостей рослинного покриву, а місце тварини в цьому екологічному просторі залежить від ставлення тварини до фізичного фактора середовища, його відносин з тваринами і рослинами, з якими вони взаємодіють.

Особливості ставлення тварини до фізичного фактора середовища залежать від сукупності адаптивних механізмів морфологічного, фізіологічного й етологічного порядку, сформованих у процесі філогенезу виду або таксономічної групи.

Особливості взаємодії з рослинами й тваринами залежать від поточної екологічної обстановки й у цілому формують ценотичне середовище. Тому гігроморфу слід оцінювати як зоосоціальну категорію.

7.3.4. Зоологічна діагностика гігротопів

Перш ніж навести діагностичний ключ для зоологічного визначення гігротопів, слід згадати про невдалі спроби провести зоологічну діагностику рівнів зволоження ґрунту та інших екологічних властивостей. Так, для цілей зоологічної діагностики ґрунту В. В. Бригадиренко (2003) пропонує так звані екологічні спектри. Екологічний спектр виду є проекцією простору екологічної ніші на одну з вісей цього простору. Можна виділити, наприклад, топологічний спектр виду в градієнті умов вологості, який буде характеризувати його відношення до цього фактора середовища. В. В. Бригади-

ренко (2003) помилково передає характеристику виду в ранг властивості угруповання, що дозволяє йому знайти середній спектр видів угруповання, який, як він вважає, є властивістю угруповання та має індикаторні (діагностичні) властивості.

Слід вказати, що діагностика та індикація є процесами одержання інформації про процес, явище чи об'єкт. Інформація виникає під час диференціації цілого на частини, які можуть бути розпізнані. Процес диференціації по суті протилежний процесу інтегрування, внаслідок якого виникає топологічний спектр угруповання за Бригадиренком. Тому топологічний спектр угруповання може вказати тільки на потенційну кількість інформації, яка міститься в угрупованні, але не може вказати на те, що це за інформація.

Як індикаційний прийом використовується порівняння спектрів угруповань, на основі чого робиться висновок про відмінності умов вологості у відповідних біотопах. Але такий підхід не дає відповіді на ключове запитання: чим обумовлені відмінності топологічних спектрів? Відмінності можуть бути як закономірними, так і випадковими і критерію для вирішення цього питання немає ні з боку екології, ні з боку статистики, тому що на підставі «середньої температури по лікарні», чим по суті є топологічні спектри, діагноз не ставиться.

Співвідношення гігроморф ґрунтових тварин можна використати для індикації умов вологості ґрунту й діагностики гігротопу. Діагностика гігротопу на практиці може здійснюватися за допомогою дихотомічного ключа, подібно тому, як це робиться для видової діагностики при визначенні видів тварин і рослин. Дихотомічний ключ являє собою набір вербальних правил, за допомогою яких можна ідентифікувати об'єкт, що цікавить, і відрізнити його від інших подібних об'єктів.

Для одержання діагностичного ключа був проведений статистичний аналіз із застосуванням процедури класифікаційних дерев (Жуков, Пилипенко, 2001). Результатом аналізу стало класифікаційне дерево діагностики гігротопів лісових біогеоценозів степового Придніпров'я за гігроморфами ґрунтових тварин (рис. 21). Класифікаційне дерево містить правила розбивки об'єкта на два нових підлеглих об'єкти, тому що від кожного вузла дерева виникають дві гілки, що вказують на нові об'єкти, дерево є дихотомічним.

Так, початково цілісний об'єкт (1) може бути розбитий на два нових – (2) і (3). Об'єкт (2) поєднує угруповання ґрунтових тварин, які формуються в ксерофільних умовах зволоження; об'єкту (3) відповідають всі інші угруповання. Критерієм поділу об'єкта (1) на об'єкти (2) і (3) є частка в угрупованні гігрофілів: якщо в угрупованні частка гігрофілів менша за 0,017, то таке угруповання може бути віднесене до тих, що формуються в ксерофільних умовах зволоження. У протилежному випадку угруповання відноситься до інших. Таким чином, ми одержуємо вербальне діагностичне правило: у ксерофільних гігротопах серед ґрунтових тварин частка гігрофілів не більша 0,017. При подальшому викладі матеріалу буде показано, що ультрагігрофілів не буває більше гігрофілів. Тому в ксерофільних стаціях ультрагігрофілів ще менше 0,017. Візьмемо до уваги, що поріг 0,017 сам є дуже низьким, тому кількісна норма 0,017 може бути охарактеризована як «зневажливо мало». У такий спосіб вербальне діагностичне правило може бути перефразоване в позитивне ствердження: у ксерофільних гігротопах угруповання ґрунтових тварин складається із ксерофілів і мезофілів.

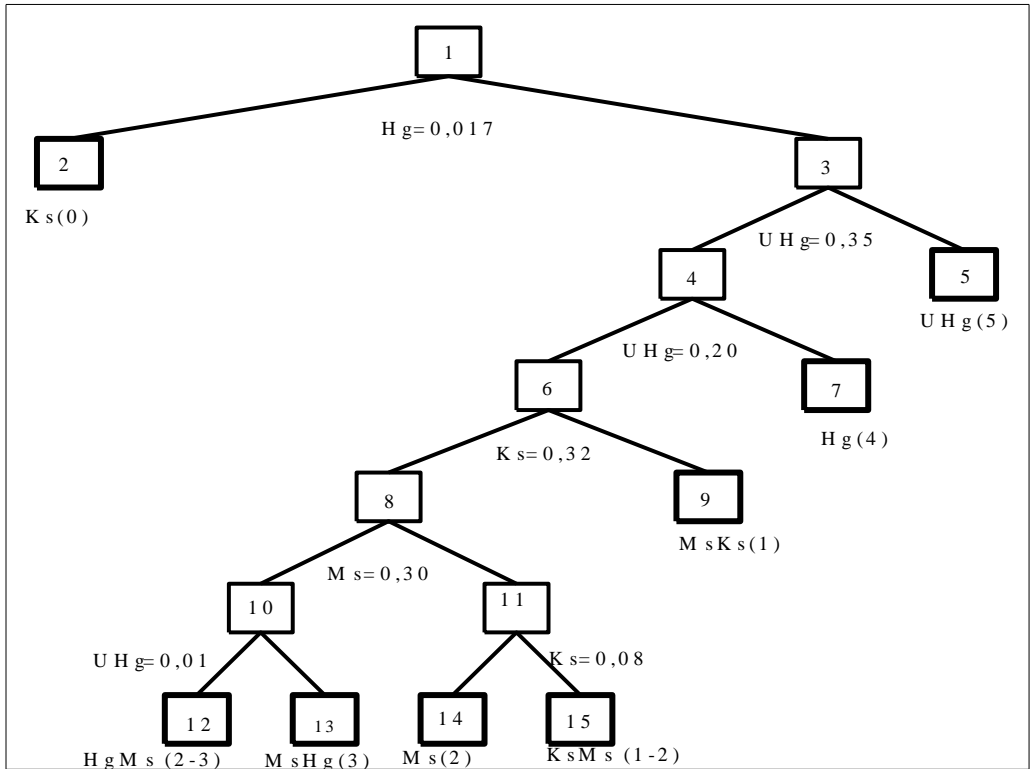


Рис. 21. Класифікаційне дерево діагностики гігروتонів лісів степової зони за гігроморфами ґрунтової мезофауни (коментарі в тексті)

Критерієм для розбиття об'єкта (3) на об'єкти (4) і (5) є частка в угрупованні ультрагігрофілів: якщо їх частка менша 0,35, то це об'єкт 4, а якщо більша – то це об'єкт 5. Об'єкт (5) відповідає ультрагігрофільним стаціям. Таким чином ми одержуємо наступне діагностичне правило: якщо в угрупованні частка ультрагігрофілів більша 0,35, то це угруповання формується в умовах мокрого гігротопу. За допомогою правила можна встановити сири гігротопи: якщо в угрупованні ультрагігрофілів більше 0,20 (але не більше 0,35), то таке угруповання ґрунтових тварин формується в сухих гігротопях.

При подальшому просуванні вниз по класифікаційному дереву можна продовжити виведення вербальних правил, але їх складність буде постійно збільшуватися, що не зовсім зручно. Більш прийнятним способом можна вважати використання дихотомічного діагностичного ключа, що наведений нижче.

7.3.5. Ключ для діагностики гігротопів лісів степової зони України за гігроморфічною структурою тваринного населення ґрунтів (мезофауна):

- 1(2) Ксерофіли становлять більшість у комплексі (більше 0,8).
 Гігрофіли практично не зустрічаються (їх частка менша 0,017).....Ks(0);
 2(3) Ультрагігрофілів більше 0,35UHg(5);
 3(4) Ультрагігрофілів більше 0,20Hg(4);
 4(5) Ксерофілів більше 0,32MsKs (1);
 5(8) Мезофілів більше 0,30
 6(7) Ксерофілів більше 0,08KsMs(1-2);
 7(6) Ксерофілів менше 0,08Ms(2);
 8(5) Мезофілів менше 0,30
 9(10) Ультрагігрофілів менше 0,01Hg(2-3);
 10(9) Ультрагігрофілів більше 0,01MsHg(3).

7.3.6. Ґрунтово-зоологічна характеристика гігротопів лісів степової зони України

Сухі (ксерофільні 0–1) місцеперебування характеризуються істотним домінуванням ксерофільних ґрунтових тварин (їх частка становить не менше 0,8 у комплексі). Іншу частину комплексу формують мезофіли. Представники інших гігроморф у ксерофільних стаціях практично не зустрічаються.

У трофічному відношенні переважають фітофаги (0,61–0,76) і зоофаги (0,14–0,27). Ендогейні ґрунтові тварини (0,77–0,90) переважають над епігейними, норники в сухих умовах відсутні (див. рис. 19).

У таксономічному відношенні найзвичайнішими мешканцями сухих місцеперебувань є комахи – Scarabaeidae (*Melolontha melolontha*), Elateridae (*Agrypnus murinus*, *Cardiophorus rufipes*, *Prosternon tessellatum*), Curculionidae, Carabidae, Tenebrionidae, Diptera) і павуки. Рідко зустрічаються багатоніжки (*Geophilomorpha* – *Rachimerium ferrugineum*). Дуже рідкісні малощетинкові черв'яки – Enchytraeidae при ручному розбиранні проб не зустрічаються, дощові черв'яки представлені єдиним видом *Allolobopora g. rosea*.

Сухуваті (мезоксерофільні 1) місцеперебування населені ксерофілами (0,26–0,45) і мезофілами (0,33–0,49). Представники гігрофілів зустрічаються рідше і їх частка в комплексі перебуває на рівні 0,15–0,31. Особливістю трофічної структури угруповань є практично рівна участь у комплексі сапрофагів (0,34–0,50) і фітофагів (0,29–0,46). Зоофаги становлять 0,11–0,33 від сумарної чисельності угруповань. Важливу роль в угрупованні відіграють власне ґрунтові форми безхребетних (0,51–0,67). Частка епігейних форм становить 0,17–0,38, норників – 0,06–0,21.

Істотну частину комплексу сухуватих гігротопів становлять личинки жуков-коваликів (Elateridae) – *Agriotes gurgistanus*, *Agriotes brevis*, *Agriotes sputator*, *Selatosomus latus*, а також личинки пілюльників (Byrrhidae), пилкоїдів (Alleculidae) – *Isomira* sp., *Gonodera* sp., *Omophlus* sp. і чорнотілок – *Cylindronotus brevicollis*, *Crypticus quisquilius*, *Oodescelis polita*. Велика чисельність і видове різноманіття властиве представникам личинок двокрилих (Asilidae, Rhagionidae, Therevidae і ін.). Різноманітні личинки пластинчастовусих жуків: *Miltotrogus vernus*, *Rhizotrogus aestivus*, *Amphimalon*

solstitialis, личинок жуків-чорнотілок: *Alphitophagus bifasciatus*, *Asida lutosa*, *Crypticus quisquilius*, *Cylindronotus brevicollis*, *Oodescelis polita*, *Tentyria nomas*, *Uloma culinaris*.

Молюски представлені видами *Chondrula tridens*, *Euomphalia strigella* і *Merdigera obscura*. Зустрічається 5 видів багатоніжок-диплопод, найчисленнішими з яких є *Rossiulus kessleri* і *Megaphyllum rossicum*. Геофіломорфні багатоніжки представлені 4 видами, серед яких домінує *Pachimerium ferrugineum*. Багатоніжки-кістянки представлені *Monotarsobius aeruginosus* і *Monotarsobius curtipes*.

У сухуватих гігротопах видове багатство дощових черв'яків сягає 5 видів, серед яких важливу роль відіграє *Allolobophora g. rosea*. Специфічним для цього гігротопу є черв'як *Dendrobaena auriculatus*. Чисельність *Enchytraeidae* перебуває на рівні 15,3 екз./м².

Свіжуваті (ксеромезофільні 1–2) місцеперебування відрізняються від сухуватих місцеперебувань меншою часткою ксерофілів (0,08–0,15) та істотним значенням в комплексі мезофілів (0,38–0,58) і гігрофілів (0,28–0,51). Епізодично зустрічаються ультрагігрофіли. Домінуючою трофічною групою є сапрофаги (0,52–0,76), яким поступаються фітофаги (0,12–0,31). Частка зоофагів у комплексі становить 0,09–0,18, що трохи менше частки хижаків у сухуватих гігротопах. Епігейні форми становлять 0,24–0,48 від сумарної чисельності комплексу, ендогейні – 0,40–0,72. Частка норників в угрупованні не значна – 0,02–0,14.

Ксеромезофільні умови вологості стають доступними для дощових черв'яків *Octolasion lacteum*, *Helodrilus antipae tuberculatus*, *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi*, *Eisenia fetida*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *Dendrobaena octaedra*. Загалом у ксеромезофільних стаціях в умовах степових лісів можна зустріти 9 видів дощових черв'яків. Чисельність *Enchytraeidae* перебуває на рівні 25,9 екз./м².

Значного розмаїття й чисельності досягають у ксеромезофільних стаціях підстилкові багатоніжки-кістянки (5 видів). Поряд з досить звичайними в лісових ценозах *Monotarsobius curtipes* і *Monotarsobius aeruginosus*, необхідно відзначити появу в ксеромезофільних стаціях *Hessebius multicalcaratus* і *Lithobius forficatus*.

Мешканцями мінеральних ґрунтових горизонтів є землянки, які також численні й різноманітні в ксеромезофільних гігротопах. Загалом у ксеромезофільних умовах можна знайти 5 видів геофілід. Домінуючим видом є *Escarius retusidens*.

У ксеромезофільних стаціях зустрічається 6 видів диплопод, з яких домінантами є *Megaphyllum kievense* і *Rossiulus kessleri*.

Домінантом серед молюсків є *Chondrula tridens*. Важливу роль у комплексі відіграють *Succinea oblonga*, *Nesovitrea petronella*, *Discus ruderatus*, *Cerpea hortensis*.

Серед личинок *Elateridae* типовими мешканцями ксеромезофільних стацій є *Ampedus balteatus*, *Ampedus sinuatus*, *Athous haemorrhoidalis*, *Melanotus brunripes*, *Prosternon tessellatum* і *Selatosomus nigricornis*.

Численним і різноманітним є комплекс личинок *Diptera*, що живуть у ксеромезофільних умовах. До найзвичайніших належать *Asilidae*, *Therevidae* і *Tabanidae*.

Мокриці представлені видами – *Armadillidium vulgare* і *Trachelipus rathkii*.

Свіжі (мезофільні 2) місцеперебування, у яких зволоження наближається до оптимального (Бельгард, 1971). Основу комплексу ґрунтових безхребетних становлять мезофільні (0,32–0,42) і гігрофільні (0,44–0,53) гігроморфи. Ксерофіли становлять 0,07–0,14 від сумарної чисельності тваринного населення, а частка ультрагігрофілів становить 0,02–0,05.

Порівняно з ксеромезофільними гігротопами в мезофільних стаціях більш висока частка сапрофагів (0,69–0,78), відбувається зниження частки фітофагів (0,14–0,20) і хижаків (0,08–0,11). Частка епігейних ґрунтових тварин у мезофільних умовах (0,37,

95% довірчий інтервал – 0,31–0,43) практично дорівнює частці цієї топічної групи в ксеромезофільних умовах (0,36, 95% довірчий інтервал – 0,24–0,48). Перебудова в топічній структурі тваринного населення ґрунтів при переході від ксеромезофільних до мезофільних умов відбувається за рахунок зниження ролі ендегейних форм (0,38–0,50) і збільшення частки тварин-норників (0,16–0,23).

Видовий склад дощових черв'яків мезофільних гігروتопів практично тотожний сусіднім у ряді гігrogenного заміщення. Розбіжності мають кількісний характер – у ксеромезофільних умовах звичайно чисельність дощових черв'яків нижча, а в гігрозомезофільних умовах – вища, ніж в умовах мезофільних. Чітких домінантів серед дощових черв'яків виявити складно. Найчастіше зустрічаються *Allolobophora* с. *trapezoides*, *Allolobophora* г. *rosea*, *Dendrobaena* *octaedra*, *Eisenia* п. *nordenskioldi* і *Octolasion* *lacteum*. Чисельність *Enchytraeidae* перебуває на рівні 62,9 екз./м².

Комплекс літобіоморфних багатоніжок численний і різноманітний, мезофільним стаціям найбільшою мірою віддає перевагу *Hessebius* *multicalcaratus*. Ці ж умови зволоження найбільш оптимальні для геофіломорфної багатоніжки *Escarius* *retusidens* і двопарноногої багатоніжки *Megaphyllum* *rossicum*.

Вологувати (гігрозомезофільні 2–3) місцеперебування дають деревостан максимальної продуктивності (Бельгард, 1971). Порівняно з мезофільними стаціями в гігрозомезофільних відбувається зниження частки мезофілів (0,27–0,37) і збільшення частки гігрофілів (0,48–0,59). Ксерофіли зустрічаються епізодично (0,03–0,08). Ультрагігрофіли зустрічаються частіше (0,05–0,13).

У ряді гігrogenного заміщення починаючи з гігрозомезофільних стацій трофічна структура тваринного населення стабілізується, а її мінливість визначається випадковими причинами. У цілому для ряду гігрозомезофільні > мезогігрофільні > гігрофільні > ультрагігрофільні стації характерне істотне домінування сапрофагів (0,70–0,90) над хижакками (0,04–0,18) і фітофагами (0,04–0,25).

Топічна структура тваринного населення гігрозомезофільних гігروتопів подібна тій, яка характерна для мезофільних біотопів: ендегейних форм (0,30–0,49) трохи більше епігейних (0,23–0,46); норники мають частку 0,10–0,41 від сумарної чисельності населення ґрунтових тварин.

Домінуючими видами дощових черв'яків гігрозомезофільних стацій є *Lumbricus* *rubellus*, *Allolobophora* г. *rosea*, *Eisenia* п. *nordenskioldi* і *D.* *octaedra*. Чисельність *Enchytraeidae* перебуває на рівні 150,6 екз./м².

Необхідно відзначити надання переваги гігрозомезофільним стаціям губоногими багатоніжками *Schendyla* *nemorensis* і *Lithobius* *forficatus*, а також двопарноногими багатоніжками *Schizothuranius* *dmitriewi* і *Megaphyllum* *sjaelandicum*.

Численною й різноманітною групою є молюски. Оптимальні умови перебування в гігрозомезофільних стаціях знаходять *Euomphalia* *strigella*, *Euconulus* *fufvus*, *Chondrula* *tridens*. Характерними мешканцями цього гігротопу є *Zonitoides* *nitidus*, *Vitrina* *pellucida*, *Succinea* *oblonga*.

У вологуватих умовах висока чисельність личинок пластинчастовусих жуків, серед яких домінантом є *Miltotrogus* *aequinoctialis*; важливу роль у комплексі відіграють *Rhizotrogus* *aestivus* і *Cetonia* *aurata*.

Серед личинок жуків-коваликів вологуватим стаціям віддають перевагу *Prosternon* *tesselatum*, *Lacon* *querceus*, *Aeoloides* *rossii* і *Aeoloides* *bicarinatus*.

З личинок двокрилих комах екологічний оптимум відповідає вологуватим біотопам для *Stratiomyidae*, *Scatopsidae*, *Rhagionidae* і *Limoniidae*.

Личинки й імаго щипавок *Forficula* *auricularis* найчастіше можна зустріти у вологуватих угрупованнях.

Мокриці представлені трьома видами, серед яких *Armadillidium vulgare* перебуває в умовах екологічного оптимуму.

Вологі (мезогігрофільні 3) місцеперебування за режимом зволоження нагадують попередній гігротоп (Бельгард, 1971). У вологих умовах домінуючою гігроморфою є гігрофіли (0,45–0,71). Найсуттєвішою відмінністю вологих місцеперебувань від вологуватих є зниження частки мезофілів (0,14–0,26). Частки ультрагігрофілів – 0,02–0,21 і ксерофілів – 0,03–0,19 практично не відрізняються від тих, які характерні для вологуватих стацій.

Частки епігейних (0,23–0,46) і ендегейних форм (0,30–0,49) свідчать про паритет цих груп в угрупованні тварин. Відмінною рисою топічної структури вологих місцеперебувань є високий рівень присутності тварин-норників. У мезогігрофільних гігротопіях норники знаходять свої оптимальні умови, де демонструють найбільшу частку в угрупованні (0,10–0,42).

Оптимальними є вологі місцеперебування для ряду видів дощових черв'яків – *Allolobophora c. trapezoides*, *Allolobophora r. rosea*, *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *Lumbricus rubellus*, *Octodrilus transpadanus*, *Octolasion lacteum*. Висока чисельність *Enchytraeidae* у вологих стаціях – 187,3 екз./м².

Типовим представником губоногих багатоніжок мезогігрофільних гігротопів є *Geophilus proximus*, а типовими представниками двопарноногих багатоніжок – *Brachyulus jawlowskii* і *Megaphyllum sjaelandicum*.

Численні й різноманітні молюски. Основу комплексу молюсків формують *Serapex hortensis*, *Nesovitrea petronella*, *Succinea oblonga*, *Vitrina pellucida*.

Для личинок пластинчастовусих жуків вологі місцеперебування є граничними для їх гігротичного ареалу. Незважаючи на те, що фауна *Scarabaeidae* різноманітна, чисельність цих тварин не значна.

Серед личинок *Elateridae* звичайними є *Adrastus limbatus*, *Aeoloides rossii*, *Agriotes lineatus*, *Ampedus balteatus*, *Athous haemorrhoidalis*, *Dalopius marginalis*, *Selatosomus melancholicus* і *Selatosomus nigricornis*.

Характерними мешканцями біогеоценозів у межах вологих гігротопів є такі личинки двокрилих як *Tipulidae*, *Therevidae*, *Stratiomyidae*, *Dolichopodidae*, *Bibionidae*.

Висока чисельність мокриць у вологих біогеоценозах. Рівноногі раки представлені двома видами – *Trachelipus rathkii* і *Protracheoniscus torcziewi*; мокриця *Armadillidium vulgare* зустрічається епізодично.

Сирі (гігрофільні 4) місцеперебування характеризуються перевагою гігрофілів (0,57–0,67) і високою часткою ультрагігрофілів (0,16–0,32). Мезофільні види займають підлегле становище (0,11–0,14), а ксерофіли зустрічаються епізодично.

Із усіх лісових біогеоценозів у степовій зоні в сирих місцеперебуваннях спостерігається найбільша частка сапрофагів у трофічній структурі ґрунтової мезофауни (0,82–0,90).

У топічній структурі найголовніша роль належить епігейним формам (0,50–0,68). Це лідерство досягається за рахунок зниження частки ендегейних форм (0,12–0,29) порівняно з вологими місцеперебуваннями. Норники також демонструють тенденцію до зниження ролі в угрупованні (0,16–0,24).

Важливим компонентом угруповань дощових черв'яків сирих стацій є *Dendrobaena octaedra*, *Lumbricus rubellus* і *Eiseniella tetraedra tetraedra*.

Чисельність *Enchytraeidae* у сирих стаціях перебуває на рівні 177,3 екз./м².

Із хижих багатоніжок істотно переважають кістянки, які в основному представлені *Monotarsobius aeruginosus* і *Monotarsobius curtipes*. Землянки представлені

Arctogeophilus macrocephalus і *Geophilus proximus*, рідше зустрічається *Escarius retusidens*.

Різноманітний комплекс підстилкових мешканців – сапрофагів *Diplopoda*. Найхарактернішими для сирих місцеперебувань є *Schizothuranius dmitriewi* і *Megaphyllum sjaelandicum*.

Домінуючими видами моллюсків є *Succinea oblonga*, *Pseudotrachia rubiginosa* і *Vitrina pellucida*.

Личинки пластинчастовусих у сирих місцеперебуваннях не зустрічаються. Укraj нечисленні личинки *Lepidoptera*.

Нечисленні личинки жуків-коваликів, в основному представлені *Dalopius marginalis*, *Athous haemorrhoidalis* і *Ampedus balteatus*.

З личинок двокрилих однозначними домінантами й за чисельністю, й за біомасою є *Tipulidae*.

Важливим компонентом комплексу ґрунтових безхребетних сирих місцеперебувань є мокриці, представлені *Trachelipus rathkii* і *Protracheoniscus torcziewi*.

Гігромон 5 характеризують мокрі (ультрагігрофільні) місцеперебування, де спостерігаються ознаки заболочування. Комплекс ґрунтових безхребетних сформований гігрофілами (0,36–0,57) і ультрагігрофілами (0,38–0,53). Із трофоморф переважають сапрофаги (0,79–0,84). Фітофаги становлять 0,09–0,14, а хижаки – 0,06–0,08 від сумарної чисельності мезофауни мокрих місцеперебувань. Із топоморф найчастіше зустрічаються представники підстилкових тварин (0,64–0,78).

Серед дощових черв'яків типовими мешканцями мокрих місцеперебувань є *Eiseniella t. tetraedra*, *Lumbricus rubellus* і *Dendrobaena octaedra*. Висока щільність у мокрих місцеперебуваннях енхітреїд і їх основних споживачів – підстилкових хижаків *Monotarsobius aeruginosus* і *Monotarsobius curtipes*. Із землянок зустрічаються *Geophilus proximus* і *Arctogeophilus macrocephalus*, але мокрі стації не є звичайними місцями перебування цих видів.

З ківсьяків зоною екологічного оптимуму мокрі стації є для *Megaphyllum sjaelandicum*. У цьому гігротопі часто зустрічаються *Schizothuranius dmitriewi*, *Megaphyllum kievense* і *Megaphyllum rossicum*.

Високим видовим різноманіттям і високою чисельністю характеризується комплекс моллюсків ультрагігрофільних місцеперебувань. Основу комплексу становлять *Coretus corneus*, *Vitrina pellucida*, *Succinea pfeifferi*, *Succinea oblonga*.

Оптимальні умови для свого існування в мокрих місцеперебуваннях знаходять личинки *Tipulidae*, рідше з личинок двокрилих комах можна зустріти *Stratiomyidae*, *Tabanidae* і *Therevidae*.

Важливим компонентом угруповань ґрунтових тварин мокрих гігротопів є мокриці – *Trachelipus rathkii* і *Protracheoniscus torcziewi*.

8

ТРОФОЦЕНОМОРФИ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ І ҐРУНТОВИХ ТВАРИН ТА ЇХ ДІАГНОСТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ДЛЯ ВСТАНОВЛЕННЯ ТРОФОТОПІВ

8.1. Трофотоп і його роль у типології лісів степоної зони

Тип лісу як екологічна категорія може бути задіяна як основа організації тваринного населення ґрунту в силу зв'язку між рослинністю та тваринними угрупованнями. Видове багатство рослинності та ґрунтового населення тварин може бути пов'язане з наступних причин (Hooper et. al., 2000).

Таксони, які належать до рослинності й ґрунтового тваринного населення, подібним чином реагують на найважливіші перемінні навколишні середовища, особливо вздовж значних трансформаційних градієнтів, кліматичних і ґрунтових умов або географічних просторів. До цієї категорії зв'язку належить кореляційна зміна розмаїття рослинності й тваринного населення в градієнті умов вологості.

Видове розмаїття у різних таксонах може корелювати через острівний біогеографічний ефект, що виникає залежно від розмірів фрагментів, придатних для існування й дистанції їх від джерела колонізації. В умовах степоної зони лісові угруповання мають острівний характер, тому закономірності острівної біогеографії істотно впливають на розмаїття як надземного, так і підземного ярусів (Hooper et. al., 2000).

Структура лісового біогеоценозу й стадії сукцесії знаходять своє відбиття в трофічній структурі герпетобію (Pontegniea et al., 2005).

Видове багатство наземного й підземного ярусів біогеоценозу може бути скорельоване в силу наявності прямого екологічного зв'язку, при якому формуються причинно-наслідкові відносини. До числа таких відносин можна віднести ті властивості комплексів одного трофотопу, що формують властивості подібності угруповань. О. Л. Бельгард (1971) ординату трофності у трактуванні П. С. Погребняка замінив ординатою мінералізованості на підставі того, що від останнього фактора залежить родючість (трофність), яка змінюється за правилом біологічної кривої – мінімум, оптимум і песимум.

Для лісів степоної зони України виділяються наступні трофотопи (Бельгард, 1971).

«**AB**» – фізично бідні ґрунти; найчастіше глинисті піски. Рослинність представлена оліготрофами з незначною домішкою мезотрофів. Сюди належать такі групи лісу як степові бори і шелюжники. У деревинно-чагарниковому ярусі характерні оліготрофи (сосна, береза, шелюга). У трав'янистому покриві – піщане степове різнотрав'я (типчак Беккера, кипець сизий, ковила піщана, перстач піщаний та багато інших), куничник, молінія, зелені та сфагнові мохи, лишайники. Помітна домішка деяких мезотрофів (дуба, жостеру, тимофіївки степоної, звіробою звичайного, перстачу

сріблястого), що підкреслює деяку розбіжність у родючості степових борів на відміну від борів підзолистої зони, де безроздільно панують оліготрофи.

«В» – відносно фізично бідні ґрунтові умови, найчастіше пов'язані з легкими супісями або глинистими пісками. Рослинність представлена оліготрофами з домішкою мезотрофів; мегатрофи вкраплені досить рідко. У деревинно-чагарниковому ярусі – сосна, береза, дуб, осика, рокитники, жостір, бересклет бородавчастий тощо. У трав'янистому покриві, крім оліготрофних представників степових борів, спостерігається велика кількість мезотрофів (буквиця лікарська, конвалія, орляк та ін.), з мегатрофів зустрічаються ожина, живокіст лікарський та ін. Типи лісу – степові субори.

«ВС» – відносно фізично біднуваті ґрунтові умови, характерні для довгозаплавних едафотопів і представлені звичайно піщаним багатofазним річковим алювієм. Переважають мезотрофи й оліготрофи з домішкою мегатрофів. У деревинно-чагарниковому ярусі – осока, шельога, жостір, жовтотоліз. У трав'янистому покриві угруповання мезотрофів (хвилівник, бромус безостий, осока рання та ін.) з оліготрофами (куничник наземний) і мегатрофами (ожина, чистець болотяний, молочай болотяний і багато інших). Типи лісу – осокирники.

«С» – відносно багаті трофотопи, пов'язані із супіщаними ґрунтами. Тут спостерігається більш-менш рівноправне угруповання мезотрофів, мегатрофів, оліготрофів. До деревинно-чагарникового ярусу входять сосна, дуб, осока, в'яз, осика, липа, лоза, бересклет та ін. Трав'янистий покрив представляє досить строкате сполучення мегатрофів (дібровне широкотрав'я, сире й болотне великотрав'я), мезотрофів (осока рання та суборові види) і оліготрофів (куничник наземний).

«Д» – найбагатші місцеперебування, що тяжіють до родючих суглинків або супісєй, які підстилаються прошарками глин або суглинків. До складу рослинності входять у першу чергу мегатрофи; мезотрофи трохи відступають. Типи лісу – діброви, вільшняки, вербняки. У межах даного трофотопу можна розрізнити залежно від ступеня мінералізованості три варіанти: D_c , D_{ac} , D_n , які характеризуються за складом деревинних і чагарникових видів.

« D_c » – зустрічається на більш вилужених ґрунтах і відрізняється наявністю в деревному ярусі дуба та липи і відсутністю такого ультрамегатрофу як ясен.

« D_{ac} » – характеризує найсприятливіші лісорослинні умови, в яких формуються складні лісові ценози. Тут характерне поєднання в деревостані ацидофільного пермезотрофу, як липа, і кальцефільного ультрамегатрофу, як ясен.

« D_n » – тяжіє до ґрунтів, що відрізняються певною карбонатністю, та, у вологіших гігροтопах, розвитком верифікаційних процесів. Цей варіант можна було б назвати кальцефільно-нітрофільним. У деревинно-чагарниковому ярусі випадають ацидофіли (у першу чергу – липа); значно поширений ясен. До цієї групи типів можна віднести і вільшняки. У трав'янистому ярусі помітні також деякі розбіжності порівняно з D_{ac} , незважаючи на присутність загального ядра специфічних для діброви мегатрофних видів. Якщо в D_c і D_{ac} поширені такі ацидофіли як зірочник лісовий, медунка неясна, бор крилатий, то в D_n зростає значна частина нітрофілів (розхідник звичайний, буги́ла лісова, кропива дводомна, лабазник в'язолистий і багато інших).

До D примикають трофотопи D_e , що представляють перехід до наступної градації мінералізованості – «Е». D_e формуються в інтервалі тривалозаплавних місцеперебувань і відрізняються певною солонцюватістю, є субстратом для в'язодубняків, білотопольників і вербняків. Тут у деревному ярусі переважають заплавновитривалі мезотрофи і мегатрофи з деякою домішкою субмегатрофів. Трав'янистий покрив складається з мезотрофів і мегатрофів, що містять велике ядро нітрофілів.

«Е» – типи лісу, що формуються на фізіологічно відносно бідних ґрунтах, які характеризуються в заплавах ознаками засолення, а в умовах ярово-балкових систем – карбонатністю. Тут спостерігаються певні ознаки пригнічення деревинно-чагарникових порід.

У деревному ярусі специфічна наявність солестійких мезо- і мегатрофних видів (дуб, берест, чорноклен, паклен). У трав'янистому покриві кальцефіли та нітрофіли (фіалка опушена, розхідник звичайний тощо). Дібровне широкотрав'я представлене мізерно, найчастіше однією конвалією, яка починає утворювати чітко виражену самотійну синузю.

Трохи окремо знаходяться трофотопи F і G, пов'язані зі степовими чагарниковими ценозами.

Трофотоп «F» в основному пов'язаний з родючими чорноземними ґрунтами і, звичайно, його варто було б віднести до групи трофотопів, що відрізняються найбільшим багатством, яке сприяє оптимальному розвитку рослин. Але якщо це справедливо стосовно степової трав'янистої рослинності, то деревинно-чагарникові види тут знижують свій бонітет і подібні трофотопи для природного лісу є фізіологічно збідненими. Тут можна говорити про чагарникові ценози, представлені такими мезо- і мезотрофними видами як терен, глід, степова вишня, рокитники тощо. У трав'янистому покриві панують мегатрофні степові і лучно-степові види.

Трофотоп «F» можна представити у вигляді трьох варіантів – F_{el} , F_{neutr} , F_{ca} .

F_{el} (елювіальний варіант) пов'язаний з вилуженими чорноземами. Тут, крім мезотрофних і мегатрофних чагарникових видів (терен, кизилок, корковий берест), у трав'янистому покриві панують степові мегатрофи з домішкою мезо- і мегатрофів лісу (фіалка опушена, конвалія і деякі інші).

F_{neutr} (нейтральний варіант) відповідає найтиповішим степовим чагарниковим ценозам на чорноземі з нейтральною реакцією. У чагарниковому ярусі – степові мегатрофні види (дереза, вишня, мигдаль тощо). У трав'янистому покриві степові мегатрофи без домішки сільвантів.

F_{ca} (кальцефільний варіант) пов'язаний з крейдовими і вапняковими оголеннями. Тут характерна наявність у чагарниковому ярусі дерези, шипшин, глодів, бересклетів тощо. У трав'янистому покриві мегатрофи з помітною домішкою типових кальцефілів (рута пахуча, маренка сланка, бедринець вапнолюбний і деякі інші).

Нарешті, «G» – трофотопи, що відрізняються яскравими слідами засолення і розташовані серед солонцево-солончакового комплексу річкових терас (переважно третьої). Переважають солестійкі чагарникові види (терен, жостір проносний, берест корковий та ін.). З деревинних порід зустрічається один дуб. Трав'янистий ярус, крім лісових, степових і лугових мезо- і мегатрофів, містить певне ядро алкалітрофів (кермеки, морквіник, покісниця та ін.).

8.2. Типологічні властивості лісового біогеоценозу

Тип лісу, власне кажучи, є типом біогеоценозу й несе істотне смислове навантаження, що виходить за рамки властивостей фітоценозу й охоплює всі біогеоценотичні властивості. Кожний тип лісу є однією з реалізацій лісового типу кругообігу речовин і потоку енергії. Крім особливостей флористичного складу, тип лісу має свої особливості відносно первинної і вторинної продуктивності (Дрюк, 1972; Цветкова, 1992; Жуков, 1996; Белова, 1997; Белова, Травлев, 1999, 2000; Булахов, Пахомов, 2006). Запас підстилки й опаду, швидкість деструкційних процесів, типологічні властивості підстилки, її фракційний склад залежать від типу лісу (Дрюк,

1972; Цветкова, 1992). Пертинентний ефект лісової рослинності перебуває в тісному зв'язку з типом лісу (Грицан, 2000). Тип лісу тісно пов'язаний із властивостями едафотопу – гранулометричним складом ґрунтів, коефіцієнтом оструктуреності, водостійкістю структурних агрегатів, кількістю скоагульованого або характером біогенного структуроутворення, гумусовим станом ґрунту, поглинальними основами, які в інтегральному вигляді відбиваються додатковою характеристикою у типологічному шифрі рівнем морфологічної організації ґрунту – РМО (Белова, 1997). Безумовно, що весь комплекс типологічно залежних екологічних властивостей знаходить своє відбиття в структурі комплексу ґрунтових безхребетних.

8.3. Рослинні трофоморфи О. Л. Бельгарда. Трофоценоморфи тварин

Основним корелятом гігротопу на рівні фітоценозу є гігоморфи, а корелятом ординати мінералізованості – трофоморфи. Для тваринного населення уявлення про гігоморфи є також цілком адекватним і відбиває особливості гігропреферендуму ґрунтових тварин. Адекватного аналога трофоморфам рослин для тваринного населення в сучасних системах екологічного групування не існує, тому доцільно ввести уявлення трофоценоморф. Необхідно відзначити, що трофоморфами тварин є трофічні групи тварин – хижакі, фітофаги, сапрофаги й паразити. Тому що мінералізованість ґрунтового розчину в едафотопі (трофічний аспект диференціації рослинності) на тваринному населенні ґрунту відбивається через сукупність ценотичних взаємодій, то найпридатнішим терміном є трофоценоморфа.

Угруповання ґрунтової макрофауни (у вітчизняній літературі – мезофауни) насамперед реагують на структурний градієнт, що відбиває зміни у вегетаційній структурі і є результатом модифікації розмаїття мікромісцеперебувань і життєвих умов (тобто диверсифікованість рослинного біогоризонту, присутність і ступінь розвитку підстилкового шару) (Decaens et al., 1998). Просторова мінливість рослинного покриву значно впливає на розмаїття інших функціональних груп біогеоценозу (Babel et al., 1998).

Кількість і якість підстилки, що потрапляє на поверхню ґрунту, безпосередньо залежить від структури й природи рослинного покриву (Цветкова, 1991). Таким чином, підстилка може виступати як фактор фундаментальної важливості для динаміки ґрунтової фауни (Anderson, 1977). Більше ніж харчовий ресурс, важливість підстилки визначається тим, що вона надає придатні умови існування для безлічі видів безхребетних. Зміни структури й хімічного складу підстилки мають значні наслідки для структури тваринного населення ґрунту (Decaens et al., 1998).

Трофоценоморфа поєднує тварин, які відрізняються тим, що віддають перевагу типу біогеоценозу з певним рівнем мінералізації ґрунтового розчину. Трофоценоморфи тварин можуть бути наступних різновидів: оліготрофи, мезотрофи, мегатрофи, ультрамегатрофи.

Таким чином, аналіз просторового розподілу видів ґрунтових тварин в екологічному просторі дозволить установити їх приналежність до відповідної гігро- і ценотрофоморфи.

8.4. Алгоритм обчислення міри трофоценоморфічності: врахування взаємодії трофотопу та гігротопу

При аналізі розподілу тварин в екологічному просторі їх чисельність є показником надання переваги тим або іншим умовам. На чисельність ґрунтових тварин впливають гігротоп, трофотоп, інші екологічні й випадкові фактори (шум):

$$A_{x,y} = A_{G,T} - G_x - T_y + F + noise,$$

де $A_{x,y}$ – чисельність виду в гігротопі x і в трофотопі y ; $A_{G,T}$ – чисельність виду в оптимальних екологічних умовах (гігротоп G і трофотоп T); G_x – міра відхилення від оптимальних умов зволоження в гігротопі x порівняно з умовами в гігротопі G ; T_y – міра відхилення від оптимальних умов мінералізації ґрунтового розчину в трофотопі порівняно з умовами в трофотопі T ; F – дія інших факторів; $noise$ – шум.

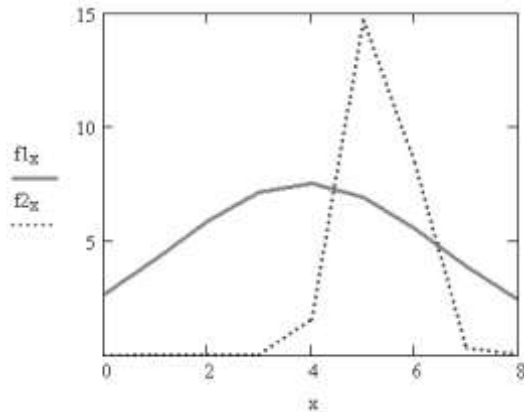


Рис. 22. Розподіл ґрунтових безхребетних у градієнті умов вологості: f_{1x} – *Allolobophora c. trapezoides*; f_{2x} – *Eiseniella t. tetraedra*; по осі абсцис – гігротопи; по осі ординат – частина в % від загальної чисельності ґрупування

може бути описана дзвоноподібною кривою. Математичною моделлю цієї кривої є нормальний розподіл із двома параметрами – середнє й дисперсія. У випадку градієнта умов вологості середнє – це міра гігрофільності виду (МГ). МГ виду вказує на положення оптимальної зони в градієнті умов вологості. Так, для личинок коваликів *Agriotes gurgistanus* міра гігрофільності дорівнює 1,1, що вказує на надання переваги цим видом ксерофільних стацій, для дощового черв'яка *A. c. trapezoides* цей показник дорівнює 3,9, що вказує на мезофільність виду, а для дощового черв'яка *Dendrobaena octaedra* МГ 4,5 вказує на гігрофільність. Дисперсія розподілу вказує на екологічну пластичність виду: високий показник характерний для евритопних видів, низький – для стенотопних. На рисунку 22 показаний розподіл евритопного виду *A. c. trapezoides* (дисперсія розподілу 2,7) і стенотопного виду *E. t. tetraedra* (дисперсія розподілу 0,6). Таким чином, відхилення умов вологості від оптимального рівня, що характеризується мірою гігротопності, в ізотрофному ряду стацій призводить до зниження чисельності виду тим більшою мірою, чим менша екологічна еластичність виду.

Для того щоб установити характер впливу поряд з вологістю іншого екологічного фактора – мінералізації ґрунтового розчину на розподіл ґрунтових безхребетних, необхідно в дані про розподіл додати корекцію на ступінь віддаленості умов вологості від оптимального рівня при певному значенні умов мінералізації ґрунтового розчину:

Для одержання даних, що можна порівняти, у різні роки й отриманих з різних місцеперебувань, слід перейти від абсолютної чисельності виду до її частки в угрупованні.

Для встановлення трофоценоморфи виду необхідно враховувати його гігроморфу. Крім того, необхідно встановити розподіл величини T_y при різних y :

$$T_y = A_{G,T} - G_x - A_{x,y} + F + noise.$$

Ця інформація дозволить одержати міру трофоценоморфічності виду (ТЦМ):

$$ТЦМ = \sum_y (p_y * T_y), \text{ де } p_y = \frac{T_y}{\sum_y T_y}.$$

Розподіл щільності населення виду в градієнті екологічних умов (вологість або мінералізація ґрунтового розчину) підкоряється залежності, що

$$p_y = p_{x,y} + p_{opt} * F(M\Gamma, \delta, x),$$

де p_y – частка виду в сумарній чисельності угруповання в трофотопі у після виправлення відхилення умов вологості від оптимальних; $p_{x,y}$ – частка виду в сумарній чисельності угруповання в трофотопі у до внесення корекції відхилення умов вологості від оптимальних у гігротопі x ; p_{opt} – частка виду в угрупованні в оптимальних умовах вологості; F – функція щільності нормального розподілу; $M\Gamma$ – міра гігрофільності виду; δ – дисперсія розподілу; x – гігротоп.

Корекція спостережуваних значень частки ґрунтових безхребетних *A. c. trapezoides* і *E. t. tetraedra* наведені в таблиці 6.

Таблиця 6

Коректувальні коефіцієнти для врахування відхилення умов зволоження від оптимальних (у % від сумарної чисельності мезофауни)

Гігротоп	<i>Allolobophora c. trapezoides</i>	<i>Eiseniella t. tetraedra</i>
0	4,88	14,66
1	3,30	14,66
2	1,65	14,66
3	0,40	14,65
4	0,00	13,07
5	0,60	0,00
6	1,96	6,24
7	3,63	14,36

Корекція на умови вологості гігротопу надає можливості істотно уточнити характер взаємозв'язку між розподілом ґрунтових безхребетних і умовами мінералізації ґрунтового розчину едафотопу. Так, розподіл дощового черв'яка *A. c. trapezoides* без врахування умов вологості створює враження про цей вид немов він тяжіє до оліготрофних стацій (рис. 23 А). Однак, якщо врахувати вплив вологості, то виявляється, що цей вид віддає перевагу мегатрофним умовам.

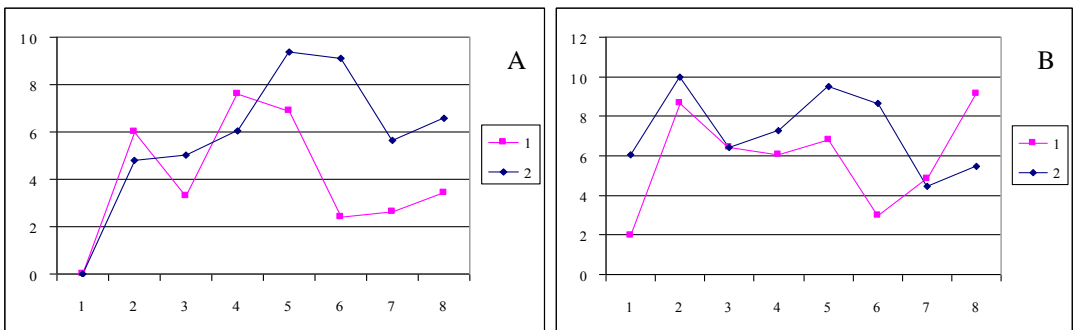


Рис. 23. Розподіл *Allolobophora c. trapezoides* (А) та *Allolobophora r. rosea* (В) (вісь ординат, у % від загальної чисельності мезофауни) в градієнті умов мінералізації едафотопу. 1 – без врахування діапазону умов вологості; 2 – після корекції з урахуванням гігротопу. По осі абсцис – трофотопи в ряду зростання мінералізації

Стосовно дощового черв'яка *A. r. rosea* корекція з урахуванням умов вологості якісно не змінює картину взаємозв'язку розподілу тварини в градієнті умов мінералізації, але картина стає більш чіткою (рис. 23 В). Без урахування умов вологості ми бачимо два піки чисельності – ліворуч і праворуч градієнта умов мінералізованості, що не дозволяє чітко зробити висновок про характер преферендуму цього черв'яка. Після корекції чітко

проступає характерна дзвоноподібна крива, що вказує на надання переваги *A. g. rosea* мезотрофним стаціям. Пік праворуч графіка, що відповідає оліготрофним стаціям, свідчить про те, що, крім умов вологості й мінералізації ґрунтового розчину едафотопу, на розподіл *A. g. rosea* впливає ще інший фактор (або фактори), крім розглянутих.

Порівняння розподілу ківсяка *Megaphyllum rossicum* у градієнті умов мінералізації без корекції й з корекцією на умови вологості (рис. 24) змінює уявлення про екологічну пластичність цього виду стосовно фактора мінералізації. Відфільтрування фактора вологості вказує на набагато більшу екологічну пластичність, ніж це свідчить з аналізу первинних даних. Первинні дані демонструють гострий пік, який відповідає оліготрофним стаціям. Дані після корекції можуть бути апроксимовані більш згладженою кривою. Крім того, аналогічно з випадком *A. g. rosea*, усувається неоднозначна бімодальність (присутність двох піків) у розподілі виду.

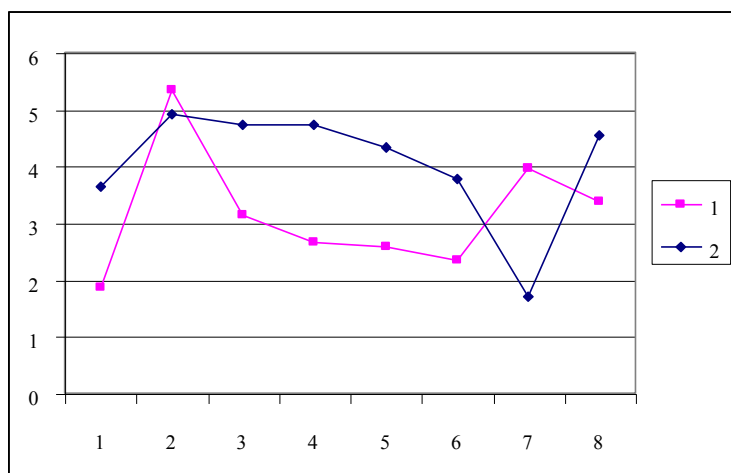


Рис. 24. Розподіл *Megaphyllum rossicum* (по осі ординат, в % від загальної чисельності мезофауни) в градієнті умов мінералізації едафотопу. 1 – без урахування діапазону умов вологості; 2 – після корекції з урахуванням гігروتопу. По осі абсцис – тропотопи в ряду зростання мінералізованості

Корекція на умови вологості дозволяє одержати значення частоти зустрічальності виду в інтервалі кожного рівня тропності едафотопу, які можуть бути порівняні між собою (табл. 7).

Кожному рівню мінералізації ґрунтового розчину можна привласнити ваговий коефіцієнт: АВ – 1, В – 2, ..., F – 8... Далі необхідно знайти добуток міри надання переваги видом біотопу на ваговий коефіцієнт відповідного стовпчика, а результати по кожному рядку – скласти. В такий спосіб можна одержати міру трофоценоморфічності виду (ТЦМ). Міра трофоценоморфічності може змінюватися від 1 до 8, вказуючи на положення оптимуму виду в градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину. Малі значення міри трофоценоморфічності вказують на тяжіння виду до оліготрофних стацій, а більші – до мегатрофних.

На підставі приуроченості ґрунтових тварин до градацій мінералізації едафотопу можуть бути встановлені трофоценоморфи ґрунтових тварин. Трофоценоморфа – це сукупність живих організмів, що віддає перевагу едафотопу з певним режимом мінералізації.

Трофоценоморфи ґрунтових тварин є синекологічними одиницями, які відбивають особливості організації саме угруповань ґрунтових тварин.

Тільки на підставі цього принципу можна очікувати від такого методичного підходу додаткової інформації про особливості організації комплексів ґрунтових

тварин і індикаційної і діагностичної цінності отриманих синекологічних одиниць. Трофоценоморфа як екологічна група повинна мати властивість однорідності й відносної дискретності. Запропонована міра трофоценоморфічності дозволяє упорядкувати види ґрунтових тварин у градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину.

Таблиця 7

Кориговані з урахуванням умов вологості частоти зустрічальності видів ґрунтових тварин у різних градаціях мінералізації ґрунтового розчину екотопів степового Придніпров'я (фрагмент таблиці, що складається з 471 рядка)

№	Вид ґрунтових тварин	AB	B	C	D _c	D _{ac}	D _n	E	F	ТЦМ
34	<i>Agropyrus murinus</i>	0,07	0,13	0,08	0,15	0,37	0,19	0	0	4,19
	
37	<i>Allolobophora c. trapezoides</i>	0	0,1	0,11	0,13	0,2	0,2	0,12	0,14	5,21
38	<i>Allolobophora r. rosea</i>	0,1	0,17	0,11	0,13	0,16	0,15	0,08	0,09	4,3
	
78	<i>Arctogeophilus macrocephalus</i>	0,12	0,04	0,26	0,07	0,2	0,09	0,08	0,14	5,3
	
211	<i>Eiseniella t. tetraedra</i>	0	0	0,31	0,31	0,17	0,21	0	0	4,27
	
293	<i>Megaphyllum kievense</i>	0	0,14	0	0,23	0,19	0,17	0,16	0,11	5,16
294	<i>Megaphyllum rossicum</i>	0,11	0,15	0,15	0,15	0,13	0,12	0,05	0,14	4,3
295	<i>Megaphyllum sjaelandicum</i>	0,2	0	0,19	0,13	0,15	0,12	0,2	0	4,21
296	<i>Melanotus brunripes</i>	0	0	0	0,11	0,12	0,26	0,31	0,2	6,36
297	<i>Melolontha melolontha</i>	0,17	0,2	0,12	0,19	0,31	0	0	0	3,28

Для виділення дискретних і однорідних угруповань тварин може бути застосована наступна процедура. Числові дані про міру трофоценоморфічності ґрунтових тварин можуть бути перетворені у вигляді z-значень. Для обчислення z-значення необхідно упорядкувати відхилення досліджуваної величини від середнього в порядку зростання. Після цього z-значення розраховується:

$$z_j = \Phi^{-1} (3 * j - 1) / (3 * N + 1) \cdot r$$

де Φ^{-1} – зворотна кумулятивна функція нормального розподілу, j – ранг, N – число елементів у вибірці.

Спостережувані значення необхідно розмістити як ординати точок, а z-значення – як абсциси. Якщо розподіл випадкової величини відповідає нормальному закону, то всі точки на діаграмі повинні лягати на пряму лінію. Нормальний розподіл виникає тоді, коли на випадкову величину здійснює вплив яка-небудь сила, або діючих сил багато й серед них немає провідної. На рисунку 25 ми бачимо, що лінія складається з декількох дискретних відрізків. Це дає нам підставу припускати, що стосовно умов мінералізації вивчені види ґрунтових тварин можуть бути віднесені до наступних дискретних і однорідних груп.

Перша група охоплює діапазон значень міри трофоценоморфічності від 1 до 4 (оліготрофоценоморфи, OITr), друга – від 4 до 5 (мезотрофоценоморфи, MsTr), третя – від 5 до 6 (мегатрофоценоморфи, MgTr) і четверта – від 6 до 8 (ультрамегатрофоценоморфи, UMgTr). До групи оліготрофоценоморф належить 35 видів (7,40%) із числа вивчених у даному дослідженні, до мезотрофоценоморф належить 187 видів (39,53%), до мегатрофоценоморф – 116 (24,52%) і ультрамегатрофоценоморф – 135 (28,54%).

У градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину змінюється співвідношення трофоценоморф ґрунтових тварин (рис. 26). Оліготрофоценоморфи тяжіють до бідніших ґрунтів. Мезотрофоценоморфи зустрічаються у всіх типах біогеоценозів, але пік їх чисельності відзначений для мезотрофних стацій. Мегаценоценоморфи зустрічаються в дібровах і багатих чорноземних ґрунтах степових угруповань. Ультраценоценоморфи є мешканцями практично винятково степових угруповань.

Мінералізація ґрунтового розчину впливає на трофічну (рис. 27) і топічну (рис. 28) структури тваринного населення ґрунтів. Характерною рисою ряду трофотопів $C \rightarrow D_c \rightarrow D_{ac} \rightarrow D_n$ є переважання сапрофагів у трофічній структурі мезофауни, що заселяє відповідні трофотопи. Для зазначеного ряду властива збалансована топічна структура, для якої властивий баланс участі епігейних і ендегейних форм при відносно високій ролі норників. У більш багатих або бідніших ґрунтах відбувається зниження ролі або повне зникнення норників, а також збільшується роль ендегейних форм. У здійсненні цих процесів фактор мінералізації ґрунтового розчину відіграє другорядну роль, поступаючись фактору водного режиму.

Безумовно, мінералізація ґрунтового розчину тільки у випадку своїх максимальних значень безпосередньо впливає на мешканців ґрунту. При засоленні ґрунту залишаються тільки ті тварини, які здатні адаптуватися до таких умов – так звані галофіли. Найчастіше це підстилкові форми переважно членистоногих тварин (комахи, мокриці, павуки), або ґрунтові личинки комах із щільними покривами, здатними захистити організм від проникнення солей (личинки Tabanidae). Серед дощових черв'яків галофілів не існує, що обумовлено їх фізіологією.

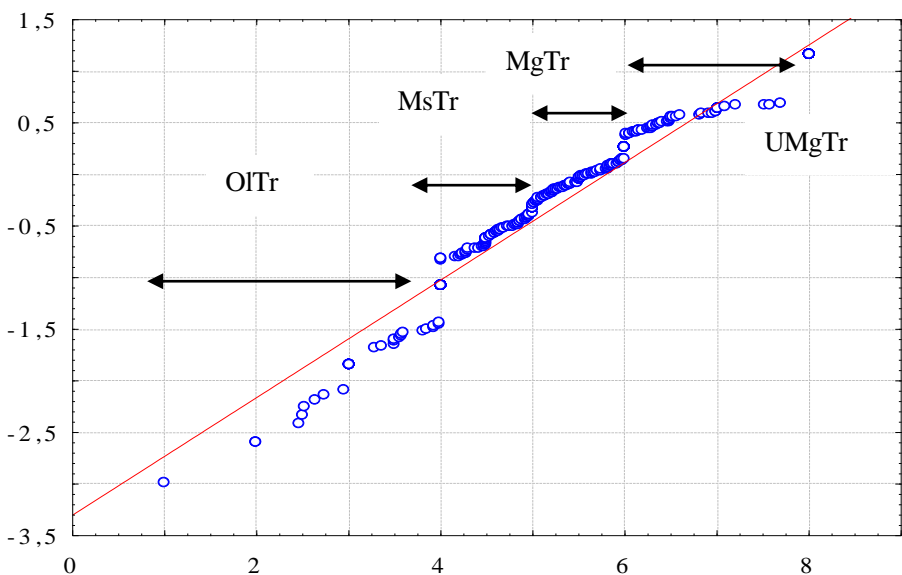


Рис. 25. Упорядковані значення міри трофоценоморфічності ґрунтових безхребетних і їх відповідні значення міри трофоценоморфічності, згруповані за трофоценоморфами

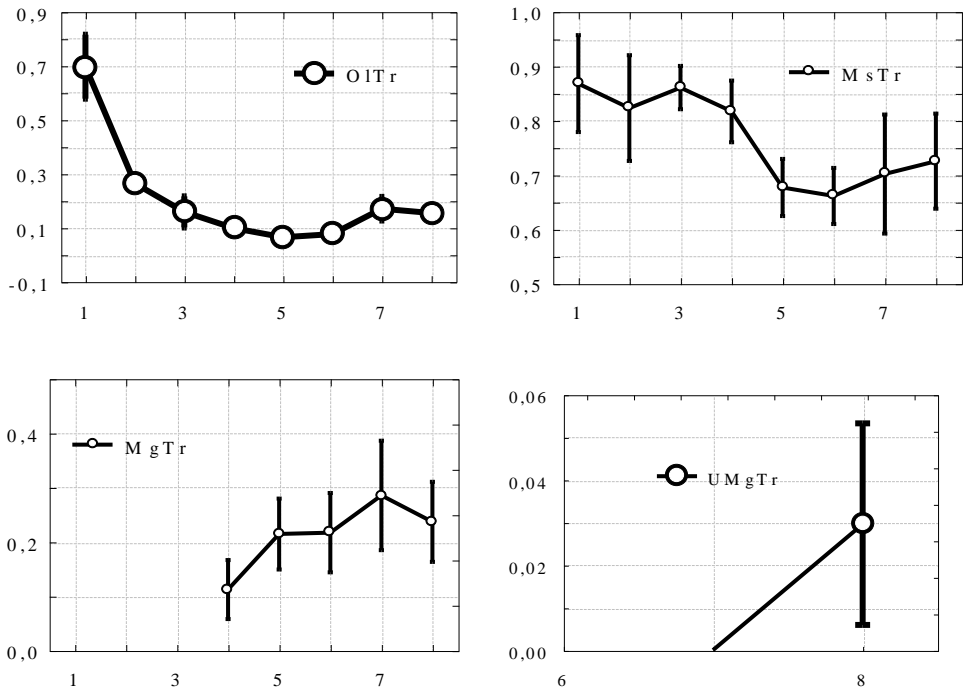


Рис. 26. Частка трофоценоморф від загальної чисельності у комплексі ґрунтових безхребетних (середнє й довірчий інтервал 95%) у градієнті умов мінералізації. По осі абсцис: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_c; 5 – D_{ac}; 6 – D_n; 7 – Е; 8 – F. По осі ординат – частка від загальної чисельності, прийнята рівною одиниці

На іншому полюсі діапазону мінералізації ґрунтового розчину знаходяться бідні піщані ґрунти. Явище збіднення мінеральними речовинами ґрунтового розчину пов'язане з певними додатковими екологічними особливостями, які суттєво перетворюють біогеоценотичні обставини. Ценотичними формами, здатними заселяти бідні ґрунти, є соснові бори. Опад соснової хвої здатен утворювати потужний шар підстилки, але вона за своїми хімічними властивостями має значно уповільнену швидкість розкладання. Це обумовлено тим, що великі сапрофаги здатні використовувати її для їжі не одразу, як тільки хвоя опинилася на поверхні ґрунту, а через певний час, після вилушення речовин-репелентів. Як наслідок, хвоя без мацерації сапрофагами не може зазнати впливу мікроорганізмів-деструкторів. З іншого боку, потужний шар підстилки формує середовище, в якому волога може утримуватися певний час, що надає можливості для закінчення життєвого циклу деяких тварин. Крім того, ця підстилка може бути осередком, де ховаються в несприятливі періоди тварини-мігранти.

Серед дощових черв'яків у підстилці хвойного лісу можна зустріти *D. octaedra*, чисельність якого тісно пов'язана з вологістю місцеперебувань. З дерновим процесом у бідних ґрунтах пов'язані черв'яки *A. rosea* та *A. c. trapezoides*. Дощовий черв'як *A. rosea* дуже чутливий до ступеня гумусованості ґрунтового горизонту, що безпосередньо пов'язано в легких за механічним складом ґрунтах з дерновим процесом. Черв'як *A. c. trapezoides* більш чутливий до вологості ґрунту, але ця власне ґрунтова форма потребує ходів для свого пересування, а саме певного рівня структурованості ґрунту,

що в легких ґрунтах пов'язано з системою коренів трав'янистої рослинності в дерновинах.

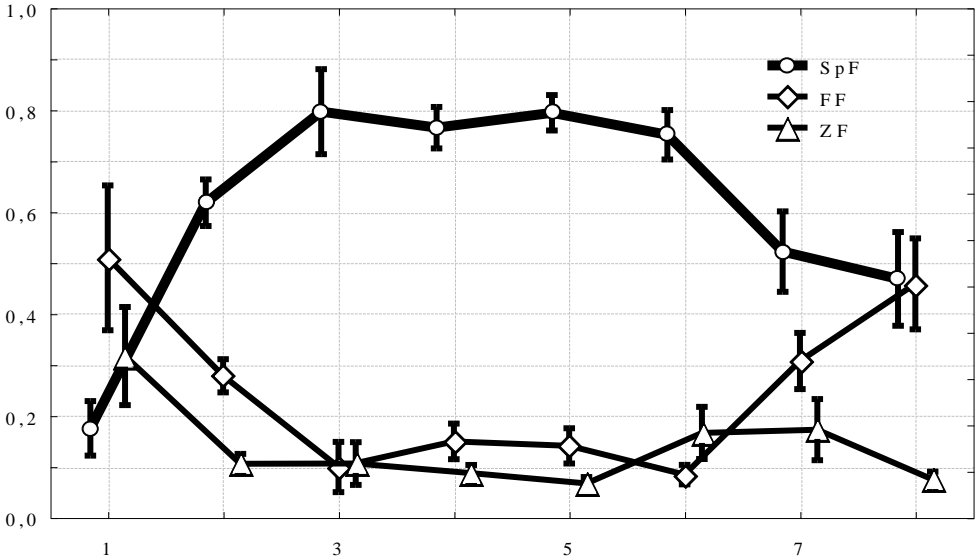


Рис. 27. Трофічна структура комплексів ґрунтових безхребетних трофотопів лісових біогеоценозів степової зони України. По осі абсцис: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_c; 5 – D_{ac}; 6 – D_n; 7 – Е; 8 – F. По осі ординат – доля трофоморф від загальної чисельності. SpF – сапрофаги; FF – фітофаги; ZF – зоофаги

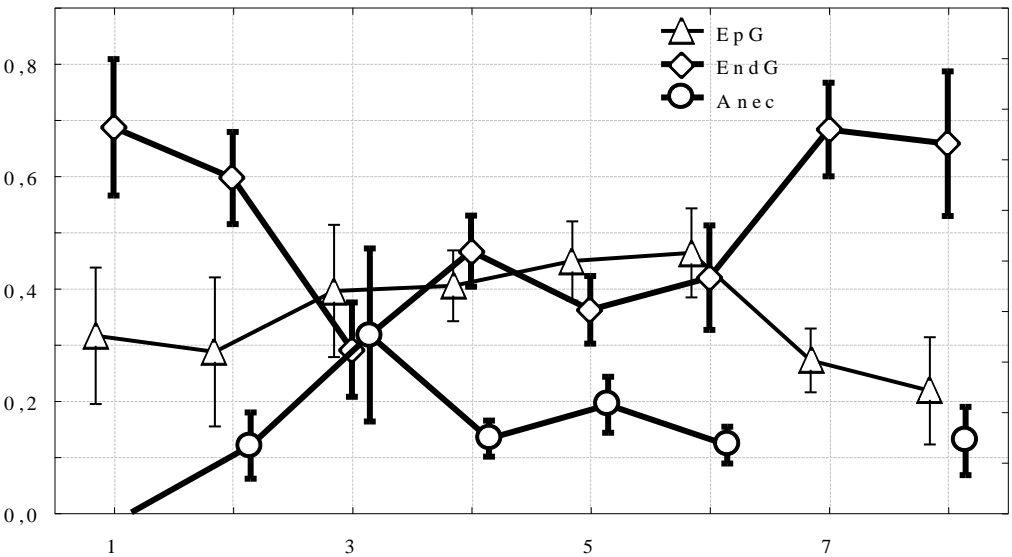


Рис. 28. Топічна структура комплексів ґрунтових безхребетних трофотопів лісових біогеоценозів степової зони України. По осі абсцис: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_c; 5 – D_{ac}; 6 – D_n; 7 – Е; 8 – F. По осі ординат – частка топоморф від загальної чисельності. EpG – підстилкові; EndG – власне ґрунтові; Anec – норники

Таким чином, збідненість ґрунтового розчину мінеральними речовинами безпосередньо не впливає на тварин – ґрунтових мешканців. Характер цього впливу перетворюється через призму кількості екологічних взаємодій на рівні лісової підстилки і ґрунтового покриву. Але, з іншого боку, скоординованість загальної динаміки екологічних взаємозв'язків формує певний континуум змін, найважливішим серед визначальних факторів якого є мінералізація ґрунтового розчину.

У середній частині діапазону умов трофності едафотопу також відбуваються важливі біогеоценотичні процеси, пов'язані з рівнем мінералізації ґрунтового розчину. Так, у липо-ясеневих дібровах спостерігається найбільша продуктивність лісових угруповань, що безпосередньо відбивається на функціональних властивостях угруповань ґрунтових тварин. Цим біогеоценозам властива висока чисельність ґрунтових сапрофагів, висока активність продукційних процесів, збалансована екологічна структура угруповань. Важливим аспектом, пов'язаним із трофністю едафотопу, є склад деревостану, який впливає на склад підстилки. Види опадів відрізняються за преференцією споживання сапрофагами, що безпосередньо впливає на швидкість і якість його розкладання.

8.5. Зоологічна діагностика трофотопів

Зоологічний метод діагностики ґрунтів був запропонований М. С. Гіляровим (1965). У роботах автора методу та його послідовників показані можливості цього підходу для вирішення складних питань ґрунтознавства. При подальшому розвитку зоологічна діагностика була застосована для встановлення елементарних ґрунтових процесів (Мордкович, 1979). Використання для діагностики тих властивостей та ознак ґрунтів, які відбивають їх генезис, становить основну ідею неодокучаєвської парадигми в ґрунтознавстві. Екологічна структура угруповань тварин віддзеркалює характер участі тваринного населення у ґрунотвірному процесі, тому може використовуватися для діагностичних цілей (Жуков, 1997).

Природа ґрунту подвійна. З одного боку, ґрунт – це природно-історичне тіло, з іншого – компонент біогеоценозу. Тому принципи зоологічної діагностики ґрунту як природно-історичного тіла можуть бути застосовані для діагностики його властивостей як компонента біогеоценозу. Тому для діагностики трофотопів біогеоценозу може бути використане вивчення екологічної структури угруповань ґрунтових тварин.

Зоологічна діагностика трофотопів має практичне значення як методичний інструмент для встановлення властивостей біогеоценозу та їх динаміки. Відомо, що тваринне населення є більш чутливим компонентом біогеоценозу, ніж рослинність. Тому зоологічний метод може доповнювати та уточнювати дані фітодіагностики.

Фактор трофності едафотопу переломлюється через множинну біогеоценотичних процесів і на рівні угруповань ґрунтових тварин проявляється як складна сукупність екологічних особливостей. За своєю природою сукупності тварин, які формують трофоценоморфу, досить різноманітні в таксономічному відношенні (табл. 8). Спроби провести діагностику трофотопів степових лісів тільки за допомогою трофоценоморф не дали задовільного результату. Очевидно, більшою діагностичною здатністю характеризуються екологічні групи, отримані за допомогою деталізації характеристик трофоценоморф в аспекті їх топоморфічної і трофоморфічної складових. Поряд із трофоценоморфічною структурою урахування топоморф і трофоморф дозволило досить точно діагностувати трофотопи степових лісів. За основу при проведенні діагностики

трофотопів була прийнята статистична процедура класифікаційних дерев (програма Statistica 6.0).

Таблиця 8

Трофоценоморфи ґрунтових тварин степового Придніпров'я

OITr	MsTr	MgTr	UMgTr
Crustacea, Isopoda			
	Protracheoniscus topcziewi, Trachelipus rathkii	Armadillidium vulgare	
Oligochaeta, Lumbricidae			
Lumbricus rubellus	A. c. trapezoides, A. r. rosea, Dendrobaena octaedra, Dendrodrilus r. tenuis, Eiseniella t. tetraedra, Helodrilus antipae tuberculatus, Lumbricus terrestris, Octodrilus transpadanus, Octolasion lacteum	Dendrobaena veneta, Eisenia fetida, Eisenia n. nordenskioldi	Dendrobaena auriculatus
Myriapoda (Diplopoda, Geophilomorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha)			
	Megaphyllum kievense, M. rossicum, M. sjae-landicum, Rossiulus kessleri, Schizothuranius dmitriewi, Arctogeophilus macrocephalus, Escarius retusidens, Geophilus proximus, Pachimerium ferrugineum, Hessebius multicalcaratus, Lithobius mutabilis, Monotarsobius aeruginosus, M. curtipes	Schendyla nemorensis, Schizotaenia ornate, Lithobius forficatus, Lithobius lucifugus, Monotarsobius crassipes, Cryptops (C.) hortensis hortensis	
Mollusca			
Cochlodina laminata	Euconulus fufvus, Euomphalia strigella, Limax sp., Nesovitrea petronella, Pseudotrachia rubiginosa, Succinea oblonga, Vallonia pulchella, Vitrina pellucida, Zonitoides nitidus	Aegopinella nitens, Cepaea hortensis, Chondrula tridens, Cochlicopa lubrica, Coretus corneus, Discus ruderratus, Merdigera obscura, Succinea pfeifferi	
Insecta			
Alleculidae			
Alleculidae sp. sp.		Prionychus melanarius	Gonodera sp., Isomira sp., Omophilus sp.

Закінчення таблиці 8

OITr	MsTr	MgTr	UMgTr
Diptera			
Empididae sp. sp., Stratiomyidae sp. sp., Therevidae, Tipulidae sp. sp.	Asilidae sp. sp., Bibionidae sp. sp., Diptera sp. sp., Dolicho- podidae sp. sp., Fannia manicata, Geosargus sp., Limoniidae sp. sp., Mu- scidae sp. sp., Pa- chygaster sp., Rhagio- nidae sp. sp., Tabanidae sp. sp.	Scatopsidae sp. sp.	Petauristidae sp. sp.
Elateridae			
Adrastus limbatus, Aeoloides rossii, Agriotes lineatus, Ectinus aterrimus, Selatosomus cruciatus	Aeloides bicarinatus, Agriotes obscurus, A. murinus, Ampedus ba- lteatus, A. sinuatus, Anostrus globicollis, Athous haemorrhoidalis, A. niger, A. vittatus, Cardiophorus cinereus, C. rufipes, Dalopius marginalis, Lacon quer- ceus, Prosternon tes- selatum, Selatosomus melancholicus, S. nigricornis	Agriotes brevis, A. gur- gistanus, A. sputator, Athous subfuscus, Cidnopus minutus, C. parvus, Idolus picipenis, Limonius parvulus, Melanotus brunnipes, Selatosomus aenus	Athous hirtus, Lacon punctatus, Selatosomus latus
Scarabaeidae			
Amphimalon solstitialis, Anomala dubia, Anoxia pilosa, A. segetum, Melolontha melolontha, Polyphylla fullo, Serica brunnea	Amphimalon assimilis, Geotrupes stercorarius, Odonraeus armiger, Scarabaeidae sp. sp.	Cetonia aurata, Lethrus apterus, Miltotrogus aequinoctialis, M. vernus, Onthophagus sp., Rhizotrogus aestivus	
Tenebrionidae			
Uloma culinaris	Blaps galophila, Halic- tus sp., Helops coeruleus, Opatrum sabulosum, Pedinus femoralis	Asida lutosa, Cyandro- notus brevicollis, Tenebrionidae sp. sp.	Alphitophagus bifascia- tus, Crypticus quisqui- lius, Gnaptor spinimanus, Oodescelis polita, Prosodes obtusus, Tentyria nomas

На класифікаційному дереві у місцях дихотомій зазначені діагностичні ознаки і умови віднесення об'єктів до одного з двох класів, які виникають внаслідок дихотомії (рис. 29). Так, якщо в угрупованні частка сапрофагів менша 0,28, то таке угруповання

займає біогеоценози із трофністю едафотопу АВ. Трофотоп В заселяється угрупованнями ґрунтових безхребетних, у трофічній структурі яких частка сапрофагів більша 0,28 та частка фітофагів більша 0,23, а у трофоценоморфній структурі частка мегатрофоценоморф менша 0,01. При подальшому просуванні вниз класифікаційним деревом можна продовжити виведення вербальних правил, але їх складність буде постійно збільшуватися, що не зовсім зручно. Більш прийнятним способом можна вважати використання дихотомічного діагностичного ключа, що наведений нижче.

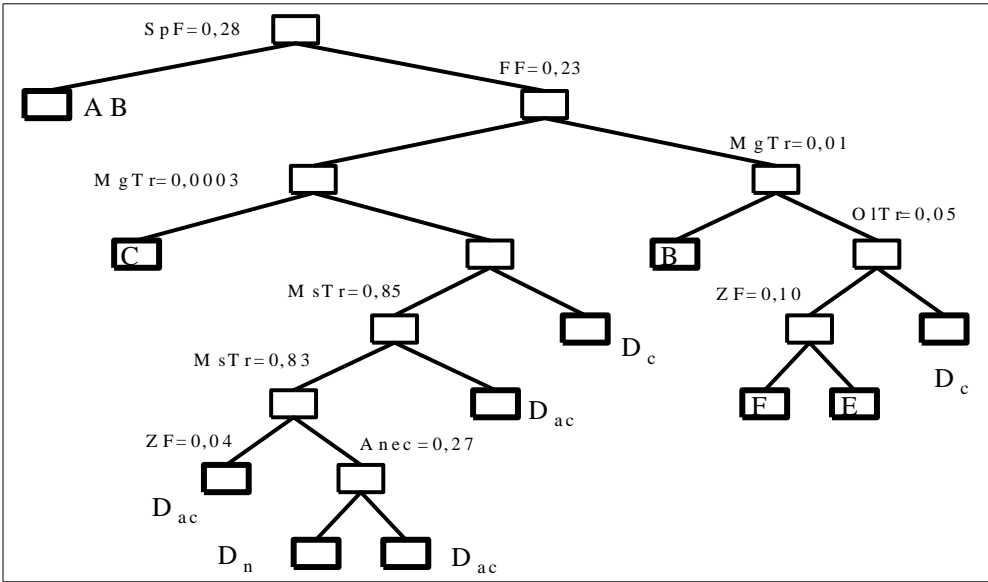


Рис. 29. Класифікаційне дерево діагностики трофотопів лісів степової зони України за екологічною структурою ґрунтових безхребетних

8.6. Ключ для діагностики трофотопів лісів степової зони України за екологічною структурою мезофауни:

- | | |
|--|-------------------|
| 1(2) Частка сапрофагів в угрупованні менша 0,28..... | B; |
| 2(7) Частка фітофагів більша 0,23..... | C; |
| 3(4) Частка мегатрофоценоморф менша 0,01..... | B; |
| 4(5) Частка оліготрофоценоморф більша 0,05..... | D _c ; |
| 5(6) Частка зоофагів менша 0,1..... | F; |
| 6(5) Частка зоофагів більша 0,1..... | E; |
| 7(8) Мегатрофоценоморфи відсутні..... | C; |
| 8(9) Мезотрофоценоморф більше 0,85..... | D _c ; |
| 9(10) Мезотрофоценоморф більше 0,83..... | D _{ac} ; |
| 10(11) Зоофагів менше 0,04..... | D _{ac} ; |
| 11(12) Норників більше 0,27..... | D _{ac} ; |
| 12(11) Норників менше 0,27..... | D _n . |

8.7. Ґрунтово-зоологічна характеристика трофотопів лісів степової зони України

«**АВ**» – фізично бідні ґрунти; найчастіше глинисті піски. Трофоценоморфічна структура трофотопів АВ, В і ВС не має істотних відмінностей: переважною групою є мезотрофоценоморфи (0,82–0,87), а частка оліготрофоценоморф становить 0,13–0,18. Особливістю трофотопу АВ є низька частка сапрофагів (менша 0,28).

Серед трофоморф домінуючою групою є фітофаги (частка від сумарної чисельності мезофауни – 0,51). Частка зоофагів становить 0,32, сапрофагів – 0,17. У топічній структурі переважають ендегейні форми (0,69), норники відсутні.

У таксономічному відношенні найрізноманітнішою групою є комахи, серед яких переважають жужелиці (*Harpalus latus*, *Harpalus tardus*, *Amara aenea*, *Carabus marginalis*), ґрунтові личинки двокрилик (*Stratiomyidae* sp. sp., *Asilidae* sp. sp., *Therevidae* sp. sp.), личинки жуків-коваликів (*Cardiophorus rufipes*, *Agrypnus murinus*, *Prosternon tessellatum*) і личинки пластинчастовусих жуків (*Melolontha melolontha*, *Serica brunnea*).

Важливу роль в угрупованні відіграють павуки (*Trochosa ruricola*, *Trochosa terricola*, *Aphantaulax s. seminigra*). Хижі багатоніжки представлені землянками – *Arctogeophilus macrocephalus* і *Pachimerium ferrugineum*. Різноманітний комплекс первинних руйнівників мертвих рослинних залишків представлений двопарноногими багатоніжками – *Rossiulus kessleri*, *Megaphyllum sjaelandicum*, *Megaphyllum rossicum*, *Brachyiulus jawlowskii*. Чисельність олігохет не значна. Ця група представлена енхітреїдами й дощовим черв'яком *Allolobophora r. rosea*.

«**В**» – відносно фізично бідні ґрунтові умови, найчастіше пов'язані з легкими супіссями або глинистими пісками. Серед трофоморф домінують сапрофаги (0,62). Сапрофаги представлені первинними (*Diplopoda*, *Isopoda*, *Lumbricidae*, *Mollusca*) і вторинними (*Lumbricidae*, *Enchytraeidae*) руйнівниками рослинної органіки. Частка фітофагів становить 0,28. Основними групами фітофагів є *Scarabaeidae* (*Amphimallon solstitialis*, *Melolontha melolontha*, *Serica brunnea*), ґрунтові личинки *Lepidoptera*, личинки *Elateridae* (*Selatosomus cruciatus*), *Mollusca* (*Euomphalia strigella*, *Chondrula tridens*, *Nesovitrea petronella*). Частка зоофагів – 0,11.

Хижаки представлені *Lithobiomorpha* (*Monotarsobius curtipes*, *Monotarsobius aeruginosus*), *Geophilomorpha* (*Arctogeophilus macrocephalus*, *Geophilus proximus*), *Diptera* (*Rhagionidae*, *Stratiomyidae*, *Tabanidae*), *Carabidae*, *Elateridae*, *Staphilinidae* і *Aranea*.

Переважають ендегейні форми (0,60) над епігейними (0,29), норники займають підлегле положення (0,12).

«**С**» – відносно багаті трофотопи, пов'язані з супіщаними ґрунтами. Характерна дуже суттєва роль сапрофагів у комплексі (0,80). Різноманітним у таксономічному і екологічному відношенні є комплекс дощових черв'яків. До його складу входять підстилкові (*Dendrobaena octaedra*, *Eiseniella t. tetraedra*), ґрунтові (*Allolobophora s. trapezoides*, *Allolobophora r. rosea*, *Octolasion lacteum*) і норні (*Lumbricus terrestris*, *Octodrilus transpadanus*) форми. Дощові черв'яки, а також енхітреїди й личинки комарів-довгоногів (*Tipulidae*) є активними гумусоутворювачами. Різноманітний комплекс двопарноногих багатоніжок, які є первинними (*Megaphyllum sjaelandicum*, *Megaphyllum rossicum*, *Brachyiulus jawlowskii*) і вторинними (*Schizothuranius dmitriewi*) руйнівниками мертвих рослинних залишків. Частки фітофагів (0,10) і зоофагів (0,11) приблизно рівні. Серед фітофагів важливу роль відіграють *Scarabaeidae*, *Elateridae* і *Mollusca*. Основними хижаками є *Aranea*, *Staphilinidae*, *Diptera*, *Carabidae* і

Geophilomorpha. Топічна структура угруповань є збалансованою: епігейні, ендегейні й норні форми становлять близько третини від угруповання.

«*D*» – найбагатші місцеперебування, що тяжіють до родючих суглинків або супісєй, які підстеляються прошарками глин або суглинків. У трофічній структурі тваринного населення ґрунтів переважають сапрофаги (0,75–0,79). Частка фітофагів перебуває на рівні 0,08–0,15, хижаків – 0,09–0,17. Частки епігейних (0,40–0,46) і ендегейних (0,36–0,47) приблизно рівні. Норники також виконують важливу роль в угрупованні (0,12–0,19).

«*D_c*» – зустрічається на більш вилужених ґрунтах. Від інших едафотопів ряду *D* відрізняється значнішою часткою мезотрофоценоморф за рахунок меншої частки мегатрофоценоморф. Ця відмінність виникає через перевагу таких видів тварин як дощові черв'яки *Allolobophora* *s. trapezoides* і *Dendrobaena octaedra*, мокриця *Trachelipus rathkii*, сінокосець *Egaenus convexus*, молюск *Euconulus fufvus*, землянка *Escarius retusidens*, ковалик *Agrypnus murinus* та ін.

«*D_{ac}*» – відповідає найсприятливішим лісорослинним умовам, що сприяють формуванню складних лісових ценозів. На рівні ґрунтової мезофауни спостерігається висока видова насиченість комплексу в цілому й в основних екологічних групах. Особливістю є висока частка (0,19) і абсолютні показники чисельності і продуктивності норних ґрунтових тварин.

«*D_n*» – тяжіє до ґрунтів, що відрізняються карбонатністю і в більш вологих гігротобах – розвитком верифікаційних процесів. Цей варіант можна назвати кальцефільно-нітрофільним. Особливістю ґрунтового тваринного населення цього трофотопу є велика чисельність і розмаїття тварин-калькофілів – мокриць (*Trachelipus rathkii*), двопарноногих багатоніжок (*Schizothuranius dmitriewi*, *Megaphyllum sjaelandicum*, *Megaphyllum kievense*) і молюсків (*Euomphalia strigella*, *Succinea oblonga*, *Succinea pfeifferi*, *Chondrula tridens*).

«*E*» – типи лісу, що формуються на фізіологічно відносно бідних ґрунтах, які характеризуються в заплавах ознаками засолення, а в умовах ярово-балкових систем – карбонатністю. Сапрофаги зберігають своє домінуюче положення (0,52), але роль фітофагів стає дуже вагомою (0,31). У топічному відношенні головною є топоморфа ендегейних тварин (0,68). У позазаплавних стаціях серед ендегейних часто зустрічаються степові види, або представники домінуючих у степу груп: *Scarabaeidae*, *Elateridae*, *Tenebrionidae*. Особливістю є перебування в цьому трофотопі сколопендроморфних багатоніжок (*Scyrtops* (*S.*) *hortensis hortensis*). Епігейні тварини частіше належать до лісових видів.

Трофотоп «*F*» в основному пов'язаний з родючими чорноземними ґрунтами. Характерним є паритет між сапрофагами (0,47) і фітофагами (0,46). Серед топоморф переважають ендегейні тварини. Особливу роль в угрупованні відіграють личинки *Elateridae*, *Diptera*, *Scarabaeidae*, *Tenebrionidae*, *Alleculidae*, *Staphilinidae*, *Cerambycidae*, *Curculionidae*, *Chrysomelidae*.

Серед дощових черв'яків постійним мешканцем цього трофотопу є *Allolobophora* *g. rosea*, у штучних лісових насадженнях рідко зустрічається *Dendrobaena auriculatus*. Інші види мігрують у період інтенсивних опадів із сусідніх ценозів. У сприятливі періоди (провесна після танення снігу, осінь після численних опадів) високої чисельності можуть швидко досягати *Enchytraeidae*. Різноманітна група ґрунтових хижаків – землянок (*Schendyla nemorensis*, *Pachimerium ferrugineum*, *Geophilus proximus*, *Arctogeophilus macrocephalus*). Типовими мешканцями цього трофотопу є різноманітні павуки. У сприятливі періоди високу чисельність і розмаїття демонструють кальцефільні групи – *Diplopoda* і *Mollusca*.

9

**ДОЦОВІ ЧЕРВ'ЯКИ В ТРОФІЧНІЙ
СТРУКТУРІ УГРУПОВАНЬ
ҐРУНТОВИХ ТВАРИН****9.1. Участь ґрунтових безхребетних
у трансформації органічної речовини**

У біоценотичній робочій схемі життєвих форм (біоморф) М. П. Акімова (1948) особливе місце займають трофоморфи – екологічні групи тварин, які виділяються специфікою свого харчування.

Характер участі ґрунтових безхребетних в екосистемному кругообігу речовин і потоці енергії залежить від харчових відносин, наявності в складі ґрунтового населення тих або інших трофічних груп, що, у свою чергу, залежить від структури рослинного покриву й типу ґрунту (Жуков, 1996). Найважливіша біогеоценотична роль ґрунтових безхребетних полягає в переробці рослинних залишків, що визначає інтенсивність і напрямок процесу ґрунтоутворення і рівень родючості ґрунтів (Стриганова, 1976, 1980).

Серед ґрунтових тварин представлені всі основні трофічні групи голозойних тварин – фітофаги, сапрофаги, хижаки й некрофаги. Найважливіша особливість екології ґрунтових безхребетних полягає в тому, що їх харчові відносини набагато менше стабільні й менш облігатні, ніж у мешканців верхніх надземних ярусів біогеоценозів. Багато видів і груп ґрунтових тварин характеризуються складними й непостійними харчовими відносинами. При класифікації ґрунтових тварин за типом харчування частіше доводиться мати справу зі змішаними або проміжними варіантами, ніж зі строго визначеними харчовими зв'язками (Стриганова, Чернов, 1980). Мобільність трофічних зв'язків і потенційний взаємозв'язок компонентів можуть розглядатися як найважливіший механізм роботи багатовидового функціонального комплексу (Wallwork, 1976; Pearce, 1978). У комплексі сапрофільних безхребетних можна виділити кілька функціональних груп, що відіграють різну роль у детритних харчових ланцюгах – фітосапрофаги, мікрофітофаги й детритофаги (Стриганова, 1980). Сапрофільні безхребетні розрізняються також за результатами впливу на рослинні залишки в процесі їх переробки, відповідно до чого можуть бути виділені групи карболіберантів і нітроліберантів (Козловская, 1976, 1981). Карболіберанти переважно впливають на міграцію вуглецю в біогеоценозі, а нітроліберанти – переважно на міграцію азоту (Козловская, 1980). Ці групи можна розглядати як аналоги мінералізаторів і гуміфікаторів (Стриганова, 1980).

Трофічна структура тваринного населення ґрунтів може бути використана для зоологічної діагностики ґрунтів. Система трофоморф, що використовувалася для зоологічної діагностики ґрунтів Присамар'я, наведена в таблиці 9 (Жуков, 1996; 1999). Система включає хижаків, некрофагів, облігатних фітофагів і сапротрофний блок.

Сапротрофний блок складається з двох груп: первинних і вторинних руйнівників мертвих рослинних залишків. Кожна група включає підгрупи – нітроліберантів і карболіберантів. До групи карболіберантів входять тварини з широким трофічним спектром. Карболіберанти – первинні руйнівники підстилки відповідають фітосапрофагам за Б. Р. Стригановою (1980). Карболіберанти – вторинні руйнівники мертвих рослинних залишків – близькі за функціональною значимістю до сапрофітофагів. Обидві ці підгрупи досить близькі і їх трофічний спектр залежить від гідротермічних умов (Гиляров, 1949).

Таблиця 9

Трофічні групи ґрунтової мезофауни

Трофічні групи		Систематичні групи
Хижак		Aranea, Lithobiomorpha, Geophilomorpha, Carabidae, Staphilinidae, Tabanidae, Dolichopodidae, Asilidae
Облігатні фітофаги		Curculionidae, Cerambicidae, Byrrhidae
Некрофаги		Silphidae, Elateridae, Carabidae
Сапрофаги – первинні руйнівники рослинних залишків	Нітроліберанти	Lumbricidae
	Карболіберанти	Mollusca, Isopoda, Diplopoda, Scarabaeidae, Elateridae
Сапрофаги – вторинні руйнівники рослинних залишків	Нітроліберанти	Enchytraeidae, Lumbricidae, Tipulidae, Bibionidae
	Карболіберанти	Scarabaeidae, Elateridae, Carabidae, Tenebrionidae, Alleculidae

9.2. Трофічна структура у градієнті екологічних факторів

Наведена система трофічних груп ґрунтової мезофауни (табл. 9) показала свою ефективність для зоологічної діагностики ґрунтів. Відмінною рисою системи є деталізація сапрофільного блоку, що дозволяє диференціювати специфіку спрямованості зоогенної трансформації мертвої органічної речовини. Однак для подальшого аналізу екологічної структури тваринного населення в його трофічному аспекті ми зупинилися на системі трофоморф М. П. Акімова (1948), що включає фітофагів, зоофагів і сапрофагів. Це обумовлено тим, що система М. П. Акімова може бути застосована для всіх тварин, а не тільки для ґрунтових. Тому отримані висновки можуть бути поширені не тільки на угруповання ґрунтових тварин. Проте специфічна система трофоморф ґрунтових тварин (табл. 9) може також бути використана для аналізу екологічної структури й екологічного розмаїття, як, утім, і будь-яка інша обґрунтована система. Залежно від застосовуваної системи ми будемо більшою мірою вищлюювати той аспект екологічного розмаїття, на якому ґрунтувалася система трофоморф.

У нашому випадку, коли за основу взято робочу схему життєвих форм М. П. Акімова (1948), ми одержимо загальну характеристику трофічної структури тваринного населення ґрунтів степового Придніпров'я. Подальша характеристика трофічної структури угруповань ґрунтових безхребетних ґрунтується на розбивці тварин на трофоморфи сапрофагів, фітофагів і зоофагів. Такий рівень деталізації трофічної структури тваринного населення ґрунтів використовується в багатьох роботах і дозволяє одержати достовірні результати. Вивчення змін трофічної структури герпетобію при відновленні лісів у Бельгії дозволило встановити закономірну динаміку залежно від структури лісового біогеоценозу, складу лісового насадження й стадії сукцесії (Pontegniea et al., 2005).

Під трофічною структурою ми розуміємо кількісну характеристику участі трофоморф – сапрофагів, фітофагів і зоофагів, виражену як частку загальної чисельності мезофауни.

Трофічна структура ґрунтової мезофауни демонструє закономірну динаміку в градієнті умов вологості й мінералізації ґрунтового розчину едафотопу (рис. 30). Частка сапрофагів від загальної чисельності збільшується в угрупованні від ксерофільних стацій (частка сапрофагів – 0,08) до гігромезофільних, після чого практично не змінюється і перебуває на рівні 0,73–0,76 у діапазоні від мезогірофільних до ультрагірофільних стацій. Фітофаги демонструють зворотну динаміку: при зростанні умов вологості їх частка знижується від 0,52 у ксерофільних умовах до 0,09–0,17 у мезофільних і більш вологих стаціях. Зоофаги чітко диференціюють дві групи стацій. З одного боку, це ксерофільні й мезоксерофільні стації, де частка хижаків становить 0,40–0,45. З іншого – це більш вологі стації, де частка хижаків складає 0,12–0,18.

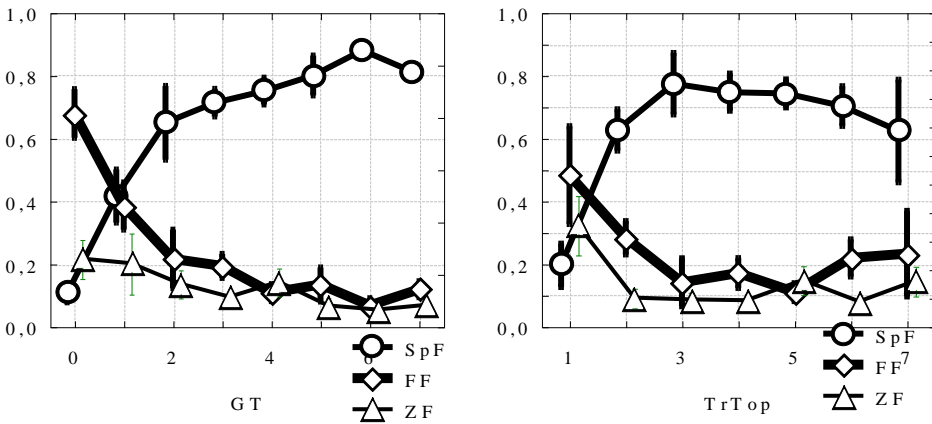


Рис. 30. Трофічна структура ґрунтової мезофауни степового Придніпров'я у градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (TrTop). Гігротопи: 0 – ксерофільні; 1 – мезоксерофільні; 2 – ксеромезофільні; 3 – мезофільні; 4 – гігромезофільні; 5 – мезогірофільні; 6 – гірофільні; 7 – ультрагірофільні. Трофотопи: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_c; 5 – D_{ac}; 6 – D_n; 7 – Е; 8 – F

У градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину сапрофаги віддають перевагу дібровним угрупованням (трофотопи D_c, D_{ac} і D_n), де їх частка сягає максимуму. Зоофаги й фітофаги, відповідно, витісняються сапрофагами в дібровних комплексах, але відіграють важливішу роль у боровому комплексі, чорнокленових дібровах і зональних місцеперебуваннях.

Регресійний аналіз дозволив визначити характер впливу і взаємодії умов вологості й мінералізації едафотопу на трофічну структуру.

Для описання впливу зазначених екологічних факторів на частку сапрофагів статистично достовірною є регресійна модель другого ступеня. Ця модель вказує на незалежний характер впливу умов вологості і мінералізації ґрунтового розчину, тому що коефіцієнт у змінної Tr*GT у регресійному рівнянні достовірно не відрізняється від нуля (табл. 10). Змінна Tr*GT вказує на взаємодію вологості й мінералізації едафотопу. Відсутність взаємодії характерна і для впливу екологічних факторів на фітофагів (табл. 11) і зоофагів (табл. 12). У цілому, характер впливу екологічних факторів на сапрофагів протилежний характеру їх впливу на зоофагів і фітофагів.

Таблиця 10

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на частку сапрофагів в угрупованні ґрунтової мезофауни (R=0,88; F(5,139)=96,74 p<0,000)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			-0,09	0,04	-1,96	0,05
TrTop	1,87	0,30	0,20	0,03	6,16	0,00
GT	1,32	0,21	0,16	0,02	6,41	0,00
Tr*GT	-0,05	0,17	0,00	0,00	-0,29	0,77
TrTop^2	-1,76	0,27	-0,02	0,00	-6,43	0,00
GT^2	-0,93	0,23	-0,02	0,00	-4,05	0,00

Примітка: Beta – нестандартизовані коефіцієнти; Std. Err. – стандартна помилка; B – стандартизовані коефіцієнти; t(139) – рівень t-критерію Стьюдента при 139 ступенях свободи; p-level – рівень значущості

Зростання частки зоофагів та фітофагів в угрупованнях при погіршенні умов існування сапрофагів свідчить про зрушення в комплексі сапрофагів у бік r-стратегів. Безумовно, зоофаги потребують певної бази для живлення. Синхронне підвищення значення фітофагів у степових та борових угрупованнях може частково задовольнити потреби хижаків. Важливу роль у живленні хижаків в екстремальних умовах відіграють також сапрофаги, але менших розмірних груп. Треба вказати, що знайдені статистичні залежності справедливі для мезофауни, бо менші за розмірами представники ґрунтової фауни не вивчалися. Але не можна відкидати їх значення в організації трофічних ланцюгів у ґрунті.

Таблиця 11

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на частку фітофагів в угрупованні ґрунтової мезофауни (R=0,77; F(5,139)=40,23 p<0,000)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			0,57	0,04	14,20	0,00
TrTop	-1,82	0,41	-0,13	0,03	-4,43	0,00
GT	-0,91	0,28	-0,07	0,02	-3,26	0,00
Tr*GT	-0,06	0,23	0,00	0,00	-0,27	0,79
TrTop^2	1,92	0,37	0,01	0,00	5,19	0,00
GT^2	0,70	0,31	0,01	0,00	2,23	0,03

Примітка: див. табл. 10

Серед малих представників угруповань тваринного населення ґрунтів велике значення мають нематоди, колемболи, кліщі, енхитреїди, а також ювенільні фази

розвитку груп, що належать до мезофауни. Особливості життєвого циклу *r*-стратегів дозволяють ефективно використовувати короткий час, коли умови середовища сприятливі для життя. Це особливо важливо для степових зональних та борових угруповань. Весною при співпадінні достатньої кількості тепла та вологи відбувається інтенсивне зростання чисельності ґрунтових безхребетних, особливо ґрунтових сапрофагів. Саме завдяки активності сапрофагів процеси трансформації органічної речовини спрямовуються в бік переваги гуміфікації над мінералізацією.

Таблиця 12

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на частку зоофагів в угрупованні ґрунтової мезофауни (R=0,72; F(5,139)=29,05 p<0,000)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			0,51	0,03	14,66	0,00
TrTop	-1,16	0,45	-0,07	0,03	-2,59	0,01
GT	-1,30	0,30	-0,08	0,02	-4,26	0,00
Tr*GT	0,17	0,25	0,00	0,00	0,68	0,50
TrTop^2	0,83	0,40	0,01	0,00	2,04	0,04
GT^2	0,85	0,34	0,01	0,00	2,48	0,01

Примітка: див. табл. 10

Кількісні зміни в трофічній структурі угруповань супроводжуються якісними перебудовами. Загальне збільшення частки сапрофагів пов'язане зі зростанням їх екологічного різноманіття. У степових угрупованнях переважають власне ґрунтові форми, а в борових – підстилкові. В дібровах, де частка сапрофагів найбільша, сапротрофний комплекс представлений підстилковими, ґрунтовими та норними формами. Екологічне різноманіття сапротрофного комплексу сприяє інтенсифікації ґрунтотвірного процесу та активізації біологічного кругообігу речовин.

10 ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ В ТОПІЧНІЙ СТРУКТУРІ ҐРУНТОВОЇ ФАУНИ

10.1. Екологічні особливості генетичних горизонтів ґрунту як середовища існування тварин

Більшість місцеперебувань структурно стратифіковані, а в різних біогоризонтах живуть різні групи видів тварин (Basset et al., 2001).

Ґрунтова підстилка й мінеральні ґрунтові горизонти безпосередньо контактують між собою, вони тісно пов'язані з речовинним і енергетичним обміном і значно впливають один на одного. Однак екологічні властивості цих біогоризонтів дуже відрізняються (табл. 13). У напрямку від поверхні підстилки в глиб ґрунту відбувається зменшення амплітуди коливання ряду фізичних факторів середовища, таких як температура та вологість. Так, у результаті еколого-кліматологічних досліджень Ю. І. Грицаном (2000) встановлено, що в чорноземних ґрунтах на плакорі степової зони України найбільшою амплітудою відрізняються добові зміни температури на поверхні ґрунту і у верхніх горизонтах до 10 см. Зменшення добової різниці починається з глибини 15 см, при найменшому значенні її в горизонті 40 см.

Світловий режим у явному вигляді існує тільки в підстилці, у ґрунті ж освітлення немає. З іншого боку, коливання рівня ґрунтових вод у гідроморфних ґрунтах можуть також бути важливим фактором мінливості середовища перебування для ґрунтових тварин.

Таблиця 13

Екологічні властивості підстилки й ґрунту як середовищ існування ґрунтових тварин

Властивість	Підстилка	Ґрунт
Температура	Висока амплітуда	Низька амплітуда
Вологість	Висока амплітуда, можливість просякнення при малій кількості опадів або росоутворенні	Низька амплітуда, необхідність великої кількості опадів для просякнення; можливість живлення ґрунту водою
Фізична щільність	Низька, пухке середовище	Висока, зазнає впливу ваги більш високих горизонтів

Властивість	Підстилка	Ґрунт
Роль вібрації субстрату для орієнтації тварин	Низька, коливання швидко загасають.	Висока, коливання передаються на достатню для орієнтації відстань

Закінчення таблиці 13

Властивість	Підстилка	Ґрунт
Здатність підтримувати систему ходів	Низька, залежить від потужності підстилки (швидкості її розкладання й латерального знесення); змінюється протягом року	Висока, залежить від механічного складу (істотно не змінюється протягом певного часу)
Протидія руху	Низька	Висока, залежить від розмірів тварини
Кількість органіки	Висока; велика кількість органічних поживних речовин	Низька (виняток – болотні ґрунти); переважна більшість – у вигляді гумусових речовин
Кількість мінеральних речовин	Низька; більшість мінеральних речовин ковалентно пов'язана	Висока частка у вільній мінеральній формі (виняток – болотні ґрунти)
Повітряні умови	Аеробні	Комбінація аеробних і анаеробних
Роль світла для орієнтації	Істотна	Відсутня
Роль вітру	Значна для латерального переміщення підстилки	Тільки в екстремальних випадках у лісі. “Чорні бурі” в степу в минулому
Швидкість газообміну з атмосферою	Висока; газовий склад і вологість мають тенденцію до показників, близьких до атмосферного повітря	Низька; вже на невеликій глибині вологість близька до 100%; газовий склад ґрунтового повітря багатий на вуглекислий та інші гази, суттєво відрізняється за парціальним тиском газів від атмосферного повітря
Роль водних потоків	Значна для латерального переміщення підстилки; в умовах заплав – особливо значна	Тільки в екстремальних випадках. В умовах заплав – особливо значна
Горизонтальна гетерогенність	Висока; формуються скупчення підстилки або ділянки без підстилки; горизонтальна мінливість властивостей підстилки дуже значна	Низька; відносна однорідність властивостей ґрунту в горизонтальному напрямку
Вплив живих організмів з інших біогоризонтів (не ґрунтово-підстилковий блок)	Істотний	Мінімальний

У весняний період підстилка прогрівається раніше за мінеральні ґрунтові горизонти і при досить високому рівні вологості утворює сприятливі місцеперебування для активної життєдіяльності педобіонтів. Підстилка виконує термоізолювальну функцію, тому в літній період ґрунт нагрівається пізніше підстилки, довше зберігає оптимальний рівень вологості, і в ньому триваліший період часу ґрунтові тварини можуть бути фізіологічно активними до початку періоду літнього спокою. При випаданні нечастих, але рясних літніх дощів у підстилці тимчасово можуть виникати осередки чисельності тварин, у той час як власне ґрунтові тварини звичайно не реагують на такі явища.

Добова динаміка фізичних факторів найвідчутніша в підстилці, тому для епігейних і норних тварин чітко виражений циркадний ритм активності. Для ендегейних тварин циркадні ритми виражені меншою мірою, частіше можна говорити про деяку зміну глибини активності цих тварин протягом доби: у нічний час активність зміщується ближче до поверхні ґрунту, а вдень – у більш глибокі ґрунтові горизонти.

У підстилковому горизонті дуже важлива роль органів зору для орієнтації, у той час як у ґрунтових тварин органи зору відсутні, нерозвинені або просто мають менше функціональне значення. Важливу роль для орієнтації в ґрунті виконують органи хімічного чуття, тактильні органи і сприйняття коливань субстрату. Ґрунтові тварини видають специфічні звуки, за якими педобіонти можуть бути ідентифіковані і кількісно визначені за допомогою технічних акустичних засобів (Brandhorst–Hubbard et al., 2001). Цілком імовірно, що ґрунтові хижакі здатні використовувати ці звуки для пошуку жертв.

Підстилкові тварини пігментовані або повністю, або у верхній частині тулуба. У власне ґрунтових тварин забарвлення звичайно відсутнє або світліше, ніж у підстилкових представників близьких таксономічних груп.

Ендегейні педобіонти або активно прокладають ґрунтові ходи, або використовують ходи, прокладені іншими тваринами, а також природну шпаруватість ґрунту. Локомоторна активність ендегейних форм спрямована на засвоєння обсягу ґрунтових ходів, тоді як локомоторна активність епігейних форм має горизонтальну спрямованість. Нори мають менше значення для епігейних тварин, тому що структура підстилки природно надає великий лабіринт структурованого простору.

Латеральне переміщення підстилки під впливом вітру, води або зносу під дією сили ваги призводить до утворення місць її скупчення і ділянок ґрунту без мертвого рослинного покриву. У місцях скупчення підстилки коливання фізичних факторів середовища зменшуються, що наближає такі ділянки за деякими властивостями до ґрунтових умов. Ці ділянки є рефугіумами підстилкової фауни на мікрорівні. У них відбувається скупчення епігейних форм у відносно несприятливі періоди доби (або сезону). Таким чином виникає необхідність у горизонтальних міграціях епігейних тварин.

Адаптації тварин для пересування й орієнтації в горизонтальному напрямку в підстилці відмінні від тих, які необхідні для адаптації до переміщення і орієнтації в системі ґрунтових ходів. Відповідно, проникнення епігейних форм у товщу ґрунту, а ендегейних форм – у підстилку є явищами рідкісними. Для епігейних форм звичайно це пов'язано з періодом спокою, а для ендегейних – з періодом розселення. Так, широко відомий факт збільшення міграційної активності ґрунтових дощових черв'яків під час численних опадів. У нормі переміщення між підстилкою і ґрунтом характерне для екологічної групи норників.

Адаптація для горизонтального переміщення епігейних форм пов'язана з необхідністю пристосовування до екстремальних і мінливих кліматичних умов підстилки. Часто це щільні покриви тіла (молюски, мокриці, багатоніжки, личинки комах). У підстилкових дощових черв'яків покриви залишаються м'якими, але, на відміну від ґрунтових форм, шар зовнішньої кутикули в них набагато товщий.

Адаптивні механізми, спрямовані на стабілізацію умов внутрішнього середовища організму, характерні для тварин з довгим життєвим циклом – *K*-стратегів. Великі розміри вже є морфологічною адаптацією для стабілізації внутрішнього середовища, тому що відносна поверхня тіла в силу аллометричних залежностей у більших тварин менша. У свою чергу, *r*-стратегі швидко досягають статевої зрілості в сприятливий період при відносно малих розмірах тіла (енергія витрачається на репродукцію, а не на накопичення біомаси).

Як у підстилці, так і в ґрунті, представлені *r*-стратегі й *K*-стратегі, але в підстилці переважають *r*-стратегі, а в ґрунті – *K*-стратегі. У підстилковому горизонті спостерігається більше видове багатство і метаболічна активність, у ґрунті – більше накопичення біомаси угруповань тварин.

10.2. Система топоморф ґрунтових тварин

Ґрунт як середовище існування є складним гетерогенним полідисперсним утворенням. Особливості сприйняття ґрунтовими тваринами екологічної обстановки залежать від їх розмірів і від гетерогенності ґрунту. Гетерогенність, або строкатість ґрунту, змінюється в горизонтальному й вертикальному напрямках. Вертикальна гетерогенність проявляє себе в закономірній зміні ґрунтових горизонтів. Потужність генетичних горизонтів, їх фізичні, хімічні, механічні і біологічні властивості формують генетичну своєрідність ґрунтового покриву і тваринного населення.

Ґрунтовий субстрат надзвичайно щільний і тому форма тіла ґрунтових безхребетних тварин визначається силовими відносинами із середовищем, у якому вони прокладають свої ходи. Особливо це стосується органів руху, декотрі з яких унаслідок еволюційних адаптацій зникають зовсім, іноді замінюючись своїми функціональними «дублерами», у тому числі і на нових ділянках тіла в порядку зміни функцій (Гиляров, 1939, 1957, 1964; Стебаев, Колпаков, 2003). У ерукоподібних личинок пластинчастовусих жуків (*Scarabaeidae*) і навіть позбавлених головної капсули личинок *Diptera* (підряд *Brachycera Cyclorrhapha*) мандибули перетворюються на органи пересування (розпушування ґрунту, чіпляння за ґрунтові частки). У ряді випадків вирости на тілі, що слугують для опори і проштовхування тіла вперед, а також для засипання позаду зробленого в ґрунті ходу, не завжди виникають на місцях подібних попередників. Це особливо властиво личинкам примітивних таксономічних груп жуків як серед *Polyphaga*, так і серед *Adephaga* (Стриганова, 1966; Гиляров, Стриганова, 1986).

Різні генетичні горизонти ґрунту формують особливі вимоги до ґрунтових тварин. У процесі еволюційного розвитку у тварин виникли конвергентні ряди адаптивних змін, що надає можливості виділити особливі екологічні групи ґрунтових тварин – топоморфи.

Топоморфа – це екологічна група ґрунтових тварин, виділена на підставі надання переваги певному ґрунтовому горизонту, що проявляється в сукупності морфологічних і фізіологічних адаптацій, а також в особливостях просторового розподілу організмів. Топоморфа – функціонально значима категорія, що вказує, у якому ґрунтовому горизонті варто очікувати найбільшої функціональної активності того або іншого виду тварин або фази його онтогенезу, які належать до певної топоморфи.

У рамках морфологічних адаптацій личинок до перебування на різній глибині у ґрунті Краузе (Krause, 1928) запропонував виділяти дев'ять морфоадаптаційних типів: екзобіонти (мешканці поверхні), екзостратобіонти (поверхнево-підстилкові), акростратобіонти (підстилкові), гіпостратобіонти (нижньопідстилкові), геміедафобіонти

(підстилково-грунтові), акроедафобіонти (верхньогрунтові), мезоедафобіонти (грунтові), гіпоедафобіонти і гіпоеуедафобіонти (глибокогрунтові) (цит. за Стебаєв, Колпаков, 2003). У роботі І. В. Стебаєва і В. Е. Колпакова (2003) для класифікації екоморф ґрунтових личинок комах наведена система морфоадаптаційних типів Краузе взята за основу. Але для використання екоморф для зоодіагностики режиму ґрунтів використана менш детальна система, що розбиває ґрунтових личинок не на 9, а на 4 групи – підстилкові, ґрунтово-підстилкові, верхньогрунтові і власне ґрунтові. Було встановлено, що просторовий розподіл різних екоморф, який демонструє ознаки адаптації до перебування в різних генетичних горизонтах ґрунту, закономірно змінюється в сукцесійному ряду гігrogenних місцеперебувань. Клімаксовий зональний педозооценоз характеризується великим різноманіттям екоморф у підстилковому й ґрунтовому горизонтах (Стебаєв, Колпаков, 2003).

Серед ґрунтових тварин можна виділити наступні топоморфи: епігейні, ендегейні й норні. Це розбиття запропоноване Буше (Bouche, 1971, 1977) для дощових черв'яків, але воно може бути спроектоване на решту ґрунтових безхребетних. Так, у роботі Т. Decaens et al. (1998) ґрунтова макрофауна розбита на три екологічних групи: серед дощових черв'яків виділені епігейні, ендегейні і норники, серед мурах – норники й епігейні, жуки розподілені на епігейних і ендегейних, до епігейних віднесені губоногі й двопарноногі багатоніжки, мокриці, павуки, червононогі моллюски. Було показано, що в трав'янистих угрупованнях переважають ендегейні форми, а в лісових – епігейні; хвойні ліси чітко диференціюються за перевагою епігейних форм від пасовищних і широколистяних угруповань, де спостерігається збалансована топічна структура з вираженим ядром з ендегейних форм і норників (Decaens et al., 1998).

Епігейні тварини віддають перевагу підстилці й верхнім ґрунтовим горизонтам. Ендегейні віддають перевагу мінеральним ґрунтовим горизонтам. Норники активно опановують як підстилку, так і мінеральні ґрунтові горизонти, тому мають здатність прокладати потужні вертикальні системи ходів або користуватися прокладеними іншими тваринами в інтервалі всієї ґрунтової товщі.

Очевидно, що системи розбиття ґрунтових тварин на морфоадаптивні групи за ознакою надання переваги певному ґрунтовому горизонту, яких дотримуються Краузе (Krausse, 1928), Акімов (1948), Буше (Bouche, 1971, 1977) і Стебаєв, Колпаков (2003) не є суперечливими, а є лише різними рівнями деталізації членування тваринного населення. Використовуючи ідеологію М. П. Акімова (1948), всі запропоновані підходи можна поєднати в одну систему, що включає три порядки топоморф (табл. 14).

Таблиця 14

Система топоморф ґрунтових безхребетних

Топоморфи 1-го порядку	Топоморфи 2-го порядку		Топоморфи 3-го порядку
Буше (Bouche, 1971, 1977)	Акімов (1948)	Стебаєв, Колпаков (2003)	Краузе (Krausse, 1928)
епігейні	стратобіонти	підстилкові	екзобіонти (мешканці поверхні) екзостратобіонти (поверхнево-підстилкові) акростратобіонти (підстилкові) гіпостратобіонти (нижньопідстилкові)
	педобіонти	ґрунтово-підстилкові	геміедафобіонти (підстилково-ґрунтові)
ендегейні	едафобіонти	верхньогрунтові	акроедафобіонти (верхньогрунтові)

Топоморфи 1-го порядку	Топоморфи 2-го порядку		Топоморфи 3-го порядку
		власнегрунтові	мезоедафобіонти (грунтові) гіпоедафобіонти (нижньогрунтові) гіпоеуедафобіонти (глибокогрунтові)
норники			–

Очевидно, ступінь деталізації екологічного описання топічної структури тваринного населення залежить від цілей дослідження й особливостей досліджуваного об'єкта. Далі наведене описання топічної структури ґрунтових тварин відповідає рівню топоморф першого порядку.

10.3. Топічна структура тваринного населення ґрунтів у градієнті екологічних факторів

Топічна структура угруповань ґрунтових тварин степового Придніпров'я демонструє закономірну динаміку в градієнті умов вологості й мінералізації ґрунтового розчину едафотопу (рис. 31). При зростанні вологості частка епігейних тварин збільшується, про що свідчать знаки статистично достовірних коефіцієнтів регресійної моделі (табл. 15). Для описання мінливості частки епігейних і ендегейних тварин краще підходить поліном другого степеня, а для норників – першого. Для епігейних і ендегейних тварин роль взаємодії умов вологості й мінералізації ґрунтового розчину не є статистично достовірною, тоді як для норників фактор взаємодії дуже важливий (табл. 16, 17).

Збільшення вологості є необхідною умовою активного засвоєння ґрунтовими тваринами верхніх ґрунтових горизонтів і підстилки. Висока вологість знижує ризики, що існують у такому флуктуючому середовищі, як шар мертвих рослинних залишків. Волога через свої фізичні властивості має здатність істотно згладжувати температурні коливання, тому що вода характеризується значною теплоємністю. Крім того, умови вологості й потужність підстилки як наслідок продукційних процесів біогеоценозу тісно пов'язані.

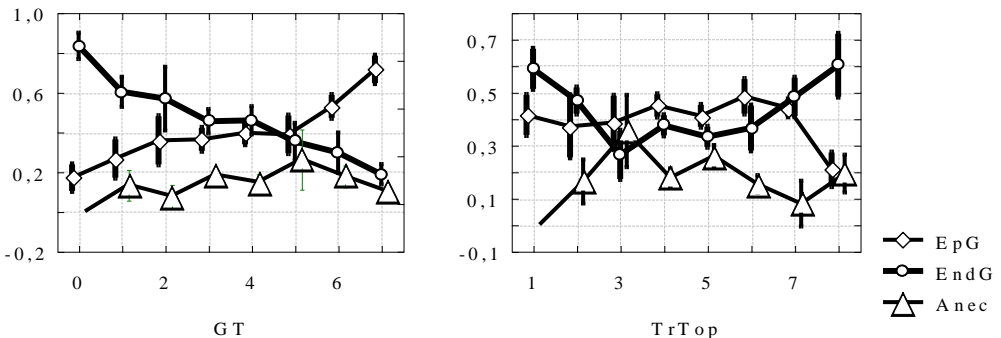


Рис. 31. Топічна структура ґрунтової мезофауни степового Придніпров'я в градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (TrTop). Гіротопи: 0 – ксерофільні; 1 – мезоксерофільні; 2 – ксеромезофільні; 3 – мезофільні; 4 – гігромезофільні; 5 – мезогірофільні; 6 – гірофільні; 7 – ультрагірофільні. Трофотопи: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_c; 5 – D_{ac}; 6 – D_n; 7 – Е; 8 – F

Більш потужна підстилка має значну екологічну місткість для існування в ній численних і різноманітних угруповань тварин. Власне ґрунтові форми також позитивно реагують на ґрунтову вологість, якщо це не стосується заболочування. Але зміни топічної структури угруповань свідчать про те, що епігейна група ґрунтових тварин більш чутлива до умов вологості. У ксерофільних і мезоксерофільних умовах норники не зустрічаються. Ця група сягає максимальної частки в угрупованні в мезогірофільних умовах, тому що подальше збільшення вологості едафотопу за правилом екологічної кривої негативно впливає на норників.

Таблиця 15

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на частку епігейних форм в угрупованні ґрунтової мезофауни (R=0,49; F(5,139)=9,20 p<0,000)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			0,34	0,06	5,43	0,00
TrTop	1,61	0,56	0,13	0,05	2,88	0,00
GT	-1,33	0,38	-0,12	0,04	-3,51	0,00
Tr*GT	0,07	0,31	0,00	0,00	0,23	0,82
TrTop^2	-1,75	0,50	-0,02	0,00	-3,49	0,00
GT^2	1,38	0,42	0,02	0,01	3,26	0,00

Примітка: Beta – нестандартизовані коефіцієнти; Std. Err. – стандартна помилка; B – стандартизовані коефіцієнти; t(139) – рівень t-критерію Стьюдента при 139 ступенях свободи; p-level – рівень значущості

Таблиця 16

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на частку ендегейних форм в угрупованні ґрунтової мезофауни (R=0,57; F(5,139)=13,33 p<0,000)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			0,76	0,07	10,62	0,00
TrTop	-2,09	0,53	-0,21	0,05	-3,95	0,00
GT	0,35	0,36	0,04	0,04	0,98	0,33
Tr*GT	0,60	0,30	0,01	0,01	2,04	0,04
TrTop^2	1,90	0,48	0,02	0,01	3,99	0,00
GT^2	-1,03	0,40	-0,02	0,01	-2,57	0,01

Примітка: див. табл. 15

Якщо врахувати, що топічна структура ґрунтових тварин має функціональне значення, то можна стверджувати, що екологічні фактори, які є типотвірними в лісах степової зони – умови вологості і мінералізація едафотопу – впливають на функціональні властивості угруповань ґрунтових безхребетних. Цей вплив позначається на приурочуванні зони активності тварин до певного ґрунтового горизонту. Активність тварин може бути переважно пов'язана з підстилкою або ґрунтом. У деяких випадках тварини енергійно впливають на ґрунтотвірний процес уздовж усієї товщі ґрунту від підстилки до мінеральних горизонтів.

Таблиця 17

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на частку норників в угрупованні ґрунтової мезофауни (R=0,57; F(5,139)=13,33 p<0,000)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			-0,10	0,06	-1,78	0,08
TrTop	1,00	0,57	0,07	0,04	1,74	0,08
GT	1,03	0,39	0,09	0,03	2,66	0,01
Tr*GT	-0,90	0,32	-0,01	0,00	-2,81	0,01
TrTop^2	-0,58	0,52	0,00	0,00	-1,13	0,26
GT^2	-0,17	0,44	0,00	0,00	-0,40	0,69

Примітка: див. табл. 15

Залежність топічної структури тваринного населення ґрунтів від умов вологості та мінералізації едафотопу не свідчить про механічний характер цього зв'язку. Тваринне населення зазнає зовнішнього впливу, але є самостійною системою, яка володіє стійкістю. Тому екологічне різноманіття ґрунтових тварин сприяє стабілізації процесів трансформації органічних речовин та інших ґрунтотвірних процесів.

Найбільше екологічне різноманіття тваринного населення властиве чорноземам лісовим у байрачних дібровах степової зони України. В заплавах екосистемах різноманіття знижується внаслідок впливу факторів повеней та алювіальності. Значення норників зменшується внаслідок дії лугового та болотного процесів. Засолення ґрунтів, яке часто спостерігається в заплавах степових рік, негативно впливає на норників та власне ґрунтових тварин. У степу переважають власне ґрунтові форми. Ймовірно, до періоду сільськогосподарського засвоєння степових земель типовими мешканцями степових зональних угруповань були норники.

11

СТРУКТУРНИЙ АСПЕКТ РІЗНОМАНІТТЯ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН

11.1. Уявлення про структуру екологічних систем

При вивченні екосистем звертається увага на їх склад, структуру і функції (поведінку) (Баканов, 2000). Виділяються три напрямки в трактуванні структури (Мазинг, 1973): структура як синонім складу, структура як синонім будови і структура як сукупність зв'язків. Найчастіше структуру визначають як сукупність зв'язків між компонентами (Федоров, Гильманов, 1980; Василевич, 1983). Структура – це сукупність властивостей системи, суттєвих із погляду виконуваного дослідження, які характеризуються інваріантністю на всьому інтервалі функціонування, що цікавить дослідника, або на кожній непересічній підмножині, на які розбитий інтервал функціонування (Николаев, Брук, 1985, 1985).

Для аналізу сучасної практики застосування уявлення «структура екосистеми» було здійснено процедуру обліку частоти посилань на цей термін і спільну частоту зустрічальності пов'язаних із ним термінів через пошукову систему «Altavista» (www.altavista.com) (так званий контент-аналіз). Пошук був проведений у документах з розширенням *.pdf, у яких в Інтернеті найчастіше представлені наукові публікації. Усього було знайдено понад 113000 посилань на документи, що містять точне сполучення «ecosystem structure». Серед цих документів було виконано пошук зустрічальності інших термінів, тематично близьких до уявлення «екологічна структура». Близькі терміни було розподілено на категорії: розмаїття, фактори середовища, глобальні процеси, трофічна структура, охорона природи, функції екосистеми, динаміка і стійкість екосистем, індекси розмаїття, інформаційні процеси в екосистемі, статистичні методи аналізу структури екосистем, складність екосистеми, угруповання ґрунтових організмів, екологічні матриці і їх застосування. До кожної категорії увійшло від 3 до 9 термінів (Додаток 1).

Найчастіше зустрічаються терміни, які належать до категорії «Розмаїття» (у середньому 19367 посилань на один термін). З категорії «Розмаїття» лідером за зустрічальністю є термін біорізноманіття («biodiversity»). Таким чином, у науковій літературі екологічна структура тісно асоційована з біологічним різноманіттям.

Структура може бути визначена як сукупність характеристик *неоднорідності* досліджуваного об'єкта, які належать до трьох аспектів: співвідношення окремих складових частин, взаємозв'язку між частинами, зміни частин і об'єкта в цілому (Баканов, 2000).

Якщо перший аспект структури в розумінні О. І. Баканова (2000) доповнити числом окремих частин, то він точно відповідає поняттю видового розмаїття, що

залежить від видового багатства й вирівняності розподілу видів. Тому зрозуміла тісна асоціація уявлень «екологічна структура» і «розмаїття» у сучасній науковій практиці.

Другий аспект – взаємозв'язок між частинами – знаходить своє відбиття в таких уявленнях як екологічна складність, зв'язність, складність, ієрархія. Необхідно відзначити, що істотним пробілом у застосуванні уявлення «структура екосистеми» є рідке згадування в літературі у зв'язку з ним про складність екосистеми (у середньому 47 посилань на термін). Імовірно, цей пробіл обумовлений слабкою методологічною розробкою питання про виявлення складності екосистеми і трудомістку методикою її оцінки. Поширеним засобом характеристики екологічної складності є застосування різних статистичних методів аналізу структури, таких як кластерний, кореляційний, факторний, дискримінантний і аналіз відповідностей (у середньому – 123 посилання).

Третій аспект являє собою динаміку екосистеми. Важливим контекстом екологічної структури є динаміка і стійкість екосистем (у середньому 161 посилання на термін), функції екосистем (у середньому 439 посилань), інформаційні процеси та індикація (139), практичні додатки, як, наприклад, охорона природи (558).

На думку ряду дослідників, для оцінки стану екосистем їх структура надає більше інформації, ніж біомаса і потік енергії (Павлов, Кожова, 1982).

Виділяють зовнішню і внутрішню структуру системи (Свидерский, 1962). Внутрішню структуру становить співвідношення між елементами системи, зовнішню утворюють зовнішні зв'язки системи з навколишнім середовищем. Для даної системи навколишнє середовище є сукупністю всіх об'єктів, зміна властивостей яких впливає на систему, а також тих об'єктів, чії властивості змінюються внаслідок поведінки системи (Hall, Fagen, 1965). Вивчення зовнішньої структури важливе ще і тому, що, виходячи з теореми Геделя, можна вважати, що кожна система має властивості, які не можуть бути пояснені шляхом вивчення тільки даної системи (Бердышев, Ханжин, 1991).

Незначно за рівнем зв'язку поняттю «розмаїття» поступається поняття «фактори навколишнього середовища», особливо таке важливе поняття як температура (59500 зустрічей). Але варто відзначити, що як розмаїття, так і фактори навколишнього середовища частіше виступають як абстрактні поняття, а не як конкретні властивості. Це видно з того, що частота зустрічальності мір розмаїття – індексів Шеннона, Сімпсона, терміна «вирівняність» дуже мала (у середньому – 148 на один термін). Те ж можна сказати із приводу термінів, що конкретизують уявлення «фактор середовища», такі як «температура води» (1270), «температура ґрунту» (424), «вологість» (1120).

У своєму конкретному сенсі «структура екосистеми» часто ототожнюється із трофічною структурою. Висока частота спільної зустрічальності уявлення «екологічна структура» з поняттями «харчові ланцюги» (4870 посилань), «хижаки» (2960), «травоїдні» (1520). Інші аспекти екологічної структури обговорюються в літературі набагато рідше. Наприклад, терміни «екологічні інженери» (український еквівалент – тварини-середовищеутворювачі) зустрінутий в 161 посиланні, «екологічна група» – в 41, «епігейні», «ендогейні», «норники» як характеристики топічної диференціації тваринного населення, що є важливим аспектом екологічної структури, зустрічаються в 11–22 посиланнях.

Таким чином, можна говорити про те, що поняття «екологічна структура» часто застосовується в науковій літературі без свого точного визначення як абстрактний конструкт, що у контексті тісно пов'язаний різноманіттям екосистеми і має властивість змінюватися або протистояти змінам у відповідь на вплив факторів зовнішнього середовища. Часто фактори зовнішнього середовища є не конкретними, а виступають як інтегральні в статусі глобальних процесів – глобальні зміни (6150), глобальне потепління (2380), спустинення (рідше – 784), кислотні опади (рідко – 108).

О. П. Левич (1980) виділяє 10 типів структур екологічних угруповань. О. І. Баканов (2000) вважає доцільним виділити наступні структури: таксономічну,

розмірну, вікову, статеву, генетичну, фенетичну, домінування, часову, просторову, лімітаційну, інформаційну, трофічну, енергетичну, екологічну, етологічну, соціальну, кореляційну.

Велика чисельність типів структур змушує припустити, що в їх основі міститься деяка фундаментальна структура – *morph* у найширшому сенсі цього слова (Михайловский, 1988). Виявлення даної інтегральної структури, з якої всі інші відомі структури виводилися б як окремі випадки, підняло б вивчення екологічних систем на якісно новий рівень (Баканов, 2000).

11.2. Стохастичні відносини між видовим багатством і мінливістю видової композиції

Число видів, що входять в угруповання (видове багатство) змінюється в просторі і у часі. Зі стохастичної точки зору, два компоненти визначають видове багатство: це розподіл відносної чисельності видів і число індивідуумів, вилучене із цього розподілу (Stevens et al., 2003). Значна кількість екологічної літератури сконцентрована на біологічних детермінантах цих двох компонентів. Безліч факторів взаємодіють, визначаючи розподіл відносної чисельності видів і загальну чисельність індивідуумів в угрупованні.

Для простоти і можливості аналітичної обробки розподіл відносної чисельності видів може бути описаним за допомогою геометричного розподілу. Цей ранговий розподіл $g(R, d) = d(1-d)^{R-1}$ є ймовірністю витягти з угруповання індивідуума з рангом чисельності R (Stevens et al., 2003). Геометричний розподіл залежить від одного параметра d , що є відносною чисельністю найбільш звичайного виду (тобто для якого $R=1$). Таким чином, d є параметром домінування (Stevens et al., 2003).

Домінування d конкретного розподілу і загальне число індивідуумів в угрупованні, N , повністю визначають очікуване видове багатство $E\{S\}$ – очікуване число видів в угрупованні. Очікуване видове багатство угруповань збільшується разом зі збільшенням N і зменшенням d . Зокрема, спостережуване видове багатство має середнє (математичне очікування):

$$E(S) = S_p - \sum_{i=1}^{S_p} (1 - p_i)^N,$$

де S_p – число видів у сукупності з будь-якою кінцевою ймовірністю включення в угруповання.

Цей вираз можна представити в геометричному еквіваленті:

$$E(S) = S_p - \sum_{i=1}^{S_p} (1 - d(1-d)^{i-1})^N,$$

Для будь-якого фіксованого значення d , $E(S)$ збільшується зі збільшенням N . Однак, для будь-якого фіксованого значення N , $E(S)$ зменшується при збільшенні домінування d (Stevens et al., 2003).

Розглянемо угруповання, розміри якого змінюються випадково і незалежно. Тільки на рідкісному і випадковому інтервалі даний вид і буде представлений точно n_i індивідуумів. Далі припустимо, що індивідууми всіх видів конкурують за кінцеву кількість ресурсів, так що загальна кількість індивідуумів в угрупованні є фіксованою величиною. Показано (Stevens et al., 2003), що сума квадратів композиції видів може бути знайдена в такий спосіб:

$$SS = N(1 - \sum_{k=1}^S p_k^2).$$

Ця сума квадратів відхилень є сумою квадратів відстаней від кожного індивідуального спостереження до центроїда мультиноміального розподілу всіх видових ідентичностей (Stevens et al., 2003).

Середня (на один індивідуум) дисперсія може бути отримана розподілом SS на її ступені волі $(N-1)$:

$$Var_i = \frac{N}{N-1} (1 - \sum_{k=1}^S p_k^2).$$

Ця величина є середнім квадратом відстані від індивідуума до центроїда угруповання. Значення величини Var_i більше, коли індивідууми розподілені рівно по широкому розмаїттю видів, і нижче, коли більшість індивідуумів належать окремому виду. Lande (1996) указував, що індекс розмаїття Сімпсона є просто членом рівняння, який міститься у дужках, і визначає величину Var_i .

Центроїд композиції видів, що встановлюється вектором $Y=[p_1, p_2, \dots, p_s]$, центрований стосовно параметричного центроїда U , оцінка якого зазнає експериментальної помилки і може бути пов'язана з дисперсією:

$$Var_c = \frac{1}{N-1} (1 - \sum_{k=1}^S p_k^2).$$

Величина Var_c близько співвідноситься з мірами стійкості угруповань, застосовуваними Frank, McNaughton (1991) і Sankaran, McNaughton (1999).

Величини SS , Var_i і Var_c є мірами композиційної мінливості видового угруповання. Ці міри можуть бути співвіднесені з розподілом відносної чисельності видів і загальною чисельністю угруповань. У роботі Stevens et al. (2003) для простоти ілюстрації подібного зв'язку прийнято, що розподіл відносної чисельності видів підкоряється геометричному розподілу. Показано, що величини SS , Var_i і Var_c можуть бути обчислені в такий спосіб (Stevens et al., 2003):

$$SS = N(1 - \frac{d}{2-d}) \quad Var_i = \frac{N}{N-1} (1 - \frac{d}{2-d}) \quad Var_c = \frac{1}{N-1} (1 - \frac{d}{2-d}).$$

Таким чином, міри композиційної мінливості стають функціями N і d . Ці ж два параметри визначають стохастичні детермінанти видового багатства. Для фіксованого значення d величина SS є зростаючою функцією N , Var_i у реальних умовах демонструє плоску залежність (мало залежить) від N у реальному діапазоні значень N , а Var_c зменшується зі збільшенням N . У той же час, для будь-якого фіксованого N всі три міри збільшуються зі зниженням домінування d (тобто при збільшенні вирівняності).

11.3. Принципи теорії нейтрального розмаїття

11.3.1. Метаугруповання і локальне угруповання

Пошук механізмів, які перебувають в основі розподілу чисельності видів, продовжує привертати значну увагу фахівців (Magurran, Henderson, 2003; McGill, 2003; Sugihara et al., 2003; Vallade & Houchmandzadeh, 2003; Volkov et al., 2003; Etienne, Olf, 2004; McKane et al., 2004). Теорія нейтральності в екології надає додаткового імпульсу цим пошукам завдяки тому, що з її допомогою було показано, що типи розмаїття, які виникають у природних умовах, можуть бути виведені з припущення про те, що

організми в угрупованні мають однакові демографічні властивості в перерахуванні на одну особину (Hubbell, 2001). Розвиток цієї теорії останнім часом сконцентровано на описанні відносної видової чисельності нейтрального угруповання в масштабі метаугруповання і локального угруповання (Vallade, Houchmandzadeh, 2003; Volkov et al., 2003; McKane et al., 2004).

Метаугруповання визначається як окрема в еволюційному відношенні біогеографічна одиниця, у межах якої види виникають, живуть і гинуть (He, 2005). На противагу цьому, локальне угруповання здійснює обмін мігрантами з метаугрупованням, або з іншими локальними угрупованнями через імміграцію або еміграцію. Розподіл чисельності видів локального угруповання може бути описаний мультиноміальним розподілом (Hubbell, 2001; McKane et al., 2004), або деякими іншими моделями (Vallade, Houchmandzadeh, 2003; Volkov et al., 2003), у той час як розподіл лог-серій є добре відомим засобом описання метаугруповання (Hubbell, 2001; Volkov et al., 2003).

Концептуальна відмінність між метаугрупованням і локальним угрупованням відіграє важливу роль у теорії нейтральності біорізноманіття (Hubbell, 2001). Метаугруповання розглядається як джерело іммігрантів і динамічно незалежне від локального угруповання (Vallade, Houchmandzadeh, 2003; Volkov et al., 2003; McKane et al., 2004). Види в цих моделях розглядаються не як повністю нейтрально-симетричні, тому що їх відносна чисельність у локальному угрупованні є функцією відносної чисельності в метаугрупованні. Під час відсутності імміграції ці моделі локального угруповання не можуть конвергувати у моделі метаугруповання (тобто мультиноміальні моделі з нульовою сумою не можуть бути зведені до розподілу лог-серій). Це справедливо при застосуванні для класичної системи острів – материк, у якій локальні чисельності видів на острові залежать через імміграцію від фіксованих чисельностей видів у метаугрупованні. Тому ці моделі можуть бути більш точно названі острівними моделями.

11.3.2. Описання розподілу видів з погляду теорії нейтральності

Однак у реальності немає чіткої лінії, що відокремлює метаугруповання і локальні угруповання. У реальних ландшафтах існує континуум від локального угруповання до великомасштабного метаугруповання. Континуум змінюється тією мірою, що визначається динамікою угруповань внаслідок міграції. На противагу системам типу острів – материк, у безперервних ландшафтах локальні угруповання вкладені в метаугруповання. Дуже загальним підходом для моделювання таких систем є припущення про повну симетричність локального угруповання, у якому видове багатство зазнає впливу локальної народжуваності і смертності, так само як імміграції і еміграції. Було показано, що розгляд чотирьох фундаментальних процесів популяційної динаміки – народжуваність, смертність, імміграція і еміграція – дозволяє вивести повністю симетричну модель розподілу відносної чисельності видів в угрупованні будь-якого масштабу (He, 2005). Модель має вигляд:

$$\langle \varphi_n \rangle = \theta \frac{\Gamma(n + \alpha)\Gamma(n + \beta)}{\Gamma(\alpha)\Gamma(n + 1 + \beta)} x^n, \quad (1)$$

де $n = 1, 2, \dots$; $\langle \varphi_n \rangle$ – число видів із чисельністю n особин; $\alpha = \lambda/b$, $\beta = \mu/d$, $x = b/d$, λ – швидкість імміграції, μ – швидкість еміграції, b – швидкість народжуваності,

d – швидкість смертності. Параметр θ є чинником, що нормує та дозволяє при підсумовуванні рівняння за всіма n одержати число видів в угрупованні (для частот підсумовування дасть 1). Параметр θ має форму:

$$\theta = \frac{1 + \beta}{\alpha x} \frac{1}{F(1 + \alpha, 2 + \beta, x)}, \quad (2)$$

де $F(1 + \alpha, 2 + \beta, x)$ – стандартна гіпергеометрична функція.

Запропонована модель є моделлю локального угруповання, тому що відбиває вплив міграційних процесів. Можна показати, що при відсутності міграції ($\alpha=\beta=0$) модель легко редукується до моделі розподілу лог-серій метаугруповання. Крім того, при відсутності еміграції ($\mu=0$ або $\beta=0$) модель набирає форм усіченого негативного біноміального розподілу:

$$\langle \varphi_n \rangle = \theta \frac{\Gamma(n + \alpha) x^n}{\Gamma(\alpha) n!}. \quad (3)$$

Параметр x моделі має таке ж значення, як і в розподілі лог-серій Фішера, дорівнює відношенню швидкості народжуваності до швидкості смертності (Volkov et al., 2003). Генералізована модель має два параметри (α і β), які є мірою відносної інтенсивності в угрупованні імміграції стосовно народжуваності і еміграції стосовно смертності. Доповнення моделі параметрами, які відбивають міграційні процеси – забезпечує більш детальний розгляд впливу чотирьох базових демографічних процесів – народжуваності, смертності, імміграції та еміграції на розподіл чисельності видів. Високе значення параметра α (тобто інтенсифікації імміграції стосовно народжуваності) призводить до згладження розподілу чисельності видів з лівого боку. Така форма розподілу припускає, що число рідкісних видів мале, а істотну частину угруповання становлять більш чисельні види. Цей результат не суперечить висновкам метапопуляційної теорії (Hanski, 1991), яка стверджує, що постійна імміграція повинна перешкоджати зникненню рідкісних видів через збільшення їх чисельності. Захисний ефект, якого зазнають рідкісні види в даній моделі, розглядається з нейтральної позиції, тобто швидкість імміграції є незалежною від чисельності окремих видів. На противагу імміграції, еміграція згладжує криву розподілу чисельності видів із правого боку, що відбиває збільшення частки рідкісних видів.

Як і в розподілі лог-серій Фішера для метаугруповання, параметр θ у даній моделі також виступає як параметр біорізноманіття і є функцією α , β і x .

11.3.3. Фундаментальний параметр розмаїття Хуббелла

У центрі теорії нейтрального розмаїття Хуббелла перебуває універсальний безрозмірний параметр θ (Hubbell, 2001). Цей параметр є результатом добутку розміру угруповання J_M і швидкості появи нових видів в угрупованні v , тобто $\theta=2*J_M*v$. Фундаментальний параметр θ повністю визначає патерни біорізноманіття (розподіл чисельності видів – species-abundance distribution (SAD) і відносини вид – площа – species-area relationship (SAR)) для метаугруповання, у той час як для локального угруповання SAD і SAR визначаються параметром біорізноманіття разом з імміграцією, еміграцією, народжуваністю й смертністю. Параметр θ має функціональний зв'язок з індексом розмаїття Сімпсона (He, Hu, 2005):

$$D_s = \frac{\theta}{1 + \theta}, \quad (4)$$

де D_s – індекс розмаїття Сімпсона. Визначення індексу Сімпсона є результатом випадкового добору проб, тому він має дисперсію, яку можна визначити через параметр θ :

$$V(D_s) = \frac{2\theta}{(1 + \theta)^2(2 + \theta)^2(3 + \theta)}. \quad (5)$$

У свою чергу, дисперсія параметра θ може бути обчислена за формулою:

$$V(\theta) = \frac{2\theta(1 + \theta)^2}{(2 + \theta)(3 + \theta)}. \quad (6)$$

Хуббелл визначив фундаментальне число біорізноманіття як безрозмірну величину. Однак у виразі $\theta=2*J_M*v$ параметр v представляє число нових видів, що з'являється на кожен подій народження, і має розмірність [вид/екземпляр]. Параметр J_M представляє або розмір популяції [число екземплярів], або число народжень на кожне покоління [число екземплярів/генерація]. Таким чином, θ має розмірність або [вид], або [вид/генерація]. Отже, θ є альтернативним виразом числа видів (Ricklefs, 2003). Між параметром θ , числом екземплярів у метагрупуванні J_M і числом видів існує функціональний зв'язок:

$$S(\theta) \approx 1 + \theta \ln(1 + (J_M - 1)/\theta). \quad (7)$$

Коли J_M велике, а число видів істотно вище за одиницю, вираз може бути спрощений:

$$S(\theta) \approx \theta \ln(J_M/\theta), \quad (8)$$

що еквівалентно $S \approx 2*J_M*v \ln(2v)$. Відповідно, середня тривалість життя видів приблизно дорівнює S/J_M*v генерацій, що також може бути представлено як $2\ln(2v)$. Таким чином, середня тривалість життя видів в угрупованні зворотно залежить від натурального логарифму швидкості появи в угрупованні нових видів.

Середня тривалість генерації в екосистемі в одиницях астрономічного часу залежить від тривалості генерації кожного виду, які складають цю екосистему. Природно, що тривалість генерації кожного виду є його специфічною властивістю, але існують певні закономірності, які в цілому впливають на тривалість генерацій. Різноманіття використання ґрунтовими тваринами середовища дозволяє виділити три просторово-часові екосистеми, пов'язані між собою тільки потоком органічної речовини і киснем, які виробляють вищі рослини і водорості (Покаржевский, Тереще, 1993).

Перша – це бактеріально-водоростево-протозойна екосистема, або екосистема одноклітинних. Однак у її межах діють і багатоклітинні організми, такі як ротаторії, нематоди й тардигради. Ця екосистема відповідає нанофауні. Екологічний час між окремими стадіями сукцесій у такій просторово-часовій екосистемі нараховує від декількох годин до місяця. Час повного біологічного кругообігу (час, за який через біомасу проходить кількість речовини, що дорівнює кількості речовини в біомасі) складає від години до доби. Екологічний час обмежує тривалість генерацій, яка повинна бути не вищою за екологічний час. Протягом сукцесійного періоду, за який відбувається зміна видового складу угруповання, змінювані види повинні завершити хоча б одну генерацію.

Друга просторово-часова екосистема – фунгально-мікроартроподна, або екосистема малих багатоклітинних, таких як кліщі, колемболи, нематоди, енхітреїди, хоча в ній можуть існувати ювенільні стадії деяких великих членистоногих і черв'яків. Вона відповідає розмірному угрупованню мікрофауни. Екологічний час цієї екосистеми коливається від декількох діб до декількох місяців, а час повного біологічного кругообігу – від доби до місяця.

Третя екосистема – люмбрицидно-рослинна – має межі в інтервалі біогеоценозу. Екологічний час становить від місяця до десятків років, а час повного екологічного кругообігу займає такий же період (Покаржевский, Тереще, 1993).

Екосистеми більш низького розмірного рівня розвиваються та існують усередині екосистем вищого розмірного рівня. Тому строкатість і плямистість розподілу видів малих тварин у біогеоценозі є відображенням розподілу екосистем меншого розмірного рівня в його середині (Покаржевский, Тереще, 1993).

Очевидно, що виділення трьох типів просторово-часових екосистем окреслює тільки основні тенденції у взаємозв'язку простору і тривалості екологічних процесів. На практиці відбір проб являє собою розмірний зріз, що зачіпає тільки частину комплексу тварин. Тривалість життя тварин в угрупованні, наведена в одиницях, які дорівнюють середній тривалості генерації, безумовно, є важливим показником, але він навряд чи може бути застосований для прямого порівняння типологічно різних угруповань, де тривалість генерацій видів має істотні розбіжності в астрономічному часі. І сенс тривалості генерації як синекологічного показника полягає не стільки у вимірюванні часу, а й у тому, що він відбиває масштабну погодженість більш широкого або більш вузького розмірного діапазону живих організмів. Для всіх стаціонарних популяцій живих організмів середня тривалість життя дорівнює тривалості однієї генерації. Якщо тривалість життя вища за тривалість генерації, популяція зростає, якщо менша – скорочується. Коли в стаціонарному угрупованні середня тривалість життя вища за середню тривалість генерації, то це свідчить, що в угрупованні містяться види з астрономічною тривалістю генерацій, які значно розрізняються. Таким чином, види стають масштабно співрозмірними.

Теорія нейтрального розмаїття за допомогою певного спрощення реального положення речей дозволяє кількісно оцінити суттєві характеристики динаміки угруповань: співвідношення імміграції до народжуваності (α), співвідношення еміграції до смертності (β), співвідношення народжуваності до смертності (x), середню тривалість життя в угрупованні (LS). Ступінь відповідності реальних властивостей угруповань гіпотетичним припущенням, на яких будується теорія, у кожному випадку різний. Тому числові значення α , β , x і LS слід розглядати як індекси, а не як точні міри відповідної властивості угруповань.

11.3.4. Характеристики динаміки угруповань ґрунтових тварин: α , β , x , LS

Практично у всіх випадках значення індексу x менше одиниці, що свідчить про перевагу процесів смертності над процесом народжуваності. Процес народжуваності в угрупованнях ґрунтових тварин помірної зони, які належать до розмірної групи мезофауни, відбувається звичайно один (весна або осінь) або два (весна й осінь) рази на рік. Процеси розмноження в багатьох тварин відбуваються приблизно в один період, але не точно синхронізовані. У період розмноження співвідношення народжуваність/смертність у стаціонарних популяціях буває істотно вищим за одиницю, в іншу частину року співвідношення народжуваність/смертність нижче одиниці. Тому що у певний момент часу, коли був зроблений відбір конкретної проби, тільки частина популяцій угруповань ґрунтових тварин перебувала у фазі активного розмноження, співвідношення народжуваність/смертність майже завжди було нижчим за одиницю. Крім того, найчисленніша частина ювенільного пула належить до більш дрібної розмірної групи, тому при ручному відборі проб вона не враховувалася, що, у свою чергу, відбилося на індексі народжуваність/смертність.

Фундаментальне число біорізноманіття мезофауни в степових зональних угрупованнях змінюється від 6,48 до 18,49, а в умовах інтенсивного випасу худоби цей показник знижується до рівня 4,52 (табл. 17). У штучних лісових насадженнях на плакорі для мезофауни спостерігаються значення числа біорізноманіття в інтервалі 7,65–15,28. У степових угрупованнях співвідношення народжуваності до смертності (параметр x) варіює в інтервалі 0,71–0,87 (в умовах випасу – 0,89), а в лісових насадженнях – 0,28–0,73. Показник α , що вказує на співвідношення швидкості імміграції до народжуваності, змінюється в інтервалі 1,19–3,71 у відкритому степу і 1,67–8,5 у штучних лісових насадженнях. Показник β , що вказує на співвідношення процесів еміграції та смертності, перебуває в інтервалі 0,58–3,10 у степу й 0–8,58 у лісовому насадженні.

Таблиця 17

Синекологічні характеристики комплексу ґрунтових безхребетних

Параметри	Θ	α	β	x	LS	Q	S	S_{Θ}
Степова цілина								
Червень 1991	8,52	1,50	0,80	0,80	5,72	1,01	0,90	0,89
Травень 1995	13,31	3,22	3,10	0,71	4,06	1,00	0,93	0,93
Травень 1997	18,49	1,19	0,58	0,72	3,51	1,05	0,95	0,95
Червень 1997	14,61	1,70	0,80	0,78	4,51	1,00	0,93	0,94
Вересень 1997	6,48	3,62	2,90	0,87	8,63	0,93	0,86	0,87
Червень 1997, з випасом	4,52	3,71	2,81	0,89	7,13	0,65	0,80	0,82
Акацієве насадження								
Червень 1991	7,65	4,57	0,00	0,28	5,63	0,80	0,88	0,88
Червень 1995	15,28	8,50	8,58	0,73	4,23	1,20	0,94	0,94
Червень 1997	11,53	1,67	0,00	0,51	5,96	0,61	0,92	0,92

Умовні позначки: Θ , α , β , x – оцінки параметрів розподілу чисельності видів ґрунтових безхребетних відповідно до моделі, LS – середня тривалість життя в угрупованні (число генерацій),

Q – площа, на якій перебуває виявлена кількість видів, S – індекс Сімпсона, S_{Θ} – оцінка індексу Сімпсона за параметром Θ

Таким чином, у динаміці угруповань ґрунтових тварин на плакорі важливу роль відіграють процеси міграції. При цьому особливу роль відіграють процеси еміграції педобіонтів з відкритих степових просторів під полог штучних лісових насаджень, де іммігранти є ключовими компонентами комплексу мезофауни. Тривалість життя в угрупованнях на плакорі у відкритому степу і під пологом лісу на підставі розрахунків, які ґрунтуються на теорії нейтральності, практично не відрізняється (у середньому 5,29 генерацій – у степу і 5,27 – у штучних лісових насадженнях).

На схилі північної експозиції байраку Глибокий Новомосковського району фундаментальне число біорізноманіття змінюється від 4,55 (нижня третина) до 20,53 (верхня третина) (табл. 18). На схилі південної експозиції також максимальне значення числа біорізноманіття відзначене для середньої третини. Співвідношення народжуваності та смертності (індекс x) монотонно знижується в напрямку вниз по схилу як північної, так і південної експозиції, сягаючи мінімального значення в тальвегу. Низьке співвідношення народжуваності та смертності в тальвегу байраку і нижніх частинах схилів компенсується високими значеннями показника α і низькими значеннями показника β , що віддзеркалює перевагу імміграційних процесів.

Необхідно відзначити, що в ґрунті мешкає велика кількість личинкових фаз багатьох видів комах. І якщо фізичне переміщення личинок у горизонтальному напрямку відображається як міграційний процес (параметри α і β), то перетворення личинок на імаго, які здатні зовсім залишити ґрунтову товщу (виліт імаго), відбивається параметром x , який для ґрунтових тварин може мати розширену інтерпретацію: співвідношення народжуваності до смертності й інтенсивності вильоту імаго комах.

Таблиця 18

Синекологічні характеристики комплексу ґрунтових безхребетних байраку Глибокий Новомосковського району (середнє за зборами 1994–1995 рр.)

Параметри	Θ	α	β	x	LS	Q	S	S_{Θ}
Північна експозиція								
1	11,20	1,61	0,77	0,81	5,02	0,94	0,91	0,92
2	20,53	1,66	0,80	0,74	4,12	2,25	0,95	0,95
3	4,55	3,17	0,00	0,43	8,05	1,35	0,80	0,82
Тальвег								
	2,59	6,95	0,00	0,26	9,96	1,11	0,67	0,72
Південна експозиція								
3	11,22	1,73	0,00	0,52	6,27	2,32	0,91	0,92
2	20,18	0,50	0,00	0,84	4,00	2,24	0,95	0,95
1	3,25	18,59	19,17	0,96	11,30	0,33	0,73	0,76

Умовні позначки: 1 – верхня третина; 2 – середня третина; 3 – нижня третина схилу

Огляд даних щодо вильоту імаго двокрилих комах у різних екосистемах наведений Novemeyer (1991), а дані про європейські ліси узагальнені Funke (1983). Загальна кількість імаго двокрилих, які з'являються із ґрунтових личинок, варіює в інтервалі 10^2 – 10^4 екз./м² (Novemeyer, 1991). Виліт імаго комах призводить до істотної зміни чисельності тваринного населення. Цей процес істотно відрізняється від міграційних процесів у ґрунті за своєю інтенсивністю і з боку математичного описання більше відповідає природі показника x .

Розширена інтерпретація показника x трохи змінює трактування результатів обчислення індексів розподілу чисельності видів за теорією нейтральності для байраку. Тальвег байраку і нижні третини схилу є зонами міграційного тяжіння ґрунтових тварин, де формуються оптимальні умови для життєдіяльності і закінчення личинкової фази життєвого циклу багатьох ґрунтових комах. Теза про оптимальні умови існування педобіонтів поблизу тальвегу підтверджується збільшеною тривалістю життєвого циклу (LS) у цих місцеперебуваннях, що ніяк не може бути пов'язане з високою смертністю як такою.

Угруповання ґрунтової мезофауни верхньої третини схилу правого берега р. Самара характеризуються високою мінливістю значень фундаментального числа біорізноманіття, яке змінюється в інтервалі 3,32–20,5 (табл. 19). Очевидно, безпосередній вплив степового зонального оточення на маргінальні лісові угруповання призводить до дестабілізації структури угруповань. Процеси еміграції та імміграції скоординовані, звичайна розбіжність між індексами α і β не значна, але індекс α завжди трохи вищий. Індекс x перебуває на рівні 0,73–0,76, іноді сягає рівня 0,87–0,95. Середня тривалість життя ґрунтових мешканців змінюється в інтервалі 3,69–9,22

тривалостей генерації. Таким чином, можна припустити, що міграційні процеси ґрунтових тварин лісових угруповань у верхній третині схилу берега р. Самара відбуваються як з боку степового зонального оточення, так і з боку лісових моноценозів у середній третині схилу.

У середній третині схилу значення параметра Θ перебуває на рівні 5,71–8,29, і тільки в червні 1997 року цей параметр дорівнював 19,38. Співвідношення швидкості репродукції та смертності (а також інтенсивності льоту) перебуває в інтервалі 0,73–0,96. Тривалість життя ґрунтових тварин у середній третині схилу трохи вища (4,46–7,24, у середньому – 6,33), ніж у верхній третині схилу (у середньому – 5,49). У більшості випадків міграційний обмін ґрунтових тварин середньої третини схилу із сусідніми біогеоценозами є пасивним, переважають процеси імміграції. Іноді спостерігаються значні сплески міграційної активності (травень 1995 року), при цьому дуже активно відбувається як еміграція, так і імміграція.

Таблиця 19

**Синекологічні характеристики комплексу ґрунтових безхребетних
схилу правого берега р. Самара**

Параметри	Θ	α	β	x	LS	Q	S	S_{Θ}
Верхня третина схилу правого берега р. Самара								
Бересто-чорнокленовий дубняк з грястицею								
Травень 1995	3,32	2,74	2,00	0,95	9,22	0,33	0,79	0,77
Червень 1995	9,85	3,57	2,86	0,76	5,18	0,58	0,91	0,91
Травень 1997	20,50	3,34	3,01	0,73	3,69	0,97	0,95	0,95
Червень 1997	11,99	1,55	0,79	0,77	4,41	1,02	0,93	0,92
Осичняки								
Червень 1996	18,57	0,68	0,00	0,87	4,95	1,28	0,95	0,95
Середня третина схилу правого берега р. Самара								
Липо-ясенева діброва з зірочником								
Червень 1991	8,29	0,53	0,00	0,96	7,24	1,00	0,90	0,89
Травень 1995	7,86	57,39	63,19	0,89	6,79	0,92	0,89	0,89
Травень 1997	5,71	1,34	0,00	0,77	6,83	0,67	0,84	0,85
Червень 1997	19,38	1,05	0,00	0,73	4,46	0,96	0,95	0,95
Нижня третина схилу правого берега р. Самара								
Липо-ясенева діброва з широкотрав'ям								
Червень 1991	3,11	0,73	0,00	0,95	9,45	0,92	0,72	0,76
Червень 1992	2,67	0,84	0,00	0,95	9,15	1,27	0,76	0,73
Червень 1995	4,74	0,79	0,00	0,95	9,14	1,69	0,84	0,83
Червень 1997	4,85	1,48	0,81	0,95	9,75	0,66	0,84	0,83
Липо-ясенева діброва з яглицею								
Червень 1997	4,31	1,46	0,00	0,82	8,47	1,30	0,79	0,81

Як показали дослідження просторового розподілу тваринного населення середньої частини схилу берега р. Самара (Жуков, 2001), для пояснення організації угруповань ґрунтових безхребетних можна припустити існування двох взаємозалежних процесів: поверхневого знесення рослинного опаду і підстилки разом з верхнім ґрунтовим шаром і дренаж ґрунту. Ці процеси впливають на гідротермічний режим ґрунтового покриву та інші його властивості, які визначають співвідношення лісового і степового комплексів ґрунтових безхребетних. Верхня, дренажна, ділянка схилу, яка

зазнає дії поверхневого знесення, незважаючи на зростання лісової рослинності, більш сприятлива для мешкання степових форм ґрунтових тварин. У середній ділянці схилу в місцях концентрації рослинних залишків і підстилки, які є найважливішими атрибутами лісового типу кругообігу речовин (Бельґард, 1971), у кращих умовах опиняються лісові форми педобіонтів. Якщо на рівні рослинного покриву вивчену ділянку можна охарактеризувати як лісовий моноценоз (або псевдомоноценоз) (Емшанов, 1992; 1995; 1996), то на рівні тваринного населення її можна віднести до амфіценозу (Бельґард, 1948) з напруженими взаєминами представників двох ценотичних груп – лісової і степової.

У нижній третині схилу параметр Θ найстабільніший у часі і перебуває на рівні 3,94. На цій ділянці схилу спостерігається найвища тривалість життя педобіонтів – 9,2 генерації і найвище значення індексу x , яке вказує на репродуктивну активність комплексу. У переважній більшості випадків параметр β дорівнює нулю, що свідчить про те, що нижня третина схилу правого берега р. Самара є пунктом кінцевих міграційних устремлінь ґрунтових тварин: еміграції з цієї ділянки профілем берега ріки практично не відбувається.

На основі отриманих даних можна спробувати реконструювати динаміку міграційних процесів ґрунтових тварин у межах приводороздільно-балкового ландшафту. Навесні, на початку вегетаційного сезону, тепло є лімітуючим фактором. При прогріванні ґрунту починають активізуватися ґрунтові тварини, але деякі з них можуть бути активними навіть узимку під сніговим покривом. Плакорні місцеперебування першими прогриваються і в степу наприкінці березня – в середині квітня спостерігається пік активності ґрунтових тварин. Зимова волога ще зберігається в профілі чорноземів, а ґрунт без суцільного рослинного покриву швидко прогривається. Формуються сприятливі умови для життєдіяльності тварин-степантів. До появи листя на деревах у лісових угрупованнях у байраках також швидко прогривається ґрунт. Швидкість прогрівання стримується могутнішими запасами снігу. Крім того, байрачні угруповання формуються в знижених ділянках рельєфу, де відбувається застоювання більш важкого холодного повітря.

Кліматичні коливання в лісах на схилах рік стабілізуються близькістю теплоємних мас річкової води. Таким чином, початок активного періоду життєдіяльності ґрунтових сільвантів поступається старту активності степантів. Якщо весна швидкоплинна, коли різко зростає температура повітря і відбувається інтенсивне зсушення степового ґрунту, то численний комплекс ґрунтових тварин у степу, з яких багато хто не встиг закінчити свій життєвий цикл, може кинутися під полог лісової рослинності.

Лісові форми на ранніх етапах вегетаційного періоду можуть тяжіти до верхніх ділянок схилів байраків і схилів рік, а пізніше, при прогріванні повітря і ґрунту, поступово зміщати зону своєї активності вниз по схилу. Природно, кінцевою зоною цього процесу є тальвег у байраках і нижня третина схилу – на берегах річок. Часто після спекотливого літа спостерігається короткостроковий період інтенсивних опадів, що може викликати осінній пік активності ґрунтових тварин. Ця активізація життєдіяльності пов'язана зі зворотним напрямком міграційної активності у бік від лісових до степових ценозів. Як наслідок, якщо опади рано восени бувають особливо інтенсивними, то в степу можна знайти типово лісові форми (*Dendrobaena octaedra*, *Octodrilus transpadanus*).

У прируслової частині заплави р. Самара фундаментальна постійна біорізноманітність Θ відбиває високий рівень розмаїття комплексу ґрунтових тварин і становить 20,29 (змінюється в інтервалі 11,59–29,5) (табл. 20). У центральній заплаві цей показник менший – 4,16 (межі 1,46–10,26), а в притерасній заплаві постійна біорізноманітність має проміжне значення – 12,01 (інтервал 8,24–18,82).

Тривалість життя педобіонтів у прирусовій заплаві становить 4,07 генерації, у центральній – 10,88, а в притерасній – 7,09. У прирусовій заплаві активно відбуваються процеси міграційного обміну. Істотне значення для кількісної динаміки угруповань мають як еміграція, так і імміграція (середні значення $\alpha=2,49$, $\beta=2,06$). У центральній заплаві рівень міграційної активності нижчий, але відносно значення імміграції вище (середні значення $\alpha=1,74$, $\beta=1,01$). У притерасній заплаві активність міграційного обміну з навколишніх угруповань на порядок вища, ніж у прирусовій і центральній заплаві (середні значення $\alpha=12,59$, $\beta=13,18$). Процеси імміграції й еміграції врівноважені.

У притерасі протягом усього вегетаційного періоду існують значні запаси вологи в ґрунтовому профілі. Тому для багатьох діяльних ґрунтових тварин притерасна частина заплави може бути зручною схованкою протягом несприятливого періоду пори року або доби. Для здійснення всіх життєвих потреб, напевно, в притерасній частині заплави немає можливостей, що викликає високу міграційну активність педобіонтів.

Таблиця 20

**Синекологічні характеристики комплексу ґрунтових безхребетних
заплави р. Самара**

Параметри	Θ	A	β	x	LS	Q	S	S_{Θ}
Час	Прируслова заплава							
	Липова діброва з зірочником							
Червень 1991	18,41	2,64	2,51	0,80	5,06	1,26	0,95	0,95
Червень 1997	26,63	3,09	2,72	0,80	4,29	1,08	0,96	0,96
Червень 1998	11,59	3,43	2,35	0,80	4,54	0,94	0,92	0,92
	Липова діброва з широкотрав'ям							
Червень 1995	18,12	1,92	1,68	0,80	3,46	2,45	0,95	0,95
Червень 1996	19,53	1,80	1,54	0,80	3,03	1,51	0,95	0,95
Червень 1997	29,50	1,98	1,84	0,80	2,84	1,98	0,97	0,97
	Липова діброва з яглицею							
Червень 1997	18,31	2,07	1,77	0,80	5,26	1,32	0,95	0,95
	Центральна заплава							
	Бересто-чорнокленовий дубняк з конвалією							
Червень 1995	10,26	1,17	0,49	0,85	6,14	1,02	0,91	0,91
	Липо-ясенева діброва з зірочником							
Червень 1996	5,62	2,24	1,66	0,93	8,79	0,48	0,84	0,85
Червень 1997	3,76	1,22	0,41	0,95	10,16	0,49	0,76	0,79
Грудень 2003	4,08	2,25	1,40	0,91	9,81	0,18	0,79	0,80
Квітень 2004	1,46	1,17	0,36	0,98	13,35	0,06	0,48	0,59
Жовтень 2004	2,16	1,19	0,36	0,97	13,16	0,06	0,62	0,68
	Липо-ясенева діброва з широкотрав'ям							
Червень 1991	2,19	2,14	1,46	0,97	14,30	0,12	0,73	0,69
Червень 1997	3,42	2,09	1,48	0,97	13,51	0,14	0,79	0,77
Липень 1997	4,48	2,17	1,44	0,91	8,69	0,88	0,83	0,82
	Притерасна заплава							
	Ольс із сирим великотрав'ям							

Параметри	Θ	A	β	x	LS	Q	S	S_0
Червень 1991	8,24	23,52	25,33	0,87	7,54	0,94	0,80	0,89
Червень 1995	18,82	26,22	28,84	0,80	5,71	1,34	0,82	0,95
Червень 1996	12,17	5,33	5,24	0,80	6,60	0,84	0,58	0,92
Червень 1997	11,13	1,78	1,29	0,80	7,67	1,47	0,76	0,92
Ольс із болотним великотрав'ям								
Червень 1997	9,71	6,12	5,18	0,84	7,96	1,10	0,81	0,91

У прирусловій і притерасній ділянках заплави співвідношення народжуваності до смертності ґрунтових тварин (параметр розподілу x) приблизно рівні (у середньому 0,80 і 0,82 відповідно). У центральній заплаві цей показник істотно вищий – 0,94. Це свідчить про більш сприятливі ґрунтові умови життєдіяльності у центральній заплаві.

В арених місцеперебуваннях при зростанні вологості едафотопу фундаментальна постійна біорізноманіття спочатку збільшується в ряді псамофільний степ > бір> субір> судіброва (табл. 21). В умовах надлишкового зволоження в березовому ольсі з сирим великотрав'ям цей індекс істотно знижується. Вочевидь, піщаний степ не є самостійним біогеоценозом і активно обмінюється тваринним населенням ґрунту з навколишніми лісовими й чагарниковими ценозами. Про це свідчать високі значення індексів α і β (15,11 і 17,38 відповідно). Міграційна активність ґрунтових тварин у бору мінлива і може бути або досить помірною ($\alpha=0,85-3,11$; $\beta=0,16-2,87$), або досить істотною ($\alpha=12,32$, $\beta=13,27$). Далі в ряду субір> судіброва > ольс міграційна активність згасає.

Таблиця 21

Синекологічні характеристики комплексу ґрунтових безхребетних асени

Параметри	Θ	α	β	x	LS	Q	S	S_0
Піщаний степ								
Квітень 1992	3,49	15,11	17,38	1,02	8,89	0,40	0,75	0,78
Бір								
Сосняк із сухуватим різнотрав'ям								
Червень 1995	8,28	3,11	2,87	0,87	5,29	1,07	0,90	0,89
Травень 2006	10,65	12,32	13,27	0,83	4,13	1,45	0,92	0,91
Травень 1997	10,10	0,85	0,16	0,87	5,95	0,83	0,91	0,91
Субір								
Дубняк із куничником і конвалією								
Червень 1997	15,05	3,60	2,89	0,80	4,99	0,59	0,94	0,94
Липень 1997	17,91	3,34	3,06	0,80	3,70	1,07	0,95	0,95
Сосно-дубняк зі свіжим різнотрав'ям								
Травень 1997	14,75	3,48	2,98	0,80	4,67	0,98	0,94	0,94
Червень 1997	19,38	1,18	0,90	0,90	3,23	1,01	0,95	0,95
Колок								
Сосно-дубняк з молінією і яглицею								
Червень 1995	17,86	0,64	0,00	0,84	4,99	1,54	0,95	0,95
Березовий ольс із сирим великотрав'ям								
Червень 1995	7,20	7,49	8,17	0,94	7,75	0,96	0,88	0,88

У градієнті умов вологості в межах борового комплексу можна виділити дві ділянки, серед яких спостерігається інтенсивний міграційний обмін ґрунтовими тваринами, але дещо ізольованих між собою: це гігروتони від ксеромезофільних до

мезофільних, з одного боку, і мезогігрофільні і гігрофільні – з іншого (рис. 32). Для першої ділянки основним джерелом міграційної активності є сухуватий бір, звідки тварини активно поширюються до піщаного степу, у субори і судіброви. Друга ділянка представлена комплексами колків, які, більшою мірою, орієнтовані на імміграцію.

Таким чином, ми знаходимо підтвердження тому, що тваринне населення аренної тераси диференційоване в градієнті умов вологості на два різко відокремлених компоненти: боровий блок і блок арених колків. Як було показано раніше, боровий блок містить у собі боровий комплекс, представлений двома варіантами – мезоксерофільним і ксеромезофільним, а також амфіценотичний псамофільний степовий комплекс, що є дериватом борового. До складу блоку арених колків належить болотно-луговий лісовий комплекс видів, що мають тісне генетичне споріднення з угрупованнями заплави.

В урочищі Круглик (Павлоградський район) було відібрано проби як за допомогою ручного розбирання, так і за допомогою пасток Барбера (Жуков, 1999). Лісове угруповання урочища має острівний характер і перебуває в оточенні степових і солонцево-солончакових угруповань (Бельгард, 1948). Міграційний обмін тварин центральної частини колка, де найбільше виражений процес осолодіння ґрунту, відбувається в основному з периферійними маргінальними ділянками лісового масиву. Активність міграцій помірна (табл. 22).

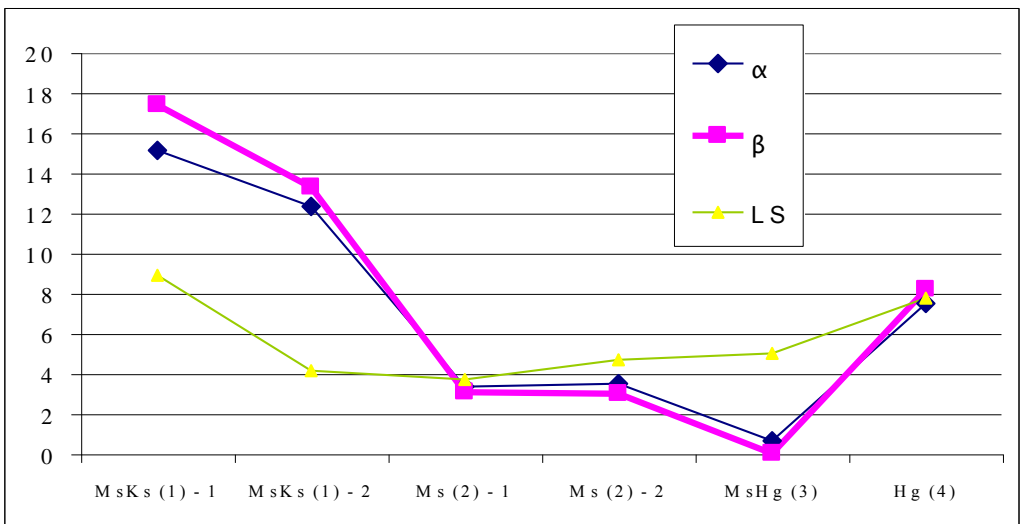


Рис. 32. Міграційна активність ґрунтової мезофауни (α , β) і середня тривалість життя (LS) борового комплексу в градієнті умов вологості едафотопу. Типи БГЦ: MsKs (1) – 1 – піщаний степ; MsKs (1) – 2 – сосняк з сухуватим різнотрав'ям; Ms (2) – 1 – дубняк з куничником і конвалією; Ms (2) – 2 – сосно-дубняк зі свіжим різнотрав'ям; MsHg (3) – сосно-дубняк з молінією і яглицею; Hg (4) – березовий ольс із сирим великотрав'ям

Міграційна динаміка герпетобіонтів урочища Круглик демонструє два максимуми: наприкінці весни (травень) і наприкінці літа (серпень) (рис. 33). При цьому в період весняного піка міграційної активності процеси імміграції та еміграції рівноважені. Пік міграційної активності наприкінці літа асиметричний: він залежить

тільки від зростання імміграції. Вочевидь, весняний пік міграцій пов'язаний з сезонним зростанням трофічної і репродуктивної активності тварин. Наприкінці літа ми можемо спостерігати імміграційне вторгнення чужорідних лісовому ценозу елементів із степового, лугового і солонцево-солончакового оточення.

Наприкінці літа, коли дефіцит вологи в ґрунтовій товщі в угрупованнях, які оточують Круглик, сягає свого максимуму, тварини активно прямують під полог лісової рослинності, де внаслідок пертинентного впливу відбувається стабілізація гідротермічного режиму (Грицан, 2000).

Таблиця 22

Синекологічні характеристики комплексу ґрунтових безхребетних урочища Круглик

Параметри	Θ	α	β	χ	LS	Q	S	S_{Θ}
Ручне розбирання проб								
Травень 1995	10,01	1,18	1,01	0,90	4,61	2,22	0,91	0,91
Червень 1995	13,13	1,72	0,77	0,72	3,38	1,98	0,93	0,93
Червень 1996	11,51	3,31	3,08	0,83	5,80	1,08	0,92	0,92
Пастки Барбера (1996 р.)								
7 травня	4,24	3,78	3,23	0,95	11,38	0,30	0,83	0,81
20 травня	11,20	6,06	6,65	0,89	7,68	0,61	0,91	0,92
19 червня	6,79	1,05	0,00	0,78	8,56	0,81	0,86	0,87
21 липня	10,56	2,96	3,06	0,80	4,51	0,68	0,92	0,91
17 серпня	3,36	14,06	0,00	0,15	11,35	0,21	0,74	0,77
23 вересня	4,93	1,73	1,40	0,93	7,81	0,21	0,82	0,83
25 жовтня	6,54	1,29	0,62	0,85	5,98	0,23	0,86	0,87

Умови посушливості жорсткі для лісових мезофільних і гігромезофільних форм, тому в цей період вони не демонструють особливої активності. Оптимальні умови для життєдіяльності степових ксерофільних і ксеромезофільних форм зміщуються під полог лісового колка, куди і спрямовується потік мігрантів. Природно, що в цей період зворотного міграційного потоку не спостерігається.

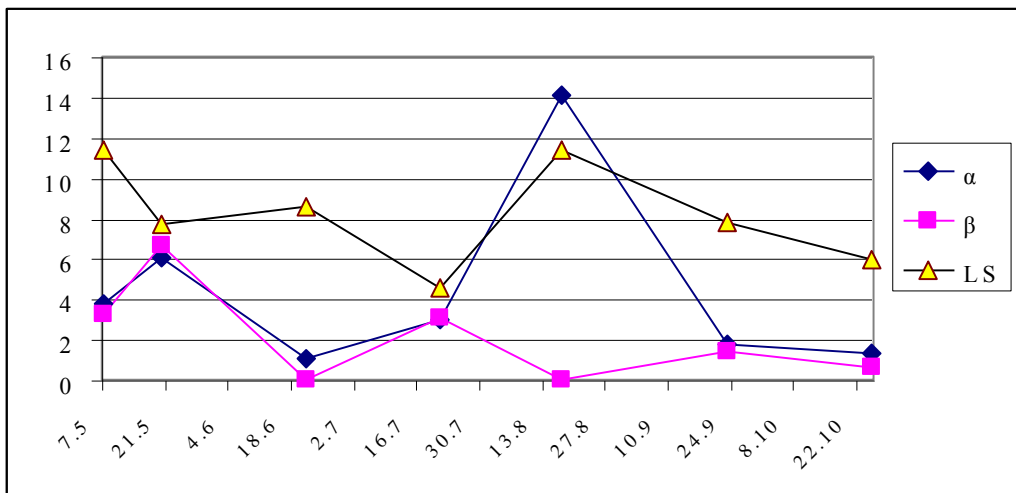


Рис. 33. Міграційна активність (α , β) і середня тривалість життя (LS) герпетофауни урочища Круглик (Павлоградський район) в 1996 році

Таким чином, теорія нейтрального розмаїття надає можливості для розширеної інтерпретації інформації, яка міститься в даних про розподіл чисельності видів в угрупованні. В результаті такого підходу можна сформулювати гіпотези щодо екологічно важливих процесів, пов'язаних зі смертністю, народжуваністю та міграцією, які відбуваються в угрупованні тварин.

11.4. Властивості індексів видового розмаїття

Для інтегральної характеристики угруповань живих організмів найчастіше використовується такий параметр як число видів, або деякі інші міри видового розмаїття – індекс Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера та ін. (α -розмаїття) (Magurran, 1988; Gaston, 1996). Однак ці індекси таксономічного розмаїття недооцінюють реальне видове багатство (реальне число видів, що мешкають у досліджуваному місці). Крім того, при їх оцінці дуже важливим джерелом помилки є обсяг вибірки (Gaston, 1996; Griffiths, 1997). Індекси розмаїття і видового багатства важко співвіднести із продукцією екосистеми і фактором порушення екосистеми, тому що співвідношення між різноманіттям і продуктивністю екосистеми є суперечливими і не завжди монотонними (Grace, 1999; Waide et al., 1999; Mackey, Currie, 2001; Mittelbach et al., 2001).

У науковій літературі дискутувалося питання про найпридатнішу міру біологічного розмаїття. Lande (1996) запропонував ряд властивостей, якими індекс розмаїття повинен володіти. Міра видового розмаїття повинна бути непараметричною і статистично коректною. Вона має бути застосовна до різних угруповань живих організмів, незалежно від характеру розподілу чисельності видів у ньому. У вибірках помірною розміру помилка вимірювання повина бути малою (Lande, 1996). Важливою властивістю міри розмаїття є чітка вигнутість (*strict concavity*). Це значить, що сумарне розмаїття поєданого набору угруповань дорівнюватиме або буде більшим середнього розмаїття між угрупованнями, з рівністю тільки у випадку ідентичних угруповань (Lewontin, 1972).

Сімпсон у 1949 році припустив, що кількість видів відображає тільки один аспект видового розмаїття, відзначаючи, що розмаїття даного угруповання також залежить від кількісної рівноваги між видами, що називається вирівняністю (Simpson, 1949). Щоб узяти до уваги структуру угруповань, була запропонована множина індексів розмаїття і вирівняності, як, наприклад індекс Шеннона–Вівера (Shannon, Weaver, 1949) і Сімпсона (Simpson, 1949). Ці індекси розмаїття класично застосовуються в екології для оцінки впливу навколишнього середовища на екосистеми (Coleman et al., 1997; Cusson, Bourget, 1997; McRae et al., 1998; Chiarucci et al., 1999; Weiher, Keddy, 1999; Pires et al., 2000). Проте деякі автори критикують обмежену здатність цих індексів розрізняти зміни в угрупованнях під впливом факторів середовища (Cairns, Pratt, 1993; Cao et al., 1996; Burel et al., 1998; Gray, 2000; Lydy et al., 2000; Rice, 2000). Крім того, ці індекси не беруть до уваги функціональні і таксономічні відмінності між видами, у той час як ряд авторів указує на необхідність включення цих відмінностей між видами для оцінки розмаїття (Purvis, Hector, 2000; Shimatani, 2001).

11.5. α -, β - γ -розмаїття

Дуже важливо знайти спосіб включити в кількісну оцінку розмаїття ознаки, які відбивають біологічну складність угруповань. Відомим засобом розширення уявлення про розмаїття є визнання впливу ефекту гетерогенності місцеперебувань на

біорізноманіття і розподіл загального розмаїття на розмаїття усередині місцеперебування і між місцеперебуваннями (Whittaker, 1960, 1972). Таким чином, інформація про видове багатство і відносну численність видів у межах деякого регіону, або загальне розмаїття (γ -розмаїття), може бути кількісно оцінена шляхом обчислення ентропії Шеннона для всіх місцеперебувань регіону, об'єднаних разом. Розмаїття усередині місцеперебувань (α -розмаїття) обчислюється як середнє значення ентропії Шеннона, обчислене для місцеперебувань регіону. Кількість розмаїття, що називається β -розмаїття, може бути обчислена як різниця (або відношення, якщо мірою розмаїття є видове багатство) γ -розмаїття і α -розмаїття (Whittaker, 1960; Lande, 1996; Veech et al., 2002; Ricotta, 2003). Ця міра є важливою для кількісної оцінки гетерогенності місцеперебувань або ступеня змін видового складу при переході від місцеперебування до місцеперебування. Вона може бути використана для оцінки навколишнього середовища, тому що вказує на ступінь розподілу місцеперебувань між видами (Pielou, 1975; Wilson, Schmida, 1984; Magurran, 1988; Veech et al., 2002; Ricotta, 2003).

Найпростішою мірою розмаїття системи є загальне число видів, які належать до системи. Часто цей показник має назву «видове багатство». Видове багатство широко використовується як міра видового розмаїття. Одним із прикладів цього є тривале обговорення питання про те, чи є більш різноманітна екосистема більш стабільною і продуктивною порівняно з менш різноманітною (Odum, 1953; MacArthur, 1955; Elton, 1958; May, 1974; Lehman, Tilman, 2000; McCann, 2000; Loreau, 2001). Іншим прикладом є так зване відношення вид – площа, важливе для вирішення проблем охорони зникаючих видів, тому що це співвідношення є теоретично єдиним для оцінки числа зникаючих видів унаслідок великомасштабної деструкції місцеперебувань (MacArthur, Wilson, 1967; Whitmore, Sayer, 1992; May et al., 1995; Rosenzweig, 1995; Kinzig, Harte, 1997; Gaston, 2000).

11.6. Профіль розмаїття Хілла

Важливим моментом в оцінці розмаїття є інкорпорація функціональної ролі видів у міру видового розмаїття шляхом формулювання індексів, у яких внесок кожного виду співвідноситься з відносною чисельністю в екосистемі (Baumgartner, 2003). Інтуїтивно ясно, що рідкісні види здійснюють менший внесок у розмаїття, ніж звичайні. Однак теоретично існує нескінченна множина засобів, за допомогою яких інформація про гетерогенність розподілу відносної чисельності може бути використана для обчислення індексу ефективного числа видів. Загалом цей індекс повинен мати дві властивості. Його числове значення має бути меншим або дорівнювати видовому багатству. Цей індекс повинен зменшуватися зі збільшенням гетерогенності відносної чисельності видів. Домінування декількох видів має знижувати індекс ефективного числа видів від його максимального значення, що дорівнює числу видів. Тільки при максимальній гомогенності розподілу чисельності видів, тобто коли чисельності всіх видів рівні, індекс повинен дорівнювати числу видів.

Найчастіше використовувані індекси, засновані на видовому багатстві і відносній чисельності видів, – це індекс Сімпсона, ентропія Шеннона–Вінера та індекс Бергера–Паркера (Magurran, 1988; Pielou, 1975). Як було зазначено Hill (1973), ці індекси можуть розглядатися як особливі випадки більш загальної формальної міри ефективного числа видів, яка запроваджена в теорію інформації Рені (Renyi, 1961):

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

де $v_a(n, p)$ – функція розмаїття від n – число видів, p – частка кожного виду від сумарної чисельності угруповання, $a \geq 0$. Рені показав, що $H_a = \ln v_a(n, p)$ задовольняє всім властивостям генералізованої ентропії, тому називається ентропією порядку a імовірнісного розподілу p . Для цілей характеристики екосистеми в термінах ефективного числа видів зручно розглядати безпосередньо $v_a(n, p) = \exp H_a$.

Для різних $a \geq 0$ можна з вищенаведеного рівняння одержати різні добре відомі індекси розмаїття як особливі випадки генералізованої ентропії. Сукупність індексів розмаїття для різних $a \geq 0$ становить профіль розмаїття Хілла. Очевидно, $v_0(n, p) = n$. Це означає, що ентропія розподілу нульового порядку дорівнює просто числу видів. Цей індекс обчислюється без урахування відносної чисельності видів. З наближенням параметра a до нескінченності, $v_a(n, p)$ прагне до $1/p_1$ – зворотна відносна чисельність найбільш звичайного виду. Цей індекс $v_\infty(n, p)$ також відомий як індекс Бергера–Паркера (Berger, Parker, 1970; May, 1975). Він може бути інтерпретований у тому сенсі, що він дає еквівалент числа однаково численних видів, з тією ж відотною чисельністю, що і найчисленніший вид в угрупованні. Або інакше, індекс показує, скільки видів могло б уміщати угруповання, якби частка кожного з них дорівнювала б частці доміантного виду. Очевидно, індекс Бергера–Паркера приділяє увагу відносній чисельності тільки найзвичайнішого виду, зневажаючи всіма іншими.

Загалом, для $0 < a < +\infty$ генералізована ентропія знаходить своє відображення в індексах ефективного числа видів, які беруть до уваги як видове багатство n , так і гетерогенність розподілу відносної чисельності p . Індекси $v_a(n, p)$ відрізняються ступенем, з яким вони включають або виключають відносно рідкісні види. Чим менший параметр a , тим більш рідкісні види включаються в міру ефективного числа видів. Випадок n_0 є екстремальним, при якому враховуються всі види однаково. Чим більший параметр a , тим більше уваги приділяється звичайнішим видам в угрупованні, при $v_\infty(n, p)$ ми маємо також екстремальний випадок, коли увага приділяється тільки одному найзвичайнішому виду.

Для $a=1$ і $a=2$ ми одержуємо два індекси розмаїття, найчастіше застосовуваних в екології, крім видового багатства – індекси Шеннона–Вінера й Сімпсона (Бигон и др., 1989; Ricklefs, Miller, 2000). Обидва індекси беруть до уваги видове багатство і чисельність видів для обчислення ефективного числа видів. Індекс Сімпсона має вигляд:

$$v_2(n, p) = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2} \tag{2}$$

Цей індекс був запропонований Сімпсоном (1949) на основі ідеї про те, що ймовірність одночасної випадкової зустрічі двох особин одного виду в невизначено великому угрупованні дорівнює p_i^2 . Зворотна величина цього виразу взята як індекс розмаїття. Внесок рідкісних видів в індекс Сімпсона менший, ніж більш численних, що і потрібно для міри ефективного числа видів. Для будь-якого розподілу чисельності видів індекс Сімпсона збільшується при збільшенні видового багатства. Він дає своє максимальне значення, коли чисельність всіх видів в угрупованні однакова. У цьому випадку індекс Сімпсона дорівнює видовому багатству. При нерівній чисельності видів індекс менший видового багатства. Індекс набуває найменшого значення, коли домінує один вид, а решта мають зневажливо малу чисельність. Індекс Сімпсона, крім своїх математичних властивостей, які задовольняють інтуїтивним уявленням про розмаїття, має ще дві важливі переваги. Суттєво, що він відносно легко може бути розрахований. Крім того, при його інтерпретації присутній фізичний зміст, що також важливо для відображення явищ у природі – він заснований на мірі ймовірності зустрічі особин різних видів в угрупованні, що є досить научною подією. Це надає сенсу цьому індексу

при розгляданні екосистем в аспекті функціональних відносин, тобто заснованих на відносинах хижак – жертва, паразит – хазяїн тощо.

Індекс Шеннона–Вінера обчислюється за формулою:

$$v_1(n, p) = e^H, \quad H = -\sum_{i=1}^n p_i * \ln p_i \quad (3)$$

де H – добре відоме з теорії інформації як вираз ентропії Шеннона–Вінера (Shannon, 1948; Wiener, 1961). Цей вираз був незалежно запропонований Клодом Шенноном і Норбертом Вінером. Іноді на нього посилаються як на ентропію Шеннона–Вінера, оскільки він був популяризований Шенноном і Вінером (1949). Значення $v_1(n, p)$ може бути інтерпретоване як ефективне число видів, яке дає число однаково численних видів, що може відтворити значення H , обчислене для зразка (Whittaker, 1972). Властивості індексу Шеннона–Вінера якісно схожі на властивості індексу Сімпсона. Як і у випадку з індексом Сімпсона, більше число індексу Шеннона являє собою більш ефективне число видів у сенсі комбінації більш високого видового багатства і більш однорідного розподілу відносної чисельності. Індекс Шеннона–Вінера дає меншу вагу рідкіснішим, ніж більш численним видам. Як логарифмічна міра він чутливіший до малих розбіжностей відносної чисельності рідкісних видів, ніж індекс Сімпсона. З іншого боку, він менш чутливий до малих розбіжностей відносної чисельності звичайніших видів. Індекс Шеннона–Вінера не має однозначної інтерпретації в екологічному аспекті. Однак він є популярною мірою гетерогенності і ефективного числа видів. Це багато в чому зобов'язане логіці його розвитку в статистичній фізиці (Balian, 1991) і теорії інформації (Kirchdor, 1986). З усіх можливих мір генералізованої ентропії при $0 < a < +\infty$ тільки ентропія Шеннона–Вінера ($a=1$) дозволяє аналізувати гетерогенність системи на різних ієрархічних рівнях. Ентропія на різних рівнях може бути розкладена на основі властивості адитивності ентропії Шеннона–Вінера.

11.7. Порядок a генералізованої ентропії

Стандартна статистична механіка, розроблена Больцманом і Гіббсом, у якій мірою ентропії є вираз $H = -\sum_{i=1}^n p_i * \ln p_i$, має досить певне застосування. Для систем, у

яких взаємодії мають тривалу відстань, які мають тривалу пам'ять після зовнішнього впливу і мають складну фрактальну або мультифрактальну структуру, необхідна інша форма для описання ентропії.

Було показано, що розподіл чисельності видів в угрупованні подібний сам собі, тобто характеризується фрактальними властивостями (Harte et al., 1999; Li, 2000; Brown et al., 2002). Рослинний покрив і динаміка тропічних лісів розглядаються як мультифрактали (Scheuring, Riedi, 1994; Sole et al., 1994). Складні взаємодії між видами і особинами, стійкість угруповань підтверджують точку зору, що екологічні системи мають значну пам'ять. Для таких систем найбільш придатною є ентропійна форма (Tsallis, 1988):

$$S_a = \frac{1 - \left(\sum_{i=1}^n p_i^a \right)^{\frac{1}{1-a}}}{a - 1}.$$

Експонента a , або порядок генералізованої ентропії, є мірою неадитивності системи. Це свідчить про те, що для двох незалежних систем, G і H , спільна

ймовірність дорівнює $p_{ij}(G+H)=p_i(G)*p_j(H)$. Адитивність ентропії залежить від значення a :

$$S_a(G + H) = S_a(G) + S_a(H) + (1 - a) * S_a(G) * S_a(H).$$

Якщо $a=1$ ентропія є адитивною, при $a>1$ ентропія є субадитивною, а при $a<1$ – суперадитивною. Якщо $a>1$, то розбіжності між станами з високою і низькою ймовірностями збільшуються, але ці розбіжності зменшуються при $a<1$.

11.8. Індекс Шеннона, коли число видів в угрупованні не відоме

Припустимо, що в угрупованні представлені S видів і вони пронумеровані від 1 до S . Імовірність виявлення виду (або відносна чисельність) позначимо як p_1, p_2, \dots, p_s , де $\sum_{i=1}^s p_i = 1$. Як міра біологічного розмаїття широко застосовується індекс Шеннона, що визначається як:

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i * \log_2(p_i).$$

На цей індекс посилаються також як на ентропійну або інформаційну міру Шеннона. Розглянемо випадкову вибірку з n особин, кожна з яких правильно класифікована і віднесена до конкретного виду. Припустимо, $X_i, i=1, 2, \dots, S$ – число особин

i -го виду, виявлених у вибірці, отже (X_1, X_2, \dots, X_s) є мультиноміальним розподілом з параметрами $(n, p_1, p_2, \dots, p_s)$, де $\sum_{i=1}^s X_i = n$. Пропущеними видами є ті, чия частота

зустрічальності дорівнює нулю. Коли число видів відоме і відносно мале, широко застосовуваною оцінкою H є оцінка максимальної подібності (maximum likelihood estimator – MLE) (Chao, Shen, 2003):

$$H_{MLE} = - \sum_{i=1}^s p_i * \log_2(p_i) = - \sum_{i=1}^s \frac{X_i}{n} * \log_2\left(\frac{X_i}{n}\right)$$

де $p_i = X_i/n$ – частка у вибірці виду i .

При екологічних дослідженнях реальне число видів часто буває не відоме, тому що множина рідкісних видів не піддається обліку. Як указувалося в роботі А. Е. Magurran (1988), множина джерел помилки MLE виникає при неможливості включити всі види угруповань у вибірку. Ця помилка збільшується, якщо частка відомих видів зменшується.

Розглянемо кінцеву популяцію, що містить S одиниць, індексованих від 1 до S . Число S не відоме. Припустимо, що Y_i є виміром, пов'язаним з i -ю одиницею, і воно дозволяє оцінити загальну суму популяції $\tau = \sum_{i=1}^S Y_i$. Імовірність того, що i -а одиниця

буде включена у вибірку, буде λ_i . Припустимо, що вибірка включає k різних одиниць ($k \leq S$) і їх відповідні виміри рівні $(Y_{j1}, Y_{j2}, \dots, Y_{jk})$... Незміщеною оцінкою сумарного значення популяції буде оцінка Горвіца–Томпсона (Horvitz, Thompson, 1952):

$$\tau_{HT} = \sum_{i=1}^S \frac{Y_i}{\lambda_i} I(A_i),$$

де A_i позначає подію, що i -а одиниця включена у вибірку і $I(A_i)$ – індикаторна функція ($I(A_i)=1$ якщо подія A_i – істина, $I(A_i)=0$ – у протилежному випадку). Помітимо, що наведене рівняння є сумою помітних одиниць вибірки і пропущені одиниці в суму не входять. Таким чином, значення S не включене в обчислення τ_{HT} , однак S є присутнім як верхній ліміт підсумовування (Chao, Shen, 2003).

Розглянемо біологічне угруповання як вибірку з популяції, а кожний вид угруповання – як одиницю популяції. Припустимо, що виміром, пов'язаним з i -м видом, буде $Y_i = -p_i \cdot \log(p_i)$, таким чином, загальною сумою популяції буде індекс Шеннона. Коли n особин буде витягнуто з угруповань, то ймовірність того, що i -й вид не буде ідентифікований серед жодного з екземплярів, становитиме $1 - p_i$, а серед n екземплярів – $(1 - p_i)^n$. Отже, ймовірність того, що i -й вид буде включений в угруповання λ_i , дорівнюватиме $1 - (1 - p_i)^n$. Таким чином, оцінка Горвиця–Томпсона ентропії Шеннона матиме вигляд:

$$H_{HT} = \sum_{i=1}^S \frac{p_i \cdot \log(p_i)}{1 - (1 - p_i)^n} I(A_i).$$

Припустимо, що чисельність k виявлених видів дорівнює (X_1, X_2, \dots, X_k) ... Якщо ми застосуємо традиційну MLE-оцінку, то одержимо, що $p_i = X_i/n$, таким чином

$$\sum_{i=1}^k p_i = \sum_{i=1}^k p_i I(X_i > 0) = 1. \text{ Це припускає, що будь-який неспостережуваний вид має}$$

нульову ймовірність бути виявленим. Отже, пропущені види ігноруються при застосуванні MLE-оцінки. Це неприйнятно для конкретних досліджень, де рідкісні види можуть існувати. Для корекції такого підходу може бути використана концепція покриття вибірки, що визначається як:

$$C = \sum_{i=1}^S p_i I(X_i > 0),$$

і представляє фракцію загальної чисельності, що належить виявленим видам. Можна інтерпретувати $1-C$ як умовну ймовірність виявлення нових видів, якщо додаткові дослідження будуть проведені (Chao, Shen, 2003). Оцінкою умовної ймовірності є частка видів з одиничною зустрічальністю (Good, 1953).

Визначимо f_m як число видів з m екземплярами в зразку, у такий спосіб:

$$f_m = \sum_{i=1}^S I(X_i = m), \quad m=0, 1, 2, \dots, n. \dots \text{Відзначимо, що } f_0 \text{ позначає кількість пропущених}$$

$$\text{видів, отже } \sum_{m=0}^n f_m = s, \quad \sum_{m=1}^n f_m = k, \quad \sum_{m=0}^n m f_m = n. \text{ З урахуванням наведених позначень,}$$

покриття вибірки може бути оцінене як $C=1-f_m/n$. Ймовірність зустрічі виду $p_i = X_i/n$ з урахуванням існування в угрупованні невиявлених видів може бути модифікована до вигляду $p_i = (X_i/n)C$. Оцінка індексу Шеннона з урахуванням виправлення Горвиця–Томпсона і концепції покриття має вигляд (Chao, Shen, 2003):

$$\hat{H} = \sum_{i=1}^S \frac{C p_i \cdot \log(C p_i)}{1 - (1 - C p_i)^n} I(A_i).$$

11.9. Вирівняність розподілу видів в угрупованні

Статистики, які застосовуються для характеристики форми розподілу видів (вирівняність), також ґрунтуються на генералізованій ентропії. Справді, ці міри звичайно розраховуються як співвідношення між різними порядками функції ентропії (Hill, 1973; Kvalseth, 1991). Найзвичайніша статистика цього типу – це вирівняність Шеннона, вона має вигляд:

$$E = \frac{H_1}{H_0}, \quad (4)$$

де H_1 – ентропія першого порядку, H_0 – ентропія нульового порядку, або максимальне значення ентропії першого порядку.

Ентропії нульового і першого порядків дуже чутливі до числа і чисельності рідкісних видів. Альтернативна статистика вирівняності обчислюється між ентропіями вищого порядку. Співвідношення $v_2(n, p)$ і $v_1(n, p)$ часто називається «відношенням розмаїття» і являє приклад такого підходу:

$$E_{2:1} = \frac{v_2(n, p) - 1}{v_1(n, p) - 1}. \quad (5)$$

11.10. Особливості індексів видового розмаїття

Видове багатство є найбільш фундаментальним і однозначним поняттям з усіх мір розмаїття (Hill, 1973), однак цей показник дуже чутливий до розміру вибірки (Hill, 1973; Kvalseth, 1991; De Benedictis, 1973). Аналогічно, індекс Шеннона також дуже чутливий до розміру вибірки. Для розрахунку вирівняності за індексом Шеннона залучається видове багатство, тому валідність цього індексу також іноді викликає сумніви (De Benedictis, 1973). У ряді досліджень було виявлено, що видове багатство, індекс Шеннона та індекс вирівняності Пілоу сильно скорельовані (Stirling et al., 2001), що ставить під сумнів практичну цінність ентропійних мір розмаїття низького порядку (Smith, Wilson, 1996). Навпаки, цілий ряд авторів зазначили, що міри розмаїття на основі генералізованої ентропії вищих порядків, включаючи індекс Сімпсона, більше відповідають потребам практичного застосування (Hurlbert, 1971).

11.11. Ентропія Кульбака

Числове моделювання на прикладі гіпотетичного угруповання показало, що індекс розмаїття Шеннона не в змозі забезпечити надійну інформацію про тенденції змін чисельності видів в угрупованнях (Petrovskaia et al., 2006). Одним з альтернативних варіантів ентропійної міри розмаїття може розглядатися ентропія Кульбака (Kullback, 1959):

$$K = \sum_{k=1}^N p_k \cdot \log_2 \left(\frac{p_k}{p_{k0}} \right), \quad (6)$$

де p_k – імовірність різних станів системи, p_{k0} – імовірність у стані «термодинамічної рівноваги». На протигагу до фізичних систем, для станів екосистеми термодинамічну рівновагу визначити складно. Замість станів термодинамічної рівноваги можна використовувати стани гіпотетичної системи, генерованої на підставі припущення про те, що ймовірність станів гіпотетичної системи може бути описана біноміальним розподілом. Для застосування біноміального розподілу початковий розподіл особин за

видами необхідно замінити розподілом $f(i)=b_i$, де b_i – число видів, чисельність яких дорівнює i , тобто b_1 – число видів з одиничною зустрічальністю, b_2 – число видів, яких було зустрінuto два екземпляри і т. д. Біноміальний розподіл $B(i, n, p)$ має три параметри, стосовно до нашого об'єкта вони можуть бути інтерпретовані в такий спосіб: i – число зустрінutih особин; n – число випробувань або загальне число виявлених особин (чисельність населення); p – імовірність успіху, що визначається як $p=1/S$, де S – число видів. Таким чином, ентропія Кульбака для угруповань може бути розрахована в такий спосіб:

$$K = \sum_{i=1}^M b_i * \log_2 \left(\frac{b_i}{b_{i0}} \right), \quad (7)$$

де M – максимальна чисельність видів в угрупованні, b_i – імовірність в угрупованні появи видів із чисельністю i , b_{i0} – імовірність появи видів із чисельністю i в гіпотетичному угрупованні з біноміальним розподілом і параметрами, рівними параметрам реального угруповання.

Необхідно відзначити, що біноміальний розподіл дозволяє описати процес випадкових і незалежних випробувань. Види можуть розглядатися як комірки, в які випадковим чином кидаються м'ячі – особини. Імовірність успіху – це ймовірність потрапити в одну з S комірок, а ймовірність чисельно дорівнює $1/S$. Очевидно, що не в усі комірки потрапить однакове число м'ячів, але розподіл числа м'ячів по комірках має чіткий закон. Крім імовірності успіху (числа комірок, видового багатства) форма розподілу залежить від числа випробувань (числа м'ячів або чисельності угруповань). Форма розподілу визначає ймовірність того, що в комірці виявиться $0, 1, 2, \dots, i$ м'ячів (особин). Кожний кидок – незалежний від іншого, тому біноміальний закон – це закон розподілу ймовірностей чисельностей видів, особини яких не взаємодіють. Ентропія Кульбака в запропонованому вигляді кількісно визначає ступінь подібності реального розподілу гіпотетичному біноміальному. Якщо ентропія Кульбака дорівнює нулю, то ці два розподіли збігаються. Чим більше значення ентропії Кульбака відрізняється від нуля, тим менша подібність реального розподілу гіпотетичному біноміальному. Як можливу причину відхилення реального розподілу від біноміального можна припустити взаємодію між видами (точніше, між індивідами).

11.12. Алгоритмічна складність угруповань

Було зроблено спробу включити в оцінку екологічної складності компоненти, які не були включені в класичні міри розмаїття, такі як індекс Шеннона (Anand, Orłoci, 1996). Ці автори запропонували міру на основі теорії інформації, що враховує алгоритмічну складність угруповання. Міра виводиться з ідеї про те, що складний ансамбль елементів вимагає більш складного описання, ніж простіший. Тому складніший ансамбль для свого описання вимагає довшого коду для передачі всієї інформації, яка в ансамблі міститься. Міра, що кількісно оцінює складність угруповання, обчислюється шляхом підсумовування добутку частки видів (p_i) на довжину відповідного коду Гуффмана (l_i):

$$L = \sum_{i=1}^s p_i * l_i. \quad (8)$$

У цьому випадку складність завжди більша або дорівнює ентропії Шеннона (Anand, Orłoci, 1996). Складність дорівнює ентропії, коли ентропія (безладдя) сягає максимального значення. Коли система має не максимальну ентропію, то частина складності, що не пояснюється ентропією Шеннона, називається структурною

ентропією і є мірою порядку системи. Таким чином, загальна складність може бути розділена на дві компоненти: ентропія Шеннона (міра безладдя) і структурна складність (міра порядку). Було показано, що остання міра істотно пов'язана з рядом екологічних властивостей, таких як нелінійні взаємодії, вертикальна структура та ієрархія (Anand, Orloci 1996, 2000; Anand et al. 2002; Orloci et al. 2002).

Правильно, вірно без кривди та істинно без сумніву: те, що знизу та поза, подібне тому, що у височині і глибині, і те, що в глибині та зверху, подібне тому, що знизу та зовні, – для виконання чуда єдності.

*Смарагдова скрижаль
Гермеса Трисмегиста*

11.13. Мультифрактальний аналіз структури угруповань

Співвідношення між числом видів і площею є предметом тривалої дискусії в екології (Arrhenius, 1921; Gleason, 1922; Preston, 1960). Зі збільшенням площі кількість видів, що живуть на цій площі, зростає за законом:

$$S = cA^k,$$

де S – число видів, A – площа, c і k – коефіцієнти.

Існує степінна залежність числа видів S від чисельності угруповання (Маргалеф, 1992):

$$S = N^k,$$

де $0 \leq k \leq 1$ було запропоновано розглядати як індекс розмаїття. Формула Маргалефа показує, що видова структура угруповань інваріантна щодо перетворення його чисельності. Величину k можна трактувати як відповідну фрактальну розмірність: число елементів видової структури – число видів угруповань – змінюється за степінним законом з показником k при збільшенні розмірів системи, тобто зі зростанням чисельності угруповання. Як і будь-яка фрактальна розмірність, індекс k не надає вичерпного кількісного уявлення про видову структуру біотичного угруповання: формула Маргалефа констатує лише сам факт наявності виду у вибірці, але не містить, наприклад, відомостей про розподіл видів за чисельністю або про ступінь домінування. Найбільш загальне описання внутрішньої будови самоподібних об'єктів дозволяє зробити теорія мультифракталів, які характеризуються нескінченною ієрархією розмірностей, що дозволяє відрізнити однорідні об'єкти від неоднорідних (Федер, 1990). Інструментом у цьому випадку служить функція мультифрактального спектра, значення якої є розмірностями певних однорідних фрактальних підмножин з вихідної множини, які роблять домінуючий внесок у моменти розподілу при заданих значеннях порядку моментів. Основні уявлення, що лежать в основі того, що тепер прийнято називати мультифракталами, були уведені Бенуа Мандельбротом (Mandelbrot, 1972) на початку 1970-х років (Иудин и др., 2003).

Для описання мультифракталів застосовуються дві різні функції (Шредер, 2005):

- мультифрактальний спектр $f(\alpha)$, що задає фрактальну розмірність f підмножини з даним показником маси Ліпшица–Гельдера α ;
- узагальнені фрактальні розмірності D_q або, що еквівалентно, показники $\tau(q) = (1-q)D_q$.

Припустимо, що набір p_i характеризує відносні частоти розподілу особин за видами $p = N_i / N$, де N_i – число особин i -го виду, N – розмір пробної вибірки, а i пробігає значення від одиниці до повного числа видів $S(N)$, виявлених у пробі. Очевидно, що $\sum p_i = 1$.

Уведемо моменти розподілу особин за видами і з'ясуємо характер їх асимптотичної поведінки при збільшенні чисельності N :

$$M_q = \sum_{i=1}^n p_i^q = N^{\tau(q)},$$

де $-\infty \leq q \leq +\infty$ – називається порядком моменту, а показник $\tau(q)$ характеризує швидкість зміни відповідного моменту при збільшенні розміру вибірки. Друге рівняння у виразі є узагальненням формули Маргалефа і, мабуть, збігається з останньою при $q=0$. Узагальненою фрактальною розмірністю D (узагальненою розмірністю Реньї) розподілу є функція q , що зменшується та може бути введена визначенням (Федер, 1990):

$$D_q = \lim_{n \rightarrow \infty} \left\{ \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N} \right\} = \frac{\tau(q)}{1-q}.$$

На практиці величини D_q можна оцінити, використовуючи кілька різних значень N , за більш простою формулою (Иудин и др., 2003):

$$D_q = \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N}.$$

Для $q=0$ результат очевидний:

$$D_0 = k = \frac{\ln S(N)}{\ln N}.$$

Для $q=1$:

$$D_1 = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i * \ln p_i}{\ln N} = \frac{H}{\ln N},$$

де H є не що інше, як інформаційний індекс видового розмаїття Шеннона.

Для $q=2$:

$$D_2 = \frac{\ln C}{\ln N},$$

де C – індекс домінування Сімпсона.

Для $q=1/2$:

$$D_{1/2} = \frac{\ln \eta}{\ln N}.$$

де η – відомий в екологічній літературі індекс Животовського (1980):

$$\eta = \left[\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right]^2$$

Можна розрахувати весь спектр узагальнених розмірностей D_q для будь-яких q від $-\infty$ до $+\infty$. Узагальнені розмірності практично не залежать від чисельності угруповань і є своєрідними структурними інваріантами однотипних систем, що різняться розмірами. На відміну від них, часто використовувані індекси розмаїття Сімпсона (C) і Шеннона (H) залежать і від чисельності, і від числа видів: $1/C = S^{\wedge}(D_2/D_0)$ і $H = D_1 \ln D_0$. Таким чином, самі по собі вони не можуть охарактеризувати розмаїття всього угруповання в цілому і вимагають додаткового нормування (Иудин и др., 2003). Так, наприклад, нормувавши індекс Шеннона на його максимальне значення для даного числа видів, одержимо індекс вирівняності Пілоу (Pielou, 1966), який вже не залежить від числа видів й інваріантний щодо збільшення розмірів системи. У випадку з індексом видового розмаїття Сімпсона нормування його логарифма на логарифм числа

видів дає новий індекс розмаїття σ , що також є інваріантом. Канонічна форма вирівняності Сімпсона $1/(C*S)$ не є інваріантом (Иудин и др., 2003).

Так, функції $f(a)$ і $\tau(q)$ відображають ті самі аспекти мультифрактала, вони пов'язані між собою. Така залежність має вигляд:

$$\tau(q) = f(a) - qa.$$

Для одержання мультифрактального спектра можна перейти від змінних q і $\tau(q)$ до нових змінних за допомогою перетворення Лежандра (Иудин и др., 2003):

$$\begin{cases} a(q) = -\frac{d}{dq}\tau(q), \\ f(a(q)) = qa(q) + \tau(q). \end{cases}$$

Перетворення Лежандра відіграє важливу роль у термодинаміці, дозволяючи переходити від енергії як функції об'єму і ентропії до вільної енергії як функції об'єму і температури. Аналогії між мультифракталами і статистичною механікою простираються набагато далі, ніж заміна змінних за допомогою перетворення Лежандра. Відповідно до математичної аналогії деякі з параметрів формально можна вважати еквівалентними таким термодинамічним уявленням як енергія (a), вільна енергія (τ/q), ентропія (f) і температура ($1/q$).

Змінна a («індекс сингулярності») і ненегативна функція $f(a)$ («спектр сингулярностей») дають уявлення про мультифрактальність структури угруповання, повністю еквівалентне виразу через q і $\tau(q)$.

На рисунку 34 показано еволюцію мультифрактальних спектрів видового розподілу ґрунтової мезофауни біоценозів степового Придніпров'я. Екстремум спектра $f_{\max} = f(a(q=0)) = k$ співпадає з індексом розмаїття Маргалефа і відповідає монофрактальній розмірності розподілу. Праві гілки кривих на рисунку відповідають негативним q . Вони систематично коротші лівих. Такий вид спектрів пояснюється внеском видів з мінімальною чисельністю: при більших негативних величинах порядку моменту їх внесок стає визначальним, пригнічуючи вплив інших елементів структури. У випадку з однаковою чисельністю видів спектральна функція $f(a)$ стягується в точку, що знаходиться на прямій $f(a) = a$. Існує ще одна характерна точка $a = a(q=1)$ на кривій $f(a)$:

$$\left. \frac{d}{da} f(a) \right|_{a=a_H} = 1,$$

у якій пряма, проведена через початок координат під кутом 45° до позитивного напрямку осі a , торкається кривої $f(a)$. У цій точці значення індексу сингулярності і спектральної функції рівні між собою і збігаються з індексом $D_1 = H/\ln$:

$$f(a) = a = H/\ln.$$

Індекс сингулярності a характеризує асимптотичну поведінку підмножини видів із фрактальною розмірністю $f(a)$ при збільшенні чисельності. Він показує, наскільки швидко зменшується питома число представників даного виду при збільшенні сумарної чисельності N : $p_i(N) \sim N^{-a_i}$. Чим менше a_i , тим повільніше це убунання і тим більш представницький вид ми маємо. Розмірність $f(a)$ вказує, як багато видів з даною сингулярністю a_i перебуває всередині всього угруповання. Іншими словами, $f(a)$ є розмірність підмножини видів із сингулярністю a .

Видова структура біотичних угруповань може бути кількісно описана на основі уявлення про мультифрактальну природу угруповань. Угруповання розглядається як множина, що складається з окремих фрактальних підмножин, які можна інтерпретувати як сукупності особин, що належать до видів, котрі мають подібну представленість (домінантів, субдомінантів). Для таких підмножин можна обчислити фрактальну

розмірність, яка і буде характеризувати видове розмаїття. Саме такий зміст має ордината точок на графіку мультифрактального спектра (Иудин и др., 2003).

Абсциса ж точок характеризує представленість (частку) видів тієї або іншої підмножини. Її також можна інтерпретувати як швидкість убування частки виду (типового представника даної підмножини) при зростанні обсягу вибірки. Наявність на графіку спектра точок, що лежать по вісі абсцис близько до нуля, означає присутність в угрупованні сильних домінантів (причому, чим менша абсциса точок, тим сильніше домінування); наявність же точок, розташованих поблизу одиниці, вказує на присутність в угрупованні рідкісних видів. Таким чином, площу спектра можна інтерпретувати як показник вирівняності видів в угрупованні: чим ширший спектр, тим менша вирівняність, і навпаки.

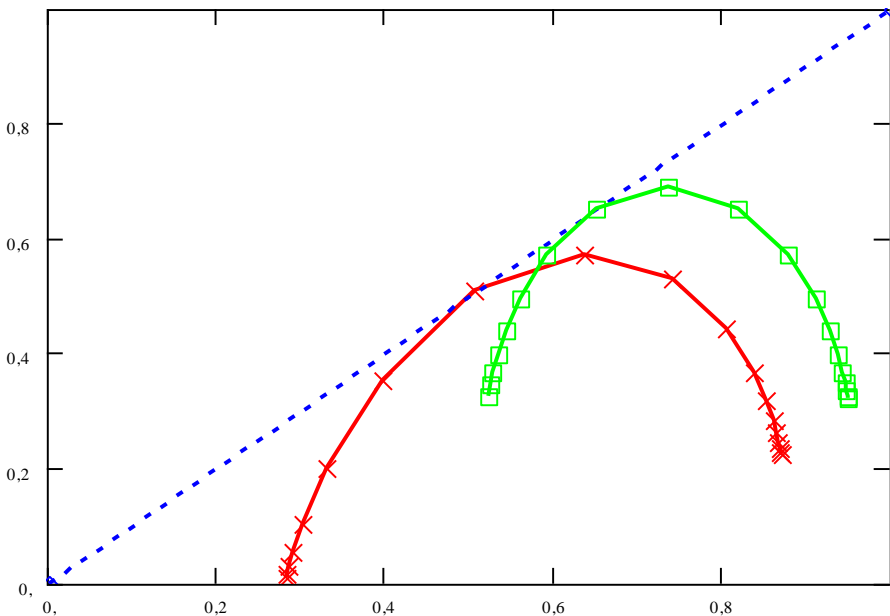


Рис. 34. Мультифрактальні спектри структури ґрунтової мезофауни: × – плакор, різноотравно-типчаково-ковилловий степ; □ – плакор, акацієві насадження. Пунктир – пряма, що проходить через початок координат під кутом 45°

Крайнім варіантом вирівняності є однакова чисельність усіх видів; при цьому весь спектр збігається в єдину точку, ордината якої відповідає монофрактальній розмірності угруповання. Точки мультифрактального спектра описують розмаїття в окремих групах видів. У той же час, на спектрі знаходяться точки, яким можна поставити у відповідність відомі індекси розмаїття, що характеризують угруповання в цілому. Для отримання повної інформації про структуру угруповань необхідно розглянути весь спектр індексів, які можна одержати в результаті мультифрактального аналізу (Иудин и др., 2003).

Мультифрактальний спектр містить важливу і повну інформацію про видову структуру угруповань, але для порівняння з іншими синекологічними показниками особливості мультифрактального спектра повинні бути виражені у вигляді числових величин. Як характеристики мультифрактального спектра використовуються наступні

величини: кут нахилу прямої до максимуму мультифрактального спектра, проведеної з початку координат (*Fract Angl*); відстань від початку координат до максимуму мультифрактального спектра (*Fract Vect*); дисперсія мультифрактального спектра (*Fract StDev*); асиметрія мультифрактального спектра (*Fract Skew*).

Індекси *Fract Angl* і *Fract Vect* характеризують позицію максимуму мультифрактального спектра, що відповідає індексу розмаїття Маргалефа.

Індекс *Fract Angl*, розрахований для угруповань ґрунтових безхребетних степового Придніпров'я, змінюється закономірним чином відповідно до правила екологічної кривої в градієнті умов вологості і має свій екстремум (мінімум) в області гігрозезофільних і мезогігрофільних стацій. Такого типу крива може бути описана рівнянням другого ступеня (табл. 20). Умови мінералізації ґрунтового розчину не є істотним чинником, що достовірно впливає на динаміку даного показника.

Таблиця 20

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на індекс *Fract Angl* угруповань ґрунтової мезофауни
($R=0,35$; $F(5,139)=3,52$ $p<0,00497$)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			0,74	0,01	65,89	0,00
TrTop	0,76	0,61	0,01	0,01	1,25	0,21
GT	-0,85	0,41	-0,01	0,01	-2,06	0,04
Tr*GT	-0,84	0,34	0,00	0,00	-2,47	0,01
TrTop^2	-0,44	0,55	0,00	0,00	-0,81	0,42
GT^2	1,27	0,46	0,00	0,00	2,76	0,01

Примітка: Beta – нестандартизовані коефіцієнти; Std. Err. – стандартна помилка; B – стандартизовані коефіцієнти; t(139) – рівень t-критерію Стьюдента при 139 ступенях свободи; p-level – рівень значущості

Вплив умов вологості і незалежність від умов мінералізації властиві також індексу *Fract Vect*, але для нього модель другого порядку дає більш точне описання (коефіцієнт детермінації $R=0,55$), ніж для індексу *Fract Angl* ($R=0,35$) (табл. 21).

Таблиця 21

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на індекс *Fract Vect* угруповань ґрунтової мезофауни
($R=0,55$; $F(5,139)=12,317$ $p<0,0000$)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			1,23	0,03	36,95	0,00
TrTop	-0,06	0,54	0,00	0,02	-0,12	0,90
GT	-0,84	0,36	-0,04	0,02	-2,31	0,02
Tr*GT	-0,52	0,30	0,00	0,00	-1,72	0,09
TrTop^2	0,36	0,48	0,00	0,00	0,75	0,46
GT^2	0,81	0,41	0,01	0,00	2,00	0,05

Примітка: див. табл. 20

Ширина мультифрактального спектра, що може бути описана за допомогою індексу *Fract StDev*, відбиває вирівняність розподілу видів в угрупованні. Якщо всі види мають рівну чисельність, то спектр перетворюється на точку, а індекс *Fract StDev* буде дорівнювати 0. Між індексом *Fract StDev* та індексом вирівняності Пілоу існує кореляційний взаємозв'язок з коефіцієнтом $-0,85$.

Симетрія мультифрактального спектра вказує на співвідношення в структурі угруповань домінантних і рідкісних видів і може бути охарактеризована за допомогою індексу *Fract Skew*. Якщо цей індекс близький до 0, то розподіл симетричний, якщо більший за 0 – то пік розподілу зміщений вправо (переважають рідкісні види), якщо менший за 0 – пік зміщений уліво (переважають домінуючі види).

У градієнті умов вологості і мінералізації едафотопу спостерігається закономірна динаміка зміни значень індексу *Fract Skew* (рис. 35). У ксерофільних умовах спостерігається мінімальне значення цього індексу, що свідчить про досить просту структуру угруповань в цих екстремально сухих умовах. Ксерофільним стаціям властивий дуже високий рівень домінування. Максимальне значення індексу *Fract Skew* характерне для мезоксерофільних стацій, що свідчить про структуру з невеликим числом домінантів і про переважання множини рідкісних видів. При збільшенні показників градієнта вологості індекс зменшується, що пов'язано з викристалізацією блоку домінантів. Крайні ланки в градієнті умов вологості характеризуються високим рівнем домінування, але це явище має конвергентний характер.

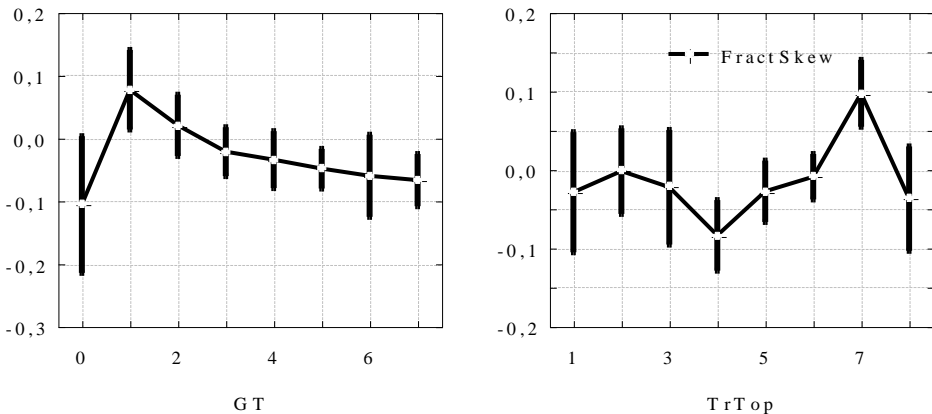


Рис. 35. Індекс *Fract Skew* угруповань ґрунтової мезофауни степового Придніпров'я в градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (TrTop). Гігротопи: 0 – ксерофільні; 1 – мезоксерофільні; 2 – ксеромезофільні; 3 – мезофільні; 4 – гіромезофільні; 5 – мезогірофільні; 6 – гірофільні; 7 – ультрагірофільні. Трофотопи: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_с; 5 – D_{ac}; 6 – D_n; 7 – Е; 8 – F

У градієнті умов мінералізації едафотопу за ознакою динаміки значень індексу *Fract Skew* можна виділити дві якісно окремі групи угруповань. До однієї групи входять угруповання ґрунтових безхребетних борового ряду, до іншої – угруповання дібровних комплексів, і примикають до них угруповання штучних лісових насаджень на плакорі та степові зональні угруповання.

12 ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ АСПЕКТ РІЗНОМАНІТТЯ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН

12.1. Показники багатства – чисельність і біомаса угруповань

Найважливішими функціональними характеристиками угруповань є чисельність і біомаса на одиницю площі. Багато інших функціональних властивостей угруповань ґрунтуються на значеннях чисельності живих організмів. Від чисельності та біомаси залежать енергетичні характеристики угруповань, продуктивність, потік енергії і об'єм кругообігу речовин. Біомаса живих організмів угруповань вказує на потенційні функціональні можливості угруповань. Чисельність особин впливає на реалізацію цих можливостей. Співвідношення біомаси до чисельності угруповань являє собою середню вагу особини в угрупованні. Це дуже важлива величина, тому що через цілий ряд алометричних залежностей вона пов'язана з функціональними і демографічними властивостями угруповань. Особини з меншою середньою біомасою мають більшу відносну площу поверхні. Функціональні взаємодії на рівні особини дуже сильно залежать саме від відносної площі поверхні організму.

Рівняння Хемінґсена дозволяє встановити зв'язок між масою тварини та її енергетичними потребами (Алимов, 1989; Жуков, 1996):

$$Q = 2,97 * m^{0,751},$$

де Q – швидкість споживання кисню (Дж/година) при температурі 20°C, m – вага тіла тварини (г).

Це рівняння свідчить про те, що практично у всіх тварин, незалежно від їх таксономічної приналежності, за рідкісним винятком, енергетичні потреби пропорційні до ваги, зведено в степінь, близький до 3/4. Комплексне дослідження різних груп рослин і тварин, що охопило 387 видів рослин (фітопланктон, водорості, вищі рослини), ендотермні тварини (34 види птахів і 305 видів ссавців), 23 види екзотермних тварин (риби, комахи, зоопланктон і найпростіші), підтвердило статистичну правильність наведеного рівняння (Ernest et al., 2003).

Найпростіша модель швидкості росту особини перед репродуктивним періодом має вигляд (Charnov, Gillooly, 2003):

$$\frac{dm}{dt} \approx a * m^{0,75}.$$

Як бачимо, зростання протягом істотної частини життєвого циклу тварин залежить від ваги тіла, зведеної в степінь 0,75.

Спроба встановити зв'язок між фізіологічними особливостями живих організмів і функціонуванням екосистем є важливою темою сучасних екологічних досліджень

(Lawton, Jones 1995). Функціональні прояви на екосистемному рівні насамперед переломлюються через метаболізм окремих організмів. Метаболізм визначає швидкість споживання енергії і речовин організмом з навколишнього середовища, трансформацію ресурсів в організмі, розподіл їх для накопичення, зростання і розмноження. Було показано, що прості моделі можуть пояснити спільний ефект розмірів тіла і температури на організменому рівні обміну речовин (B) для рослин і тварин. Популяційна енергетика складається з енергетики окремих особин і зазнає впливу структури динаміки популяції. Енергія, отримана популяцією через асиміляцію (A), накопичується в загальній біомасі популяції (M_{tot}) і повертається в навколишнє середовище через дихання (R) і біомасу, що відмирає (L_z). У стаціонарній популяції біомаса, що відмирає (L_z) дорівнює продукції. На популяційному рівні енергія подиху витрачається на процеси біосинтезу та обігу біомаси для фізіологічних потреб (L_b). Наведені величини описують, скільки енергії необхідно для підтримки певної кількості біомаси і як багато цієї енергії розсіюється або залишається біологічно доступною в мертвій біомасі (табл. 22).

Таблиця 22

**Параметри і змінні, які описують енергетику та динаміку популяцій
(за Esonomo et al., 2005)**

Параметр або змінна	Описання	Розмірність
a	Параметр асиміляції біомаси з моделі росту популяції (West et al., 2001)	Час ⁻¹ *маса ^{1/4}
b	Часова константа, що відбиває швидкість фізіологічного обігу біомаси, або розсіяна енергія для життєзабезпечення (West et al., 2001)	Час ⁻¹
M	Асимптотична маса організму даного виду, що дорівнює $(a/b)^{1/4}$	Маса
m	Маса організму	Маса
M_{tot}	Загальна біомаса популяції	Маса
\bar{m}	Середня маса організмів у популяції	Маса
$\bar{m}^{-3/4}$	Середнє від значень біомаси, зведених у степінь ^{3/4}	Маса ^{3/4}
\bar{m}_z	Середня біомаса організмів у момент смерті	Маса
N	Чисельність популяції	—
A	Швидкість асиміляції, $A=N*a*\bar{m}^{-3/4}$	Маса*Час ⁻¹
L_b	Швидкість популяційного фізіологічного обігу, $L_b=b*\bar{m}*N$	Маса*Час ⁻¹
L_z	Втрата біомаси популяцією через смертність, $L_z=Z*\bar{m}_z*N$. У стаціонарному стані еквівалентна продукції популяції	Маса*Час ⁻¹
e	Біохімічна ефективність асиміляції	—
R	Швидкість дихання $R=L_b+(1/e-1)*A$	Маса*Час ⁻¹
E	Ефективність зростання $E=e*L_z*A^{-1}$	—
α	Вік настання статевої зрілості	Час
m_α	Маса, при якій настає статевая зрілість	Маса
Z	Швидкість смертності	Час ⁻¹

Між величинами, наведеними в таблиці 22, існують аллометричні залежності. Питома швидкість асиміляції популяції залежить від маси статевозрілих особин таким чином (Esonomo et al., 2005):

$$\frac{A}{M_{tot}} = \frac{a}{e} \left(\frac{Z}{b} + 1 \right) * \left(1 - e^{-\frac{b\alpha}{4}} \right) * m\alpha^{-\frac{1}{4}}.$$

Питома швидкість фізіологічного обігу популяції може бути визначена як:

$$\frac{L_b}{M_{tot}} = a * \left(1 - e^{-\frac{b\alpha}{4}} \right) * m\alpha^{-\frac{1}{4}}.$$

Питома швидкість втрати біомаси популяцією через смертність:

$$\frac{L_z}{M_{tot}} = \frac{a}{b/Z} \left(\frac{Z}{b} + 1 \right) * \left(1 - e^{-\frac{b\alpha}{4}} \right) * m\alpha^{-\frac{1}{4}}.$$

Як бачимо, цілий ряд функціонально важливих характеристик популяцій тварин визначається аллометричною залежністю від маси особини популяції (середня маса, маса настання статевої зрілості), зведеної в степінь $-1/4$. Варто додати, що константа r у рівнянні Лоткі–Вольтера пропорційна масі тіла тварини в степені $-1/4$ (Fenchel, 1973; Southwood et al., 1974; Blueweiss et al., 1978; Hennemann, 1983), а константа K , або місткість місцеперебування, пропорційна масі в степені $-3/4$ (Damuth, 1987; Belgrano et al., 2002).

Таким чином, на підставі ряду аллометричних залежностей, які мають загальний характер для широкого діапазону живих організмів, можна запропонувати параметри, котрі можна розглядати як функціональні характеристики угруповань тварин. Як міра продукційної активності угруповань можна розглядати величину:

$$P = \sum_{i=1}^N (n_i * \bar{m}_i^{-3/4}),$$

де $\bar{m}_i^{-3/4}$ – середнє значення біомаси особин i -популяції, зведене в степінь $3/4$, n_i – чисельність особин i -популяції, N – число видів.

Ця величина має властивості індексу, вона не дозволяє виміряти продуктивність угруповань у конкретних фізичних величинах, але дозволяє зрівняти продукційні можливості різних угруповань. Для перетворення цього індексу в точну міру необхідно ввести відповідні видоспецифічні коефіцієнти та врахувати виправлення на температуру середовища перебування. Такого роду дії необхідні для отримання числових характеристик продукційного процесу угруповань тварин, які надалі будуть використані для їх порівняння з енергетичними процесами в інших компонентах екосистеми (рослинний покрив, підстилка, ґрунт). Застосування індексу істотно звужує діапазон його застосування рамками угруповання тварин, але при цьому значно спрощується процедура обчислення індексу.

Як похідну величину від міри продукційної активності можна розглядати співвідношення P/M_{tot} .

Потенціал зростання угруповань тварин залежить від кількості представлених в угрупованні r -стратегів. Середнє значення коефіцієнта r з рівняння Лоткі–Вольтера для видів угруповань може відбивати потенціал зростання угруповання:

$$s_r = \sum_{i=1}^N (n_i * \bar{m}_i^{-1/4}) * \left(\sum_{i=1}^N n_i \right)^{-1},$$

де $\bar{m}_i^{-1/4}$ – середнє значення біомаси особин i -популяції, зведене в степінь $1/4$, n_i – чисельність особин i -популяції, N – число видів.

Екологічна місткість для угруповання повинна бути не меншою за суму екологічних ємностей окремих популяцій, які ці угруповання утворюють (рівність має місце у випадку відсутності конкурентних взаємин між видами, що практично неможливо). Таким чином, величина:

$$S_K = \sum_{i=1}^N (n_i * \overline{m}_i^{-1/4}) * N^{-1},$$

де $\overline{m}_i^{-1/4}$ – середнє значення біомаси особин i -популяції, зведене в степінь 1/4, n_i – чисельність особин i -популяції, N – число видів, може розглядатися як середня екологічна місткість середовища для одного виду в межах угруповання.

12.2. Розмаїття за чисельністю та розмаїття за біомасою

Для оцінки розмаїття угруповань за допомогою індексу Шеннона необхідна ймовірність дискретних станів системи. Як оцінка ймовірностей використовується частка участі дискретного стану. Цією часткою буває частка за чисельністю, біомасою або за іншою функціональною властивістю. Часто індекси Шеннона, обчислені за відповідною мірою, називають як індекс Шеннона за чисельністю (або розмаїття за чисельністю) або індекс Шеннона за біомасою (розмаїття за біомасою). Ці індекси використовуються для характеристики розмаїття, але часто демонструють протилежний кореляційний зв'язок, тобто коли зростає різноманіття за чисельністю, різноманіття за біомасою може зменшуватися і навпаки. Так, аналіз залежності видового розмаїття, розрахованого за чисельністю і біомасою в угрупованнях зооперифітону водоймищ, показав, що зростання біомаси угруповань супроводжується збільшенням розмаїття за чисельністю і зниженням розмаїття за біомасою (Протасов, 2002).

Застосування різних мір, за якими відбувається оцінка ймовірностей дискретних станів системи, правомочне, але як інтерпретувати отримані результати, особливо у випадках, коли ці результати суперечливі?

Дискретні стани системи (наприклад, таксономічні види) є знаками алфавіту, а частоти появи знаків визначають інформаційну цінність відповідного повідомлення. Таким чином, різні частотні характеристики того самого алфавіту надають нам різні повідомлення. Виходить, оцінки за чисельністю і оцінки за біомасою (або будь-яким іншим показником) створюють із видового складу угруповання два (або більше) джерела інформації. Ця інформація дорівнює ентропії джерела, що еквівалентно його загальному розмаїттю для певного способу розбиття цілого на частини, які його складають.

Якщо два джерела інформації є незалежними, то їх спільна ентропія дорівнює сумі ентропій:

$$H(A, B) = H(A) + H(B),$$

де $H(A, B)$ – спільна ентропія джерел інформації A (за чисельністю) і B (за біомасою), $H(A)$ – оцінка ентропії за чисельністю, $H(B)$ – оцінка ентропії за біомасою.

Таким чином, якщо між чисельністю і біомасою видів в угрупованні немає залежності, то розмаїття угруповання дорівнюватиме сумі розмаїття за чисельністю і за біомасою. Розбіжності видового рівня між особинами, які входять в угруповання, є джерелом видового розмаїття. Логарифм числа видів вказує на найбільшу ентропію, яка може утримуватися в угрупованні. Нерівність ймовірностей зустрічі видів змінює ентропію (розмаїття) системи. Але види можуть розрізнятися не тільки за чисельністю, а й за іншими властивостями, наприклад за біомасою. Залучення біомаси надає додаткове розмаїття, тому при сполученні чисельності і біомаси виникає додаткова невизначеність (розмаїття) угруповання.

Якщо між чисельністю і біомасою існує зв'язок, тоді ці два джерела інформації будуть скорельованими. Це означає, що знання про одне джерело зменшує невизначеність значень іншого джерела, тобто їх спільна ентропія буде меншою за суму їх ентропій:

$$H(A, B) \leq H(A) + H(B).$$

Ентропію $H(A, B)$ можна знайти з умовних імовірностей.

Зв'язок між джерелами свідчить про те, що джерело A несе інформацію про джерело B і навпаки. Кількість цієї інформації можна знайти в такий спосіб:

$$I = H(A) + H(B) - H(A, B).$$

Індекси розмаїття, отримані шляхом обчислення частот подій за чисельністю і за біомасою, не є альтернативними оцінками розмаїття. Ці оцінки є субадитивними: вони доповнюють одна одну для характеристики розмаїття, за винятком спільної інформації.

Розмаїття угруповань не є кінцевою фіксованою величиною, але змінюється залежно від наших знань про угруповання. При більш детальному вивченні угруповань розкриваються нові розбіжності між елементами системи, що збільшує рівень її розмаїття у нашому уявленні. Доповнення інформації про чисельність видів в угрупованні інформацією про біомасу видів може збільшити інформованість про угруповання і таким чином викликати зміни нашого сприйняття угруповань як більш різноманітних.

Для встановлення інформаційного зв'язку між чисельністю і біомасою необхідні дані про спільну зустрічальність різних градацій чисельності і біомаси, що дозволить обчислити умовні ймовірності подій.

Розглянемо угруповання ґрунтових безхребетних в акацієвому насадженні на плакорі (1991 р.).

Для проведення інформаційного аналізу дані за чисельністю і біомасою необхідно квантувати – тобто розбити на дискретні категорії. У техніці природним інтервалом квантування є ціна чутливості приладів. Чим вужчий інтервал квантування, тим точнішим є опис процесу. Ще необхідно враховувати обсяг вибірки. При малому об'ємі вибірки і вузькому інтервалі квантування можна одержати вироджений опис явища, яке фактично не несе корисної інформації, а дає помилкову точність описання (Методы..., 1982).

Для квантування чисельності і біомаси ці величини розбиті на п'ять рівних класів. Дані попередньо логарифмувалися. Після операції квантування отримана матриця спільної зустрічальності градацій чисельності і біомаси (табл. 23). У комірках матриці міститься число видів, що відповідає комбінації градації чисельності (стовпець) і градації біомаси (рядок). Наприклад, градації чисельності 2 і градації біомаси 3 відповідають три види. На підставі матриці спільної зустрічальності (табл. 24) може бути отримана матриця умовних імовірностей (табл. 25).

Імовірності за чисельністю $p(a)_i$ (нижній рядок) можуть бути використані для обчислення ентропії розподілу за чисельністю $H(A)$:

$$H(A) = -1 * \sum_{i=1}^N p(a)_i * \log(p(a)_i).$$

Імовірності за біомасою $p(b)_i$ (правий стовпець) можуть бути використані для обчислення ентропії за біомасою $H(B)$:

$$H(B) = -1 * \sum_{i=1}^N p(b)_i * \log(p(b)_i).$$

Умовні ймовірності подій $p(a, b)_{i,j}$ можуть бути використані для обчислення ентропії спільного розподілу $H(A, B)$:

$$H(A, B) = -1 * \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N (p(a, b)_{i,j} * \log(p(a, b)_{i,j})).$$

Таблиця 23

Видовий склад, чисельність і біомаса ґрунтових безхребетних акацієвого насадження на плакорі (1991 р.)

Вид	Щільність, екз./м ²	Вага особини, мг	Біомаса, г/м ²
Amphimalon solstitialis Hrbst.	4,00	83,19	0,33
Aporrectodea rosea rosea (Savigny, 1826)	12,00	139,63	1,68
Aranea sp. sp.	2,00	41,52	0,08
Asilidae sp. sp.	8,80	16,75	0,15
Brachyiulus jawlowskii (Lohmander, 1928)	1,00	105,59	0,11
Carabidae sp.sp.	3,00	146,72	0,44
Chondrula tridens (Mull.)	14,00	9,89	0,14
Curculionidae sp.sp.	7,00	201,04	1,41
Cylindronotus brevicollis Kust.	10,00	16,41	0,16
Dolichopodidae sp. sp.	8,80	12,26	0,11
Elateridae sp. sp.	10,00	74,18	0,74
Enchytraeidae sp. sp.	4,25	7,99	0,03
Forficula auricularis L.	0,50	86,04	0,04
Geophilus proximus C.L. Koch	4,00	57,53	0,23
Lepidoptera sp. sp.	6,00	105,05	0,63
Megaphyllum rossicum (Timotheew, 1897)	2,00	106,94	0,21
Mollusca sp. sp.	0,50	68,80	0,03
Monotarsobius curtipes C.K.	5,00	46,31	0,23
Octodrilus transpadanus (Rosa, 1884)	0,70	1136,96	0,80
Petauristidae sp. sp.	4,00	12,00	0,05
Rhizotrogus aestivus Ol.	4,00	175,05	0,70
Rossiulus kessleri (Lohmander, 1927)	5,20	90,63	0,47
Scatopsidae sp. sp.	1,00	22,00	0,02
Staphilinidae sp. sp.	2,00	34,14	0,07
Stratiomyidae sp. sp.	3,52	22,03	0,08
Tenebrionidae sp. sp.	2,00	59,00	0,12
Therevidae	2,00	73,37	0,15
Trachelipus rathkii C.L. Koch	2,50	95,58	0,24
Xilodrepa sp. (im.)	3,00	79,00	0,24

Умовні ймовірності подій $p(a, b)_{i,j}$ можуть бути використані для обчислення ентропії спільного розподілу $H(A, B)$:

$$H(A, B) = -1 * \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N (p(a, b)_{i,j} * \log(p(a, b)_{i,j})).$$

Для розглянутого угруповання розмаїття за чисельністю дорівнює 2,12 біт/градацію, за біомасою – 2,24 біт/градацію, спільне розмаїття дорівнює 3,62 біт/градацію, міра інформаційного зв'язку між чисельністю і біомасою – 0,74 біт/градацію.

Таблиця 24

**Матриця спільної зустрічальності градацій чисельності
і біомаси угруповань ґрунтових безхребетних**

Градації		Чисельності					Число видів (B)
		1	2	3	4	5	
Біомаси	1	2	–	–	–	1	3
	2	1	1	–	–	–	2
	3	–	3	5	1	–	9
	4	2	–	2	3	2	9
	5	–	1	3	–	2	6
Число видів (A)		5	5	10	4	5	29

Для порівняння різних підходів оцінки розмаїття може бути застосоване уявлення надлишковості R:

$$R=1-H(A)/\log.$$

Очевидно, що надлишковість – це доповнення до одиниці вирівняності розподілу, тому $0 \leq R \leq 1$. Нижня грань досягається при рівномірному розподілі, верхня – при виродженому розподілі ($A=\text{const}$). Надлишковий сигнал містить внутрішні кореляції, які дозволяють відновити (декодувати) повідомлення. Збільшуючи надмірність, можна відтворити інформацію при будь-якому рівні шумів.

Таблиця 25

Матриця умовних імовірностей

Градації		Чисельності					Імовірності
		1	2	3	4	5	
Біомаси	1	0,07	–	–	–	0,03	0,10
	2	0,03	0,03	–	–	–	0,07
	3	–	0,10	0,17	0,03	–	0,31
	4	0,07	–	0,07	0,10	0,07	0,31
	5	–	0,03	0,10	–	0,07	0,21
Імовірності		0,17	0,17	0,34	0,14	0,17	1

Так, видове розмаїття угруповання за чисельністю дорівнює 4,45 біт/вид, його надмірність дорівнює 0,08; розмаїття за градаціями чисельності дорівнює 2,12 біт/градацію, надмірність – 0,09. Видове розмаїття угруповань за біомасою дорівнює 4,08 біт/вид, його надмірність – 0,16; розмаїття за градаціями біомаси дорівнює 2,24 біт/градацію, його надмірність – 0,22. Спільне розмаїття за градаціями чисельності і біомаси дорівнює 3,62 біт/градацію, а надмірність – 0,22. Таким чином, спільне розмаїття за градаціями чисельності і біомаси через наявність зв'язку між чисельністю і біомасою популяцій ґрунтових тварин має більшу надмірність.

12.3. Екологічна місткість угруповань

Уявлення екологічної місткості або екологічного обсягу місцеперебування має велике значення в екології. Так, О. Л. Бельгард у своїй роботі «Лісова рослинність

південного сходу УРСР» (1950) відзначає, що рослинні угруповання або фітоценози найчастіше в екологічному відношенні являють собою утворення гетерогенного порядку; тільки на крайніх ланках існування, там, де звужується екологічний об'єм місцеперебування (термін Л. В. Маркова, 1940), структура ценозів спрощується і вони починають складатися з екологічно рівноцінних видів. Таким чином, екологічний об'єм місцеперебування безпосередньо відбивається на екологічному розмаїтті.

Здатність екосистеми зберігати у своєму просторі видові популяції є місткістю щодо біорізноманіття (Протасов, 2002). Мірою цієї місткості може бути розмір сукупної біомаси і числа видів в екосистемі (Гродзинський та ін., 2001).

Між екологічною ємністю місцеперебування і вагою тіла тварини існує зв'язок (рис. 36). Зі збільшенням ваги тіла тварини максимальна можлива чисельність популяції зменшується. Максимальна можлива чисельність популяції є оцінкою екологічної місткості місцеперебування.

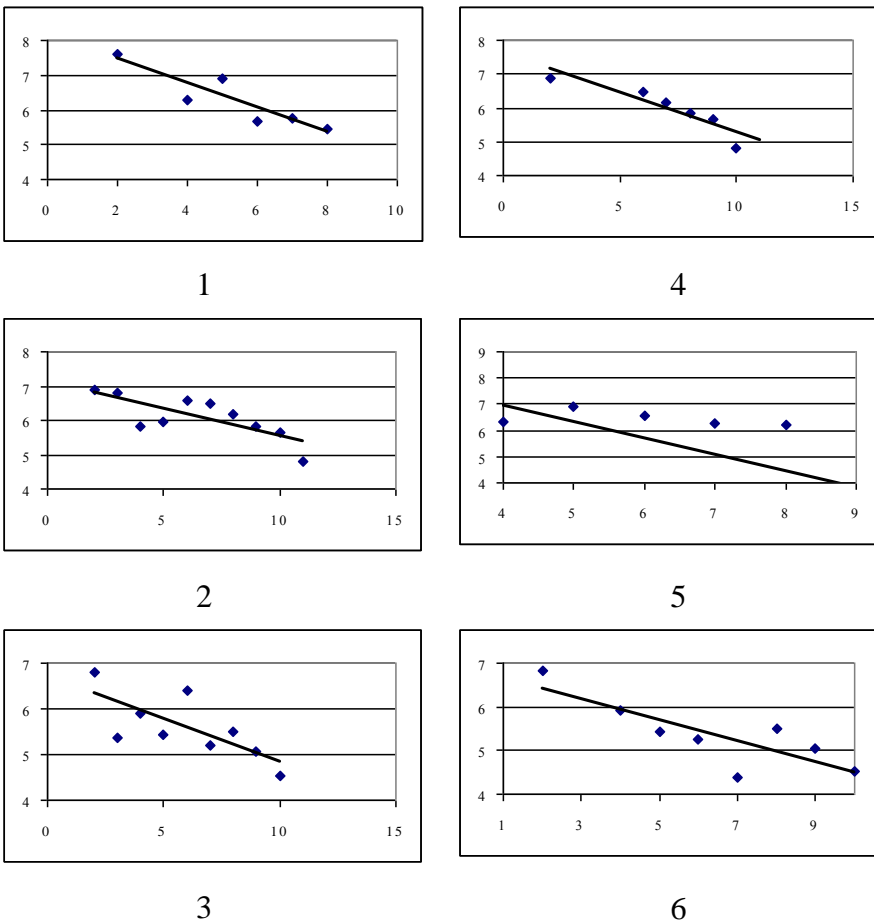


Рис. 36. Залежність між вагою особин ґрунтових тварин та їх чисельністю (у логарифмічному масштабі).

По осі абсцис – вагова категорія (логарифм середньої ваги в мг); по осі ординат – максимальна чисельність у межах вагової категорії (логарифм, екз./м²). Трофічні групи: 1 – зоофаги ($y = -0,35x + 8,16$); 2 – сапрофаги ($y = -0,16x + 7,12$); 3 – фітофаги ($y = -0,19x + 6,69$). Таксономічні категорії: 4 – Annelidae ($y = -0,23x + 7,58$); 5 – Arthropoda ($y = -0,38x + 8,38$); 6 – Mollusca ($y = -0,24x + 6,88$)

Для того, щоб установити характер зв'язку між вагою тіла ґрунтових тварин і їх максимальною можливою чисельністю, було проведено наступну процедуру. Ґрунтових тварин розбили на розмірно-вагові групи. Розмірна група 1 містить тварин, вага яких перебуває в інтервалі від 0 до 2^1 мг, у розмірній групі 2 вага змінюється від 2^1 до 2^2 , у групі 3 – від 2^2 до 2^3 , у групі n – від 2^{n-1} до 2^n . Для кожної розмірної групи можна встановити характеристики мінливості чисельності населення, у тому числі і максимальні рівні, що може бути оцінкою екологічної місткості місцеперебування.

Ґрунтові тварини є досить різноманітним утворенням в екологічному і таксономічному відношеннях. Тому доцільно виділити серед ґрунтових тварин відносно однорідні групи. Порівняно однорідні категорії виділені відносно трофічної спеціалізації педобіонтів (зоофаги, сапрофаги, фітофаги) і приналежності їх до таксонів рівня типу (Annelidae, Arthropoda і Mollusca). Для всіх виділених категорій ґрунтових тварин установлений лінійний зв'язок між вагою особин та їх максимальною чисельністю населення (у логарифмічному масштабі, рис. 36).

Зоофаги істотно відрізняються від сапрофагів і фітофагів характером регресійної залежності екологічної місткості місцеперебування від ваги ґрунтових тварин. Коефіцієнт нахилу прямої залежності для хижаків становить $-0,35$, що удвічі менше, ніж для сапрофагів ($-0,16$) і фітофагів ($-0,19$).

Кожне місцеперебування характеризується певною екологічною ємністю для кожного i -го виду, що у ньому живе – W_i . Сумарна екологічна місткість місцеперебування W_c , населеного N -видами, дорівнює сумі екологічних ємностей для кожного

N - видів, якщо всі види, що належать до угруповання, екологічно відмінні:

$$w_c = \sum_{i=1}^N w_i.$$

Під екологічно ідентичними видами будемо розуміти такі, відстань між якими в n -мірному екологічному просторі дорівнює 0. Аналогічно, екологічно різними видами є ті, відстань між якими в n -мірному екологічному просторі дорівнює одиниці. Екологічна місткість місцеперебування, яке населяють екологічно близькі види, – W_c , буде меншою суми екологічної місткості кожного виду тому, що екологічно близькі види більшою мірою конкурують за екологічний простір:

$$w_c' < \sum_{i=1}^N w_i.$$

Розглянемо два види S_a й S_b (рис. 37). Екологічна місткість виду S_a дорівнює a , екологічна місткість виду S_b – b . Сторони a та b позначають екологічні місткості видів, сторона c – екологічну місткість угруповання, що складається з видів S_a й S_b . Якщо види S_a та S_b екологічно відмінні, то кут d між a і b дорівнюватиме 180° , а сторона c дорівнюватиме $a+b$. Якщо види екологічно ідентичні, то сумарна екологічна місткість місцеперебування для двох видів буде не меншою, ніж максимальна екологічна місткість одного з видів. Це відповідає рівнобедреному трикутнику з рівними сторонами c і b і основою a . У цьому випадку $c < b+a$, а кут $d < 180^\circ$.

Для рівнобедреного трикутника виконується рівняння:

$$\cos d = \frac{a}{2 * b}.$$

Таким чином, екологічну місткість місцеперебування, де мешкають два види з ємностями a та b , можна геометрично представити як найбільшу сторону трикутника c , в якому іншими сторонами є a та b . При цьому для кута d виконується нерівність $\arccos(a/2b) \leq d \leq 180^\circ$. Якщо види екологічно різні (відстань в екологічному гіперпросторі

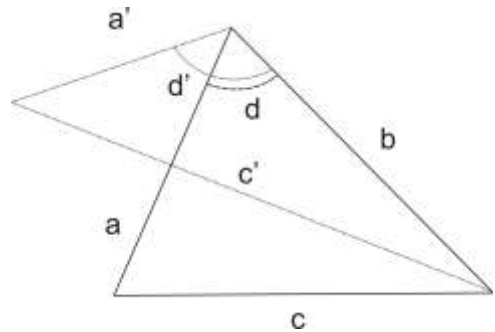
між видами дорівнює 1), то $d=180^\circ$, а якщо види екологічно ідентичні (відстань в екологічному гіперпросторі дорівнює 0), то $d=\arccos(a/2b)$. Припустимо, екологічна відстань між видами та кут d пов'язані лінійно:

$$Y=k*d+b,$$

де Y – екологічна відстань між видами; d – величина кута; k і b – коефіцієнти лінійного рівняння. Тоді виконується система рівнянь:

$$\begin{cases} 1=k*\arccos(a/2b)+b, \\ 0=k*180^\circ+b. \end{cases}$$

Рис. 37. Геометрична модель зміни екологічної місткості місцеперебування для видів S_a та S_b залежно від ступеня їх екологічної подібності. Сторони a та b – екологічні місткості видів, сторона c – екологічна місткість угруповання, d – кут, що відображає ступінь подібності між



Рішення системи рівнянь дозволяє виразити коефіцієнти лінійного рівняння через відомі величини:

$$\begin{aligned} k &= 1 / (180^\circ - \arccos(a/2b)); \\ b &= 1 - (\arccos(a/2b) / (180^\circ - \arccos(a/2b))). \end{aligned}$$

Отримані коефіцієнти дозволяють представити екологічну відстань у кутовій відстані між сторонами трикутника в геометричній інтерпретації екологічної місткості місцеперебування:

$$d = (180^\circ - \arccos(a/2b)) * (1 - Y) + \arccos(a/2b).$$

Екологічну місткість місцеперебування, де мешкають два види, можна знайти на підставі викладених геометричних міркувань і з теореми косинуса:

$$c^2 = a^2 + b^2 - 2a * b * \cos d,$$

де c – екологічна місткість місцеперебування для угруповань із двох видів; a і b – місткості місцеперебування для видів окремо; d – кут між векторами екологічної місткості. Очевидно, що якщо $d=180^\circ$, то $\cos(d)=-1$ і $c=a+b$. Отже, отримано вираз для екологічної місткості місцеперебування для угруповання, яке налічує два види. Далі необхідно знайти вираз для екологічної місткості місцеперебування для угруповання, що складається з N видів.

Припустимо, що екологічна місткість місцеперебування для виду i дорівнює a_i , а для виду j – a_j , де $0 \leq i \leq N$ і $0 \leq j \leq N$. Екологічна місткість для пари видів i та j може бути знайдена за вищенаведеною формулою і дорівнює c_{ij} . Тоді можна записати систему нерівностей:

$$\left\{ \begin{array}{llll} a_1 + a_1 \leq c_{1,1} & a_1 + a_2 \leq c_{1,2} & \dots & a_1 + a_j \leq c_{1,j} \\ a_2 + a_1 \leq c_{2,1} & a_2 + a_2 \leq c_{2,2} & \dots & a_2 + a_j \leq c_{2,j} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_i + a_1 \leq c_{i,1} & a_i + a_2 \leq c_{i,2} & \dots & a_i + a_j \leq c_{i,j} \end{array} \right.$$

Із системи може бути одержана нерівність:

$$\sum_{i=1}^N a_i \leq (2N)^{-1} * \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N c_{i,j}.$$

З нерівності витікає рівність:

$$\max(\sum_{i=1}^N a_i) = W_c' = (2N)^{-1} * \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N c_{i,j}.$$

Величина a_i як екологічна місткість місцеперебування для i -го виду є максимальною чисельністю цього виду; максимальне значення суми цих величин для всіх видів є екологічною ємністю місцеперебування для угруповання.

Розмір організму тварини несе інформацію про максимальну можливу чисельність відповідного розмірного класу популяцій виду, до якого належить ця особина. Екологічною ємністю місцеперебування популяції буде інтеграл максимальних чисельностей за всіма розмірними класами популяції. Для спрощення обчислення екологічної місткості місцеперебування угруповань можна зневажити розмірною структурою кожної популяції і за основу взяти середню вагу особин даного виду у вибірці.

Екологічна місткість місцеперебування для угруповання є адитивною функцією екологічних ємностей видів у тому випадку, якщо між видами немає відносин екологічної подібності. Екологічна подібність призводить до компресії екологічного простору. Це означає, що екологічна місткість для угруповань із однаковим числом видів буде тим меншою, чим більш екологічно подібні види це угруповання утворюють:

$$CompEc = 1 - W_c' * W_c^{-1},$$

де $CompEc$ – екологічна компресія; якщо $W_c' = W_c$ (всі види екологічно різні), то $CompEc = 0$; якщо угруповання складається з екологічно ідентичних особин (належать до одного виду), то $CompEc = 1 - 1/N$ асимптотично прагне до одиниці, N – чисельність угруповання.

Екологічна компресія є синекоекологічною характеристикою, що відбиває рівень перекриття екологічних ніш видів у межах угруповання. Чим більша екологічна компресія, тим більше перекривання ніш.

Величина W_c' є функцією від ваги екземплярів тварин в угрупованні і ступеня їх екологічної близькості та дозволяє оцінити екологічну місткість місцеперебування. Важливий екологічний сенс має рівень реального засвоєння угрупованням екологічної місткості місцеперебування:

$$Re = \log [W_c' * Abn^{-1}] = \log W_c' - \log Abn,$$

де Abn – чисельність угруповань.

Таким чином, важливими функціональними характеристиками угруповань є екологічна компресія ($CompEc$), екологічна місткість (W_c') і рівень засвоєння екологічної місткості угрупованням (Re). При розрахуванні зазначених функціональних характеристик використовується матриця мір близькості видів у двох просторах – таксономічному й екологічному. Відповідно виділяються два аспекти цих характеристик – таксономічний і екологічний.

Таксономічний аспект компресії угруповань статистично вірогідно нижчий, ніж екологічний ($t=23,42$, $p=0,000$) (табл. 26). Таксономічний аспект екологічної місткості угруповань вірогідно вищий, ніж екологічний ($t=4,91$, $p=0,000$). Таксономічний аспект засвоєння екологічної місткості вищий, ніж екологічний аспект ($t=4,20$, $p=0,000$).

У градієнті умов вологості таксономічний аспект компресії угруповань істотно не змінюється (рис. 38). Виняток становлять ксерофільні місцеперебування, де компресія значно вища, ніж при інших рівнях зволоження. Аналогічна ситуація спостерігається і для екологічного аспекту компресії.

Таблиця 26

Статистичні властивості екологічних характеристик угруповань ґрунтових безхребетних Присамар'я (1991–2005 рр.)

Екологічні характеристики	Середнє	- 95%	+ 95%	Мінімум	Максимум	Стандартне відхилення
Таксономічний аспект						
<i>CompEc tax</i>	0,08	0,08	0,08	0,05	0,14	0,02
<i>W_c tax</i>	3,32	3,29	3,35	2,84	3,71	0,17
<i>Real tax</i>	0,87	0,84	0,90	0,41	1,28	0,19
Екологічний аспект						
<i>CompEc eco</i>	0,14	0,13	0,14	0,10	0,19	0,02
<i>W_c eco</i>	3,23	3,20	3,25	2,79	3,60	0,15
<i>Real eco</i>	0,78	0,75	0,81	0,30	1,15	0,19

Крім того, для екологічного аспекту можна говорити про загальну тенденцію зниження рівня цього показника угруповань при просуванні уздовж градієнта умов вологості від ксерофільних до гігрофільних стацій. Ступінь ксерофільності місцеперебувань пов'язана з їх екстремальністю для ґрунтових тварин. Тому в напруженіших умовах існування угруповання ґрунтових тварин зазнають найбільшої

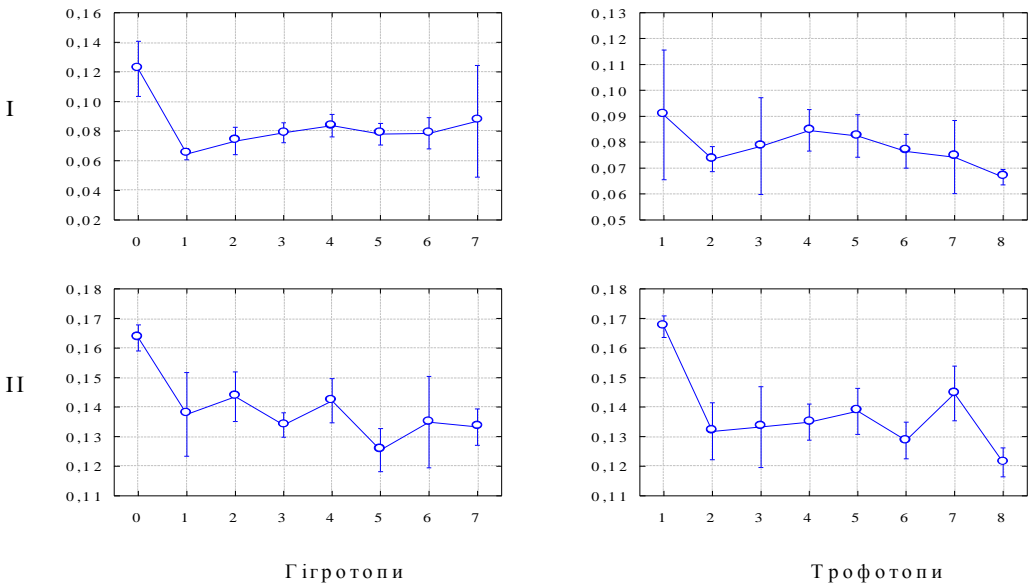


Рис. 38. Зміна екологічної компресії (*CompEc*) у градієнті умов вологості і трофності едафотопів. Гігротопи: 0 – Ks (0); 1 – MsKs (1); 2 – KsMs (1–2); 3 – Ms (2); 4 – HgMs (2–3); 5 – MsHg (3); 6 – Hg (4); 7 – UHg (5); Трофотопи: 1 – AB; 2 – B; 3 – C; 4 – Dc; 5 – Dac; 6 – Dn; 7 – E; 8 – F.

I – таксономічний аспект; II – екологічний аспект компресії.

У градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину зміна компресії угруповань в таксономічному аспекті не демонструє виразної закономірності ($F=1,66$, $p=0,123$). Для екологічного аспекту максимальна компресія спостерігається для сухіших місцеперебувань, а найменша – для вологіших. Саме істотна зміна компресії угруповань ґрунтових у крайніх місцеперебуваннях градієнта робить статистично достовірним вплив мінералізації на цей показник ($F=7,62$, $p=0,000$). Якщо виключити з розгляду трофотопи АВ і F, то мінералізація вже не є статистично достовірним фактором, що впливає на компресію угруповань ($F=1,58$, $p=0,17$).

Реалізація екологічного потенціалу місцеперебування в таксономічному аспекті не залежить від умов вологості ($F=0,96$, $p=0,459$). Екологічний аспект демонструє більш виразну динаміку залежно від умов вологості едафотопу ($F=17,67$, $p=0,000$). Місцеперебування залежно від умов вологості можна розділити на дві категорії. З одного боку, це група місцеперебувань від ксерофільних до мезофільних, де спостерігається високий рівень реалізації екологічного потенціалу – від 0,8 до 1,09. З іншого боку, це місцеперебування від гігромезофільних до ультрагірофільних, де спостерігається зменшений рівень реалізації екологічного потенціалу – від 0,5 до 0,8.

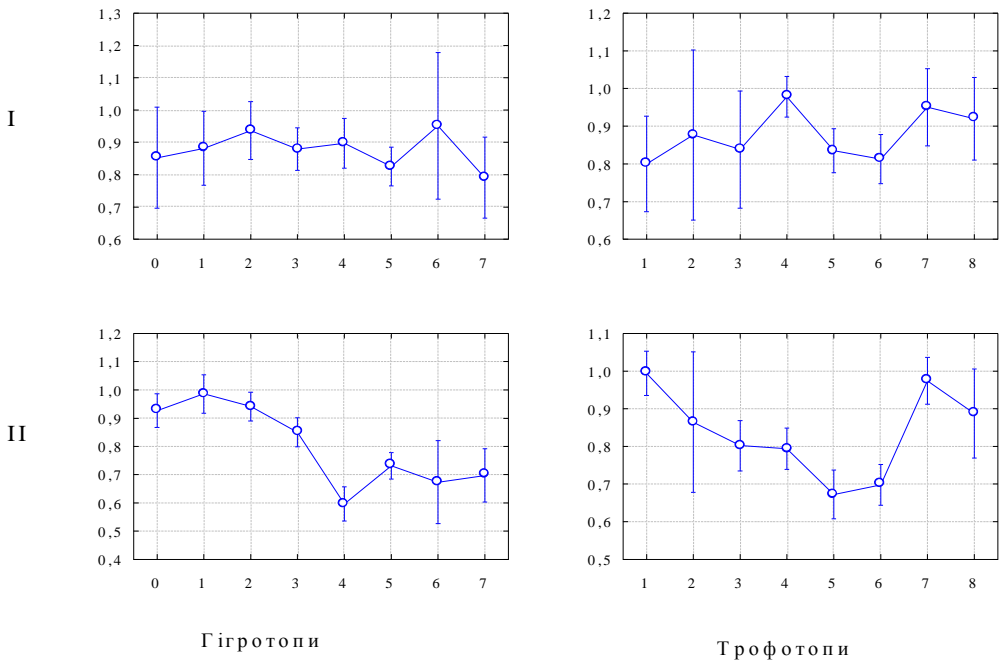


Рис. 39. Засвоєння екологічної місткості (*Real*) в градієнті умов вологості та трофності едафотопів (умовні позначки – рис. 38)

У градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину едафотопу засвоєння екологічної ємкості досягає свого максимуму в трофотопі D_c, завдяки чому мінералізація статистично вірогідно впливає на цей показник ($F=2,86$, $p=0,008$) (рис. 39). Однак, якщо градацію мінералізації D_c не брати до уваги, то статистично достовірної залежності не спостерігається ($F=1,068$, $p=0,386$). Характер динаміки засвоєння екологічної місткості угруповань ґрунтових безхребетних складно змістовно інтерпретувати і, незважаючи на статистично достовірний характер залежності з

урахуванням градації D_c , слід зробити висновок, що мінералізація ґрунтового розчину в явному вигляді не впливає на розглянутий параметр у таксономічному аспекті.

В екологічному аспекті спостерігається чітка дзвіноподібна залежність ступеня засвоєння екологічної місткості угруповань від умов мінералізації ґрунтового розчину ($F=8,92$, $p=0,000$). Мінімальний рівень засвоєння місткості спостерігається у тропотопі D_{ac} . Таким чином, в оптимальних лісорослинних умовах липо-ясеневих дібров спостерігається мінімальний рівень засвоєння угрупованнями ґрунтових безхребетних екологічного потенціалу місцеперебування. При віддаленні від оптимального стану як у напрямку збільшення мінералізації ґрунтового розчину, так і в напрямку його зменшення відбувається інтенсифікація використання екологічного простору.

12.4. Функціональне розмаїття, функціональна вирівняність і функціональна дивергенція

Концепція функціонального розмаїття була запропонована як важлива особливість біологічних комплексів, що надає можливість прогнозувати рівень і надійність екологічних процесів (Mason et al., 2005). Застосування концепту функціонального розмаїття можливе при наявності міри, що ґрунтується на адекватному визначенні функціонального розмаїття. Одним із поширених визначень є визначення Tilman (2001), який характеризує функціональне розмаїття як «величину та діапазон функціональних властивостей організмів у даній екосистемі».

«Функціональне розмаїття» використовується для описання різних аспектів структури угруповань або екосистеми. До них належать мінливість функціональних характеристик видів (Walker et al., 1999), складність харчових ланцюгів (Hulot et al., 2000), кількість наявних функціональних груп (Diaz, Cabido, 2001).

Деякі запропоновані механізми взаємин між різноманіттям і функціонуванням екосистем ґрунтуються на розподілі видів у просторі екологічних ніш. Комплементарність ніш визначена як можливий механізм, що пов'язує розмаїття й екосистемні процеси (Tilman, 2001). Висока комплементарність у межах ніші дозволяє повніше використати доступний ресурс, що дозволяє збільшувати продуктивність та інвазійну стійкість (Dukes, 2001). Інша функціональна властивість, як стійкість до посухи, може відбивати більшу мінливість відповідей на умови навколишнього середовища. Таким чином комплементарність ніш може сприяти буферним процесам в екосистемі, що дозволяє протистояти кліматичним флуктуаціям (Tilman, 1996; Doak et al., 1998).

Функціональне розмаїття може бути розкладене на два складових компоненти: функціональна вирівняність і функціональне багатство (Mouillot, Wilson, 2002). Це розбиття є аналогом визначення видового розмаїття через декомпозицію на видове багатство та видову вирівняність (Purvis, Hector, 2000). Видове багатство та видова вирівняність є ортогональними між собою (тобто змінюються незалежно одне від іншого).

І багатство, і вирівняність належать до одних і тих самих об'єктів (видів).

Можна виділити два аспекти в розподілі частот видів у просторі ніші, які аналогічні видовому багатству і вирівняності видів (Mason et al., 2005). Кількість простору ніші, зайнята видами в інтервалі угруповання, може розглядатися як міра багатства – функціональне багатство. Вирівняність розподілу чисельності у просторі ніші може розглядатися як міра функціональної вирівняності. Функціональне багатство і функціональна вирівняність ортогональні і належать до одного об'єкта – простору ніші (Mason et al., 2005).

Низьке функціональне багатство вказує на те, що частина ресурсу, потенційно доступна для угруповання, не використовується. Це знижує продуктивність, буферні властивості проти флуктуацій навколишнього середовища та інвазійну резистентність (Mason et al., 2005).

Екологічна ніша являє собою гіперпростір, що формується вимірами – екологічними характеристиками (Hutchinson, 1959). Цими характеристиками можуть виступати біотичні та абіотичні фактори. Кожний вид має фундаментальну нішу, що охоплює діапазон умов, у яких він здатний підтримувати існування за умов відсутності втручання інших видів. Вкладеною в інтервалі фундаментальної ніші є реалізована ніша – умови, в яких вид у реальності живе. Ніші можна поділити на альфа-нішу і бета-нішу (Pickett, Bazzaz, 1978). Осями, що формують альфа-нішу, є ресурси, за які види можуть конкурувати, а осями, які формують бета-нішу, є перемінні навколишні середовища, за які не може бути конкуренції.

Діапазон значень екологічних характеристик і є функціональне багатство. У термінах екологічної ніші можна сказати, що функціональне багатство є проекцією реалізованої ніші на одну з осей гіперпростору.

Досить очевидною екологічною характеристикою, що структурує екологічне угруповання, є біомаса організму. Досягнення певної біомаси організмом є наслідком безлічі процесів, які відбуваються на організменому, популяційному і екосистемному рівнях. Тому розподіл біомас організмів, що перебувають в екосистемі, є важливою функціональною характеристикою. Діапазон біомас індивідуумів угруповання є одним з аспектів функціонального багатства. Діапазон визначається як різниця максимальних і мінімальних значень ознаки. Варто відзначити, що як на максимальні, так і на мінімальні її значення біомаси часто накладається ряд екологічних обмежень (Шмидт–Ниельсен, 1987).

Як приклад розглянемо популяції дощових черв'яків із біотопів м. Дніпропетровськ. Діапазон біомаси особин дощових черв'яків змінюється від декількох міліграм до 2,89 грама (рис. 40; табл. 27). У паркових біоценозах функціональне багатство загалом вище, ніж у біотопах, наближених до джерел промислового забруднення. Однак гістограми розподілу чисельності видів за градаціями функціональної ознаки – біомаси – свідчать про те, що функціональне багатство як ознака не є достатнім для описання функціональних властивостей. Важливим аспектом характеризування функціонального розмаїття поряд з функціональним багатством є функціональна вирівняність.

Функціональне багатство визначає межі нішового простору, зайнятого угрупованням, а функціональна вирівняність характеризує те, як ця ділянка простору використовується. Більш низька вирівняність свідчить про те, що певна частина екологічного простору, будучи зайнятою, недовикористовується. Для вимірювання функціональної вирівняності необхідна інформація про розподіл чисельності видів у межах нішового простору (табл. 27).

Функціональна вирівняність (FE) може бути визначена способом, аналогічним визначенню видової вирівняності в угрупованні за формулою Пілоу, з тією відмінністю, що як дискретні класи виступають не види живих організмів, а градації функціональної ознаки:

$$FE = \frac{-1 * \sum_{i=1}^N p_i * \log_2 p_i}{\log_2 N},$$

де p_i – частка i -ї градації функціональної ознаки (за числом особин), N – число градацій ознаки.

Кількість градацій ознаки N визначається як FR/lag , де FR – функціональне багатство, lag – величина інтервалу (лага) градацій ознаки. Якщо у випадку вирівняності розподілу видів природний заданий критерій дискретності – вид, то у випадку з функціональною вирівняністю континуальна функціональна ознака повинна бути

квантована – перетворена на дискретну ознаку. Лаг і функціональне багатство визначають властивості дискретної характеристики. При зміні лага вирівняність буде змінюватися. Тому для одержання порівняльних даних необхідно застосовувати квантування з фіксованим лагом.

Дивергенція між видами в межах угруповання призводить до диференціації екологічного простору. Високий рівень дивергенції вказує на високий ступінь диференціації ніші і низький рівень конкуренції за ресурси. Тому угруповання з високою функціональною дивергенцією можуть характеризуватися більш високою екосистемною функціональністю як результат більш ефективного використання ресурсів (Mason et al., 2005).

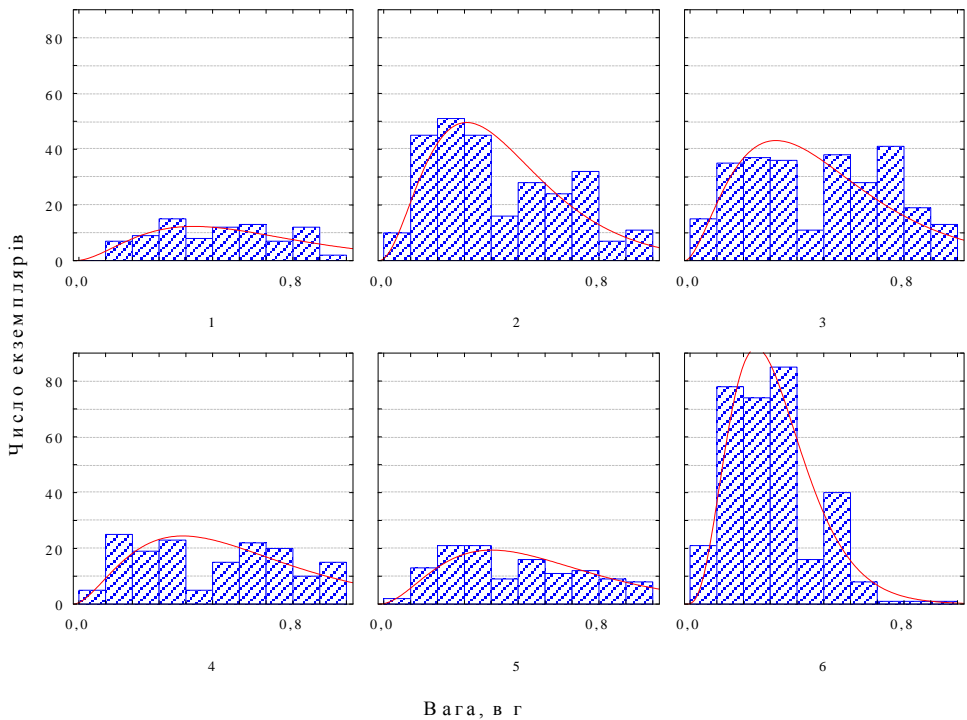


Рис. 40. Розподіл біомас особин угруповань дощових черв'яків (*Allolobophora trapezoides*, *Lumbricus rubellus*, *Allolobophora rosea*) з біотопів м. Дніпропетровськ: 1 – парк ім. Б. Хмельницького; 2 – парк ім. В. Дубініна; 3 – парк ім. Ю. Гагаріна; 4 – парк «Мертвим і живим»; 5 – насадження поблизу заводу ім. Петровського; 6 – насадження поблизу Південного машинобудівного заводу

Метод обчислення функціональної дивергенції, запропонований Mason et al. (2003), ґрунтується на розрахунку зваженої суми квадратів чисельності градацій функціональної ознаки:

$$FD = 2 / \pi * \arctan \left[\sum_{i=1}^N (\ln C_i - \ln AvB)^2 * p_i \right],$$

де FD – функціональна дивергенція; C_i – значення i -ї градації функціональної ознаки; p_i – частка i -ї градації функціональної ознаки (за числом особин); Av – середнє зважене значення функціональної ознаки.

Арктангенс отриманої суми помножений на $2/\pi$ для того, щоб індекс варіював у межах від 0 до 1. Зазначений індекс апіорі не стосується видового багатства, вирівняності видового розмаїття, функціонального багатства і функціональної вирівняності (Mason et al., 2005).

Таблиця 27

Розподіл біомаси особин дощових черв'яків і характеристики функціонального багатства (FR), функціональної вирівняності (FE), середнього зваженого біомаси (Av) і функціональної дивергенції ($Fdiv$) (позначення біотопів – див. рис. 40)

Градації, у грамах	1	2	3	4	5	6
<= 0,16	3,09	6,86	9,64	7,37	2,84	9,85
0,32	15,46	32,13	21,43	18,42	22,70	45,23
0,48	19,59	18,77	16,07	14,21	18,44	27,38
0,64	23,71	18,05	21,79	18,42	19,86	16,62
0,80	20,62	16,61	22,86	17,37	17,02	0,31
0,96	5,15	4,69	5,71	7,37	5,67	0,62
1,12	5,15	2,53	0,71	12,11	8,51	0,00
1,28	2,06	0,00	0,71	1,58	1,42	0,00
1,44	3,09	0,36	0,36	1,58	1,42	0,00
1,60	0,00	0,00	0,36	1,58	0,71	0,00
1,76	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71	0,00
1,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71	0,00
2,24	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2,56	0,00	0,00	0,36	0,00	0,00	0,00
2,72	1,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2,88	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
3,04	1,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
FR	2,89	1,30	2,50	1,50	2,00	0,90
FE	0,67	0,79	0,65	0,89	0,77	0,72
Av , мг	146,58	106,13	116,63	138,97	135,57	76,90
$Fdiv$	0,72	0,68	0,71	0,73	0,71	0,60

Стосовно динаміки функціональних характеристик угруповань – функціональної вирівняності, дивергенції та середньої біомаси особин – особливу роль відіграють мінералізація ґрунтового розчину та взаємозв'язок мінералізації і умов вологості (табл. 28 – 31).

Таблиця 28

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації ($TrTop$) едафотопу на функціональну вирівняність угруповань ґрунтової мезофауни ($R=0,43$; $F(5,139)=6,42$ $p<0,00002$)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			0,97	0,06	16,53	0,00
TrTop	-2,12	0,58	-0,16	0,04	-3,66	0,00
GT	0,16	0,39	0,01	0,03	0,41	0,68
Tr*GT	0,79	0,32	0,01	0,00	2,45	0,02
TrTop^2	1,59	0,52	0,01	0,00	3,05	0,00
GT^2	-0,79	0,44	-0,01	0,01	-1,80	0,07

Примітка: див. табл. 15

Таблиця 29

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на функціональну дивергенцію угруповань ґрунтової мезофауни (R=0,40; F(5,139)=5,31 p<0,00017)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			0,88	0,01	63,81	0,00
TrTop	-1,07	0,59	-0,02	0,01	-1,81	0,07
GT	0,28	0,40	0,01	0,01	0,71	0,48
Tr*GT	0,61	0,33	0,00	0,00	1,85	0,07
TrTop^2	0,46	0,53	0,00	0,00	0,86	0,39
GT^2	-0,86	0,45	0,00	0,00	-1,92	0,06

Примітка: див. табл. 15

Таблиця 30

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на середню біомасу особин ґрунтової мезофауни (R=0,40; F(5,139)=3,367 p<0,00637)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			0,08	0,01	9,53	0,00
TrTop	1,92	0,61	0,02	0,01	3,15	0,00
GT	-0,24	0,41	0,00	0,00	-0,58	0,56
Tr*GT	-0,69	0,34	0,00	0,00	-2,03	0,04
TrTop^2	-1,67	0,55	0,00	0,00	-3,05	0,00
GT^2	0,53	0,46	0,00	0,00	1,15	0,25

Примітка: див. табл. 15

Таблиця 31

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на функціональне багатство ґрунтової мезофауни (R=0,41; F(5,139)=5,44 p<0,0000)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			0,21	0,12	1,73	0,09
TrTop	2,03	0,59	0,30	0,09	3,46	0,00
GT	-0,05	0,40	-0,01	0,07	-0,14	0,89
Tr*GT	-0,97	0,33	-0,03	0,01	-2,95	0,00
TrTop^2	-1,53	0,53	-0,02	0,01	-2,89	0,00
GT^2	0,81	0,45	0,02	0,01	1,81	0,07

Примітка: див. табл. 15

Залежність функціональних характеристик від факторів середовища має дзвіноподібний характер, що підтверджується можливістю апроксимації залежності за

допомогою рівнянь другого ступеня. Роль умов мінералізації ґрунтового розчину у впливі на функціональні характеристики тваринного населення ґрунту не є тривіальним результатом. Такого роду залежність підтверджує можливість виділення додаткової екологічної групи ґрунтових тварин на підставі їх розподілу у градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину – трофоценоморфи. Трофоценоморфа є категорією, яка має функціональну аспектацію, тобто пов'язана з важливими системними властивостями угруповань ґрунтових тварин.

13

ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ТА ЕКОЛОГІЧНЕ
РОЗМАЇТТЯ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ
ҐРУНТІВ ПРИВОДОДІЛЬНО-
БАЛКОВОГО ЛАНДШАФТУ

13.1. Екологічні умови привододільно-балкового ландшафту

Привододільно-балковий ландшафт являє собою плакорні вододільні місцеперебування, поцятковані ярами і балками, де формуються природні байрачні ліси (Белова, Травлєєв, 1999).

У цьому ландшафті проміжбалкові рівнинні простори, звичайно представлені сухуватим типом (СГ₁), чергуються з балковими зниженнями, де у верхній частині схилу формуються дуже сухі (СГ₀), сухі (СГ₀₋₁) і сухуваті типи (СГ₁), а в нижній частині – свіжуваті (СГ₁₋₂), свіжі (СГ₂), вологі (СГ₃), сирі (СГ₄) і мокрі (СГ₅) місцеперебування. Останні при наявності засолених ґрунтових вод можуть заміщуватися засоленими варіантами (СГЗ₃, СГЗ₄).

Привододільно-балковий ландшафт містить у собі елювіальну, транзитну і надводно-підводну групи міграцій. До ґрунтів лісових біогеоценозів елювіальної групи С. В. Зонн (1964) відносить ті, які формуються на вододілах або їм подібних типах рельєфу. Вони характеризуються:

- 1) надходженням речовини й енергії тільки з атмосфери;
- 2) відсутністю ґрунтових вод або такою глибиною їх стояння, при якій вони не впливають на ґрунти і не постачають лісову рослинність вологою та мінеральними речовинами;
- 3) украй незначним надходженням продуктів обміну речовини й енергії з інших поверхонь та інших біогеоценозів.

Під впливом атмосферних опадів може відбуватися міграція в різних розмірах, що часто призводить до утворення ілювіального горизонту (Белова, Травлєєв, 1999).

На схилах балок у лісових біогеоценозах можуть формуватися ґрунти транзитної групи. В них відбувається: 1) перерозподіл атмосферних опадів, світлової та теплової енергії; 2) надходження вологи і різних продуктів обміну речовин і енергії з прилеглих біогеоценозів і перерозподіл їх поверхневим і внутріґрунтовим стоком; 3) додаткова акумуляція речовин із ґрунтових вод. Ці явища диференціюються залежно від крутості схилів, експозиції, що спричиняє перерозподіл речовини та енергії, утворення біогеоценозів з характерним типом кругообігу, що в остаточному підсумку призводить до виникнення ґрунтів з особливими властивостями.

У негативних формах рельєфу формується надводно-підводна група ґрунтів лісових біогеоценозів. До відмінних рис ґрунтів надводно-підводної групи слід віднести (Белова, Травлєєв, 1999):

- 1) періодичне збагачення розчинними і твердими речовинами з поверхні;
- 2) вилуговування рухливих елементів харчування (при перезволоженні атмосферними водами);
- 3) надходження надлишкових кількостей розчинних мінеральних і органічних сполук, часто шкідливих для лісових рослин.

Тут проявляється засоленість, мулкуватість або торф'янистість.

13.2. Своєрідність тваринного населення чорнозему звичайного і чорнозему лісополішеного

Сумарна чисельність ґрунтової мезофауни в степу може варіювати в широких межах залежно від сезону та рік у рік. Дані щодо чисельності ґрунтових тварин, які зустрічаються в чорноземі звичайному в степових ценозах і в чорноземі звичайному лісополішеному у штучному акацієвому насадженні на плакорі, наведені в таблиці 32. Амплітуда коливань може перевищувати порядок величини – від декількох десятків до декількох сотень екземплярів представників мезофауни на квадратний метр поверхні ґрунту. Під пологом деревинної рослинності в насадженні акації розмах коливань чисельності мезофауни значно менший. Чисельність ґрунтових тварин складає 70–120 екз./м².

Таблиця 32

Чисельність основних груп ґрунтової мезофауни місцеперебувань на плакорі (стєпова цілина і штучне акацієве насадження) (в екз./м²)

Таксономічна група	Степова цілина					Лісове насадження		
	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	вересень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Aranea	–	1,5	2	2	22	2	–	–
Opiliones	–	–	–	1	–	–	–	–
Isopoda	–	0,03	–	2	1	0,5	–	1
Allecuidae	8,8	–	–	–	–	–	–	–
Byrrhidae	–	0,03	–	2	–	–	–	–
Carabidae	0,8	0,9	4	4	7	3	13	21
Cerambycidae	–	1,5	4	15	2	–	–	1
Curculionidae	0,8	0,9	–	17	27	7	2	–
Dermaptera	–	–	–	–	–	0,5	–	–
Dermestidae	–	–	–	–	–	–	–	1
Diptera	22	1,8	2	15	5	7,5	10	1
Elateridae	8	12,9	12	36	6	19,5	–	–
Histeridae	–	–	1	–	–	–	–	–
Hymenoptera	–	–	2	–	–	–	–	1
Lepidoptera	5,4	0,3	–	2	–	2	3	1
Scarabaeidae	0,8	0,6	7	6	15	4	8	14
Silphidae	–	–	–	–	–	3	–	–
Staphilinidae	11,2	0,6	2	3	4	2	9	5
Tenebrionidae	–	2,7	5	10	2	2	9	–

Закінчення таблиці 35

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Mollusca	–	0,9	3,0	3,0	8,0	0,5	14,0	6,0
Diplopoda	19,2	15,0	12,0	172,0	206,0	3,0	11,0	11,0
Geophilomorpha	2,4	0,3	8,0	8,0	3,0	4,0	5,0	–
Lithobiomorpha	–	–	2,0	6,0	5,0	7,0	7,0	8,0
Enchytraeidae	0,8	1,2	3,0	79,0	221,0	–	14,0	5,0
Lumbricidae	31,2	0,9	16,0	81,0	153,0	2,0	11,0	19,0
Усього	111,4	27,1	76,0	304,0	653,0	69,5	116,0	95,0

13.2.1. Дощові черв'яки (Lumbricidae) та енхітреїди (Enchytraeidae)

Домінуючою групою ґрунтових безхребетних у плакорних місцеперебуваннях є олігохети – енхітреїди та дощові черв'яки. При цьому дощові черв'яки є більш стабільною групою, ніж енхітреїди. Енхітреїди при співпадінні сприятливих умов можуть значно збільшувати свою чисельність. Необхідно відзначити, що енхітреїди займають проміжне положення між двома розмірними групами – мікрофауною та мезофауною. Тому ручне розбирання проб, що використовувалося для отримання інформації про чисельність ґрунтових тварин у цьому дослідженні, може давати уявлення тільки про частину ґрунтового населення енхітреїд. Основним фактором, що лімітує чисельність цих тварин у степу, є вологість. Піки чисельності енхітреїд спостерігаються навесні після танення снігового покриву, коли ґрунт у степу прогрівається дуже швидко та співпадіння тепла і вологи сприяє інтенсивному розмноженню цих черв'яків. Крім того, чисельність енхітреїд може зростати влітку або восени після значних опадів. Так, у вересні 1997 року ручне розбирання проб дозволило визначити чисельність енхітреїд на рівні 221 екз./м², а в червні того ж року чисельність черв'яків становила 79 екз./м² (табл. 33). При погіршенні умов вологості енхітреїди можуть зовсім не зустрічатися в ґрунтових пробах.

Дощові черв'яки також чутливі до умов вологості, але їх чисельність коливається в набагато меншому діапазоні. Якщо основною причиною зміни чисельності енхітреїд є демографія – швидкість народжуваності і смертності, то зміни чисельності дощових черв'яків визначаються більшою мірою динамічними причинами – їх горизонтальною та вертикальною міграцією як реакцією на умови вологості. У таблиці 33 наведено видовий склад і чисельність дощових черв'яків плакорних місцеперебувань.

Ядром комплексу дощових черв'яків степових зональних угруповань є дощовий черв'як *Allolobophora g. rosea* (Savigny, 1826). Він, власне кажучи, єдиний постійний мешканець степу серед дощових черв'яків (Гиляров, 1965; Перель, 1979; Жуков, 1996). У відповідь на зміни умов вологості цей черв'як може здійснювати вертикальні міграції та інкапсулюватися. При цьому виділяється слиз, що покривається часточками ґрунту та потім висихає і таким чином досягається певна щільність утворення.

При значних опадах із природних і штучних лісових угруповань у степові ценози можуть мігрувати деякі інші види дощових черв'яків. У степу поблизу байраків може бути зустрінутий орний черв'як *Allolobophora s. trapezoides* (Savigny, 1826), норний вид *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884), досить рідкий у регіоні європейський

вид *Dendrobaena auriculatus* (Rosa, 1897). У цілому, при сприятливих умовах у степових ценозах цілком можуть мешкати дощові черв'яки, які належать до екологічної групи норників. Так, у степових ценозах Північного Кавказу поряд з домінуючим видом *Allolobophora r. rosea* зустрічається норник *Dendrobaena mariupolienis mariupolienis* (Проконова, 2005).

Таблиця 33

**Чисельність дощових черв'яків у місцеперебуваннях на плакорі
(стєпова цілина й штучне акацієве насадження) (в екз./м²)**

Види тварин	Стєпова цілина					Лісове насадження		
	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	вересень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
<i>A. s. trapezoides</i>	–	–	–	10,0	–	–	–	–
<i>A. rosea rosea</i>	31,2	0,8	9,0	51,0	145,0	6,0	7,0	5,0
<i>D. auriculatus</i>	–	–	7,0	5,0	–	–	4,0	5,0
<i>D. octaedra</i>	–	–	–	–	–	1,0	–	–
<i>O. transpadanus</i>	–	–	–	15,0	7,0	3,0	2,0	9,0

За результатами наших досліджень дощовий черв'як *Dendrobaena m. mariupolienis* був знайдений у степових ценозах у Васильківському районі, а також у штучних лісових насадженнях на плакорі в Царичанському районі Дніпропетровської області та Гуляйпільському районі Запорізької області. На півдні Донецької області цей вид поширений у значному діапазоні біотопів – степ, лісові насадження та лугові угруповання в заплаві річок.

Дощовий черв'як *Dendrobaena auriculatus* є базофільною формою (Атлавините, 1975). На плакорі в штучних лісових угрупованнях комплекс дощових черв'яків доповнюється типово лісовим видом *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) (рис. 41). Таким чином, як динаміка чисельності, так і видовий склад комплексу олігохет свідчить про високу мінливість такого аспекту середовища перебування в степу як гідротермічний режим ґрунтового покриву. Представники цієї групи ґрунтових тварин розвинули пристосування до швидкого збільшення своєї чисельності і активізації функціональної ролі при оптимізації умов існування.

**13.2.2. Сапрофаги – первинні руйнівники
підстилки: двопарноногі багатоніжки
(*Diplopoda*) і мокриці (*Isopoda*)**

З олігохетами за значущість у плакорних місцеперебуваннях конкурують двопарноногі багатоніжки та личинки жуків-коваликів – дротянки. Коефіцієнт кореляції чисельності цих двох груп дорівнює –0,45 (логарифмовані дані), що свідчить про зворотний характер реакції на умови навколишнього середовища багатоніжок з одного боку та дротянок – з іншого. Двопарноногі багатоніжки є мешканцями рослинної підстилки (у степу – калдан) і верхнього ґрунтового горизонту. У трофічному



Рис. 41. Дощовий черв'як *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826)

відношенні вони є фітосапрофагами, тобто активно живляться мертвими рослинними залишками і тільки при нестачі вологи можуть переходити на харчування живими рослинними тканинами. Серед личинок коваликів зустрічаються представники різних трофічних груп, але в степу більшою мірою представлені фітофаги, що живуть у ґрунтовій товщі. Екологічні особливості представників двопарноногих багатоніжок і дротянок багато в чому пояснюють зворотний характер динаміки чисельності цих груп педобіонтів. Надлишкове зволоження сприятливо позначається на чисельності ківсяків, але негативно впливає на дротянок. Періоди зволоження в степу досить рідкісні, слідом за цим зростання чисельності ківсяків також відбувається не часто. Набагато стабільнішим елементом степового угруповання є дротянки. Так, у степу коефіцієнти варіації чисельності дротянок становлять 6,7%, а ківсяків – 54,8% (логарифмовані дані). У штучному лісовому насадженні на плакорі більш стабільним компонентом є ківсяки – коефіцієнт варіації чисельності становить 8,2%, а дротянок – 131,2%.

Видовий склад комплексу двопарноногих багатоніжок наведено в таблиці 34. Постійним мешканцем степу є ківсяк *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897). Його чисельність у степу варіює в інтервалі 9–50 екз./м². Під пологом штучного лісового насадження чисельність цього виду набагато стабільніша і становить 3 екз./м². Більш динамічна чисельність іншого виду ківсяків – *Rossiulus kessleri* (Lohmander, 1927).

Таблиця 34

**Чисельність *Diplopoda* у місцеперебуваннях на плакорі
(степова цілина та штучне акацієве насадження) (в екз./м²)**

Види тварин	Степова цілина					Лісове насадження		
	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	вересень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
<i>B. jawlowskii</i>	–	–	3,0	41,0	44,0	–	2,0	4,0
<i>M. kievense</i>	–	–	–	–	–	–	–	4,0
<i>M. rossicum</i>	19,2	15,0	9,0	19,0	50,0	3,0	3,0	3,0
<i>R. kessleri</i>	–	–	–	112,0	112,0	–	6,0	–

Вид *Rossiulus kessleri* можна зовсім не знайти в степу, або він може демонструвати значні спалахи чисельності, при яких щільність його населення становить сотні екземплярів на квадратний метр. Очевидно, причиною такого динамізму є висока міграційна здатність цього виду. Залежно від умов перебування особини *R. kessleri* можуть мігрувати на відносно тривалі відстані та формувати значні агрегації. Два інших види ківсяків – *Brachyiulus jawlowskii* (Lohmander, 1928) і *Megaphyllum kievense* (Lohmander, 1928) у комплексі займають підлегле становище. Ківсяк *B. jawlowskii* у плакорному степу зустрічається епізодично, але з досить високою щільністю агрегацій. Ківсяк *M. kievense* виявлений на плакорі тільки в штучному лісовому насадженні.

Екологічно близькою групою ґрунтових тварин до ківсяків, але більш вологолюбною, можна вважати мокриць. У степу мокриці нечисленні та представлені видом *Trachelipus rathkei* C.L. Koch.

13.2.3. Личинки жуків-коваликів (*Elateridae*) – дротянки

За даними В. Г. Доліна (1961), у степовій зоні України налічується 51 вид коваликів, 16 з них характерні тільки для цієї зони, але 30 видів значно поширені в Лісостепу, а в степовій зоні населяють тільки інтразональні біотопи: заплави рік, байрачні ліси, поди, саги тощо. У степових ценозах серед личинок жуків-коваликів домінують представники роду *Agriotes* – *Agriotes brevis* Cand., *Agriotes gurgistanus* Fald., *Agriotes sputator* L. (табл. 35).

Таблиця 35

Чисельність личинок жуків-коваликів (Elateridae) у місцеперебуваннях на плакорі (степова цілина ПП201 і штучне акацієве насадження ПП204) (в екз./м²)

Види тварин	ПП201					ПП204
	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	вересень 1997	червень 1991
<i>Agriotes brevis</i>	1,60	2,40	–	5,00	–	1,60
<i>Agriotes gurgistanus</i>	1,60	4,10	8,00	21,00	1,00	1,60
<i>Agriotes sputator</i>	–	3,20	1,00	7,00	2,00	–
<i>Athous hirtus</i>	4,00	–	–	–	–	4,00
<i>Elateridae</i> sp. sp.	–	–	–	1,00	–	–
<i>Lacon punctatus</i>	0,80	0,20	–	–	–	0,80
<i>Melanotus brunnipes</i>	–	–	–	–	3,00	–
<i>Prosternon tessellatum</i>	–	–	–	2,00	–	–
<i>Selatosomus latus</i>	–	3,00	3,00	–	–	–

Личинки роду *Agriotes* всеїдні, але фітофагія є переважним трофічним режимом. Личинки *Agriotes* пов'язані зі злаковою рослинністю та переважно живляться насінням, що проростає, і корінням різних злаків, тому осередки цих тварин тісно пов'язані з багаторічними злаковими рослинами. Нормальний розвиток личинок може відбуватися і без споживання тваринної їжі. Личинки степового ковалика *Agriotes gurgistanus*, на відміну від більшості видів дротянок, у сухий жаркий літній період розташовуються у верхніх ґрунтових горизонтах і активно живляться рослинами. Степовий ковалик віддає перевагу суглинним ґрунтам, важкому супіску та рідко його можна знайти на легкому супіску (Топчиев, 1960).

На відміну від представників вищевказаного роду, ковалики роду *Selatosomus* злаковими рослинами не живляться, а віддають перевагу насінню, вміст якого виривають, підземним стеблам, кореням та коренеплодам. Для нормального розвитку личинок роду *Selatosomus* потрібна їжа тваринного походження (Долин, 1987). У плакорних степових ценозах рід *Selatosomus* представлений видом *Selatosomus latus* F. – широкий ковалик – імаго якого мають матове зафарблення, на противагу імаго *Selatosomus aenus* L., які віддають перевагу ґрунту легкого механічного складу та мають блискучі покриви (Гиляров, 1939, 1965). Личинки широкого ковалика віддають перевагу відкритим просторам, а в лісових ценозах зустрічаються до змикання крон і при наявності трав'янистої рослинності, віддають перевагу сухуватим, рідше – свіжуватим позиціям, суглинкам та важкому супіску (Топчиев, 1960).

Личинки шахового ковалика *Prosternon tessellatum* L. у степу можуть з'являтися з найближчих лісових насаджень – штучних або природних. Цей вид є звичайним мешканцем лісової підстилки, хижак або некросапрофаг. Личинки ковалика буруногого *Melanotus brunnipes* Germ. всеїдні: віддаючи перевагу хижацтву і некрофагії, за

відсутності їжі тваринного походження можуть житися насінням, що розвивається, підземними органами рослин і коренеклубнеплодами. Представники цього виду звичайні для лісостепової та півночі степової зон. На півдні степової зони зустрічаються у більш багатих гумусом південних чорноземах, але відсутні на сусідніх каштанових ґрунтах (Гиляров, 1965). У степу тяжіють до чагарників. Комплекс коваликів степу доповнюється *Laeon punctatus* (Hbst.) і *Athous hirtus* (Hbst.). Вид *Athous hirtus* – ковалик волохатий – звичайний для орних угідь і лісів лісостепової зони. Можлива міграція в степові ценози з прилеглих лісових насаджень.

Трофічний спектр личинок коваликів відрізняється своєю широтою і вони цілком можуть поєднувати різні трофічні режими – фітофагію, зоофагію, сапрофагію та некрофагію. Безумовно, такий трофічний динамізм є важливою адаптацією для існування в такому екстремальному місцеперебуванні як степові угруповання.

Стінки ходу личинки ковалика, який прокладається в ґрунті, шліфуються тілом, тому найпотужнішого розвитку хітинізація покривів досягла у форм, що пристосувалися до перебування в щільному ґрунті (багато *Corymbitini* і *Athouini*), на відміну від менш хітинізованих форм з пухкіших ґрунтів (*Cryptohypnus*, *Laeon*, *Adrastus* та ін.). Кількість опорних шипиків ніг тим більша, чим вища щільність і в'язкість улюбленого субстрату перебування. Найбільша чисельність шипиків спостерігається у *Corymbitini* і *Athouini*, набагато менша в *Ryugophorini* і *Agriotini* і зовсім мала в *Cryptohypnini* і *Cardiophorini* (Долин, 1960).

В умовах України ґрунтові личинки коваликів не здійснюють глибоких вертикальних міграцій. При підсиханні верхнього ґрунтового горизонту личинки родів *Agriotes*, *Athous* та ін. ідуть до глибини 10–20 см, а личинки *Selatosomus*, *Melanotus* залишаються у верхньому шарі. Більшість ґрунтових личинок зимують у верхньому шарі ґрунту не глибше 10–15 см (*Agriotes*, *Athous*, *Melanotus* та ін.) Лише личинки роду *Selatosomus* і триби *Cardiophorini* зимують у печерках, виготовлених в ущільненому горизонті ґрунту на глибині 25–35 см. При цьому личинки, які зимують у верхньому шарі ґрунту, звичайно не виготовляють печерок. Горизонтальні міграції личинок пов'язані звичайно з пошуками їжі і можуть бути значними (до 5–6 м за 4–10 доби). Залежать розміри горизонтальних міграцій головним чином від щільності субстрату. При наявності їжі та оптимальної вологості личинки коваликів практично не роблять міграцій (Долин, 1960).

Домінуючим видом у тайговій зоні на підзолах є *Agriotes obscurus*. У лісостепу та на півночі степової зони *Agriotes obscurus* зустрічається тільки в явно виражених зниженнях степу, наприклад у степових глибоких балках з луговим типом рослинності (Гиляров, 1956). У степовій зоні личинки темного ковалика *Agriotes obscurus* зустрічаються тільки під пологом лісів (Гиляров, 1965). Дерново-підзолисті ґрунти польових земель характеризуються переважанням личинок смугастого ковалика *A. lineatus* при частій зустрічальності *Agriotes obscurus*. Сірі лісові ґрунти смуги широколистяних лісів півдня лісової зони та півночі лісостепу при сільськогосподарському освоєнні заселені в основному личинками *A. lineatus*, до якого приєднуються личинки *A. sputator*. У чорноземах польових земель півдня лісостепової зони та розораних потужних і звичайних чорноземах степової зони поширені личинки *A. sputator*, чисельність яких поступається, особливо із просуванням на південь, іншому виду цього роду – степовому ковалику *A. gurgistanus* (Гиляров, 1965).

В. Г. Долін (1961) розподіляє личинок коваликів на чотири групи: типові дендрофіли (роди *Adelocera*, *Elater*, *Procræus*, *Denticollis*, *Hypoganus* та ін.); мешканці лісового ґрунту та підстилки (*Corymbites*, *Prosternon*, *Hypnoidus*, *Dolopius* та ін.); група еврибіонтів, розповсюджених як під пологом лісу, так і в умовах відкритих біотопів

(Cryptohypnus, Lacon, Cardiophorus і ін.); мешканці відкритих біотопів – лугові і орні землі (більшість видів Agriotes, Athous, Limonius aeruginosus, Selatosomus latus, S. aeneus, Melanotus brunnipes та ін.).

13.2.4. Несправжньодротянки: личинки чорнотілок (*Tenebrionidae*) і пилкоїдів (*Alleculidae*)

Близькі в екологічному відношенні до коваликів несправжньодротянки, до числа яких звичайно відносять личинок пилкоїдів Alleculidae і чорнотілок Tenebrionidae. Личинки пилкоїдів представлені родами Gonodera, Isomira і Omophilus.

Найчастіше в плакорних місцеперебуваннях зустрічаються личинки Asida lutosa Sol. і Cyldronotus brevicollis Kust. (табл. 36). Личинки A. lutosa зустрінуті тільки у відкритих місцеперебуваннях, а личинки C. brevicollis мешкають як у степу, так і під пологом штучного лісового насадження. Комплекс ґрунтових личинок чорнотілок плакору доповнюється Alphitophagus bifasciatus, Crypticus quisquilius, Oodescelis polita, Tentyria nomas.

Здатність до фітофагії та шкідливість личинок чорнотілок відомі давно (Линдеман, 1888 – цит. за Кабанов, 1981). Личинки ушкоджують насіння та підземну частину стебел (Оглоблин і др., 1927). Жуки можуть виїдати сім'ядолі просапних, активно живляться листям та стеблами культурних рослин (Добровольский, 1951). Важливе місце в харчуванні імаго займають пересохлі рослинні залишки (Миноранский, 1973; Кабанов, 1977, 1978).

Таблиця 36

Чисельність личинок чорнотілок (*Tenebrionidae*) у місцеперебуваннях на плакорі (стєпова цілина ПП201 і штучне акацієве насадження ПП204) (в екз./м²)

Види тварин	ПП201				ПП204
	травень 1995	травень 1997	червень 1997	вересень 1997	червень 1995
Alphitophagus bifasciatus	–	1,00	–	–	–
Asida lutosa	0,35	4,00	2,00	–	–
Crypticus quisquilius	0,47	–	–	–	–
Cyldronotus brevicollis	–	–	6,00	2,00	9,00
Oodescelis polita	–	–	2,00	–	–
Tenebrionidae sp. sp.	–	–	–	–	2,00
Tentyria nomas	0,03	–	–	–	–

За даними В. А. Кабанова (1981), основну масу чорнотілок різнотравно-типчакково-ковилового степу складають представники роду Vlaps – степовий, широкогрудий і підвальний медяки, а також брудна та бродяча чорнотілки. Кукурудзяна чорнотілка, піщаний, чорний і малий медяки в кількісному відношенні значною мірою поступаються вищеназваним видам. За даними М. С. Гілярова (1965), із чорнотілок у ґрунті під лісопосадками в степу в личинковій стадії зустрічалися як види, розповсюджені в цілинному степу (Asida lutosa, Vlaps galophila, Oodescelis polita), так і види, пов'язані з узліссями та заростями чагарників (Oodescelis melas), що також зустрічаються у всіх природних біотопах, але особливо численні в байрачних лісах Cyldronotus brevicollis.

В умовах цілинного степу всі без винятку Tenebrionidae концентруються в надґрунтовому шарі рослинного опаду. Переважна більшість жуків концентруються у

верхньому шарі, де інтенсивно живляться сухими рослинними залишками. У жаркі години та дні вони мігрують у глибші шари підстилки. Основна маса личинок віддає перевагу нижньому шару, який межує з ґрунтом, де вони активно живляться гниючими рослинними залишками та залишками сухих рослин. Очевидно, що в умовах цілинного степу пересохлі рослинні залишки займають головне місце в раціоні чорнотілок (Кабанов, 1981). За типом трофічних зв'язків чорнотілок можна розподілити на дві групи: 1) всеїдні, переважно фітофаги, зі слабковираженою сапрофагією, що інтенсивно живляться живими рослинами та меншою мірою залишками сухих рослин (піщаний і малий медляки, кукурудзяна чорнотілка); 2) всеїдні, переважно фітофаги, із сильновираженою сапрофагією, віддають перевагу сухим рослинним залишкам, ніж живим рослинам (брудна і бродяча чорнотілки) і навіть споживають гній та гниючі трупі комах, таким чином виконуючи санітарну функцію (представники роду *Blaps*) (Кабанов, 1981).

При обстеженні штучних лісів степової зони України личинки *Tentyria nomas* були зустрінуті в лісових масивах на піщано-суглинних ґрунтах на сухуватих позиціях, рідше чорнотілку знайдено на суглинних ґрунтах (Топчиев, 1960). А. Г. Топчиев (1960) установив, що дерновий медляк (*Crypticus quisquilius*) значно поширений у штучних лісах степової зони України, але не був знайдений у лісах підзони темно-каштанових ґрунтів. Характерні місцеперебування дернового медляка – відкриті простори степу, галявини, просіки, молоді лісові посадки, лісові захисні смуги до змикання. Личинки дернового медляка віддають перевагу сухим, сухуватим та рідше – свіжуватим місцеперебуванням як на суглинних, так і на супіщаних (рідше) ґрунтах.

13.2.5. Личинки пігульників (*Byrrhidae*), жуків–вусанів (*Cerambycidae*), жуків–слоників (*Curculionidae*) і лускокрилих (*Lepidoptera*)

Тваринному населенню степових зональних угруповань надають своєрідності личинки пігульників *Byrrhidae* і жуків-вусанів *Cerambycidae*. Личинки цих родин, що живуть у ґрунті, є фітофагами. Звичайними мешканцями чорноземних ґрунтів є ще одні представники рослиноїдних тварин – личинки жуків-слоників *Curculionidae* і лускокрилих *Lepidoptera*.

13.2.6. Молюски (*Mollusca*)

Фітофагію і сапрофагію поєднують молюски. У цілому, молюски тяжіють до більш зволжених місцеперебувань, тому чисельність цієї групи тварин на плакорі збільшується під пологом штучного лісового насадження. Однак, враховуючи те, що молюски є мезо- і гідрофільною групою, серед них зустрічаються види, добре адаптовані до умов сухості. Саме ці види населяють плакор – *Chondrula tridens* (Mull.), *Cerpea* (C.) *hortensis* (Mull.), *Cochlicopa lubrica* (Mull.), *Merdigera obscura* (Mull.). Вони спільні як для степових, так і для штучних лісових угруповань. Зростання чисельності молюсків у насадженні обумовлене збільшенням щільності молюска *Euomphalia strigella* (Drap.), який, крім поверхні ґрунту, активно використовує рослинність як субстрат для пересування.

Молюск *Chondrula tridens* (Mull.) живе по всій степовій зоні, трохи заглиблюючись у зону змішаних лісів (Лихарев, Раммельмейер, 1952), а також у ксерофільних біотопах на ґрунті та на траві. Молюск *Cerpea* (C.) *hortensis* (Mull.) у межах свого ареалу мешкає на чагарниках і в рідколіссях, на каменях і скелях. Вид

Cochlicopa lubrica (Mull.) має голарктичне поширення. Форма *nitens* переважає вологі луки, а форма *exigua* – сухі місцеперебування, схили та каміння. Молюск *Merdigera obscura* (Mull.) можна віднести до мезофільних тварин, тому що вони віддають перевагу листовим лісам і чагарникам, живуть на ґрунті або стовбурах дерев.

13.2.7. Хижаки: павуки (*Aranea*), кістянки (*Lithobiomorpha*) і землянки (*Geophilomorpha*)

До числа важливих облігатних хижаків серед ґрунтових тварин належать павуки та губоногі багатоніжки. Губоногі багатоніжки представлені кістянками (*Lithobiomorpha*) і землянками (*Geophilomorpha*). Видовий склад цих груп у плакорних місцеперебуваннях наведено в таблиці 37. Землянки мають більш видовжене тіло, більшу кількість пар хідних ніг, ніж кістянки. Геофіліди більшою мірою віддають перевагу глибоким ґрунтовим горизонтам, а кістянки – верхнім ґрунтовим горизонтам та підстилці. Порівняно вища частка кістянок властива для тих екосистем, де більше розвинений підстилковий блок. Ця залежність чітко спостерігається при порівнянні степу та штучного лісового насадження. Частка кістянок у комплексі губоногих багатоніжок у лісовому насадженні вища, ніж у відкритому степу.

До складу комплексу землянок у плакорних місцеперебуваннях належать *Arctogeophilus macrocephalus* Folkmanova, Dobroruka, 1960, *Geophilus proximus* C.L. Koch і *Pachimerium ferrugineum* C.L. Koch (рис. 42). Вид *A. macrocephalus* значно поширений і відомий тільки в межах колишнього СРСР. Живе переважно в лісах, але зустрічається і в відкритих місцевостях, у смугі широколистяних лісів з переважанням дуба та липи, а також в острівних дібровах лісостепу, де чисельність його особливо висока.



Рис. 42. Землянка *Pachimerium ferrugineum* C.L. Koch

Південніше, у степовій зоні, *A. macrocephalus* пов'язаний з байрачними лісами. Очевидно, проникнення цього виду в деякі степові біотопи обумовлене близькістю природних байрачних лісів, тому що в штучному насадженні акації на плакорі цей вид не був знайдений. Багатоніжка *Geophilus proximus* C.L. Koch – північноєвропейський евритопний відносно вологолюбний вид, був описаний з байрачного лісу в Ростовській області (Фолкманова, Добрука, 1960). Часто зустрічається в степових біогеоценозах. У штучному лісовому насадженні на плакорі його чисельність вища, ніж у степу. Землянка *Pachimerium ferrugineum* C.L. Koch була виявлена в степу, але не знайдена в штучному насадженні, однак в інших лісових біогеоценозах степової зони цей вид зустрічається досить часто. *P. ferrugineum* – значно поширений евритопний вид, у Північній Європі особливо численний на луках і оброблюваних полях, а також тягнє до морської берегової зони. У лісовій зоні віддає перевагу сухим сосновим лісам.

При контакті лісу та степу відбувається кількісний перерозподіл підстилкових форм і мешканців мінеральних шарів ґрунту (Гиляров, Фолкманова, 1957). У степу переважають геофіломорфні багатоніжки над літобіоморфними, а в лісових ценозах спостерігається зворотнє співвідношення. Так, у степу в середньому за період досліджень співвідношення чисельності населення підстилкових кістянок до власне ґрунтових землянок становило 0,6, а в штучному акацієвому насадженні цей показник склав 1,8.

Комплекс кістянок у місцеперебуваннях на плакорі представлений двома видами – *Monotarsobius aeruginosus* L.K. і *Monotarsobius curtipes* C.K..

Вид *M. aeruginosus* порівняно маленький за розмірами – 6–9 мм, має світле забарвлення, мешкає в просторі дрібних ґрунтових шпар і належить до власне ґрунтових форм. Значно поширений у Європі (Залеская, 1978). Кістянка *M. curtipes* має трохи більші розміри – 8–12 мм і пігментована темно-коричневим кольором. Є типовим мешканцем підстилки та верхнього ґрунтового горизонту. Панпалеарктичний вид з переважним поширенням у Європі (Залеская, 1978).

Таблиця 37

Чисельність губоногих багатоніжок у місцеперебуваннях на плакорі (степова цілина та штучне акацієве насадження) (в екз./м²)

Види тварин	Плакор, степова цілина					Плакор, лісове насадження		
	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	вересень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
<i>A. macrocephalus</i>	–	–	–	3,00	–	–	–	–
<i>G. proximus</i>	2,40	0,30	–	2,00	–	4,00	5,00	3,00
<i>P. ferrugineum</i>	–	–	3,00	–	3,00	–	–	–
<i>Sch. nemorensis</i>	–	–	5,00	3,00	–	–	–	–
<i>M. aeruginosus</i>	–	–	2,00	1,00	–	–	–	–
<i>M. curtipes</i>	–	–	–	5,00	5,00	7,00	7,00	8,00

13.2.8. Личинки двокрилих (Diptera)

Хижацтво – переважний трофічний режим серед ґрунтових личинок двокрилих у чорноземних ґрунтах на плакорі. Численними є представники родин Asilidae, Dolichopodidae, Rhagionidae, Petauristidae, Scatopsidae, Tabanidae. У штучному лісовому насадженні з'являються мешканці підстилкового ярусу Stratiomyidae і Therevidae.

Більшості личинок гедзів Tabanidae, що живуть у ґрунті, властиве змішане харчування – хижацтво і сапрофагія. Сапрофагія, і зокрема детритофагія, більш властиві для личинок молодших віків і видів, що живуть у надмірно зволжених гуміфікованих субстратах. У природних умовах личинки гедзів живляться дощовими черв'яками, енхітреїдами, молюсками, личинками представників своєї родини та іншими комахами. Активність, значна пружність тіла, разом з паралізуючою дією секрету мандибулярних залоз, допомагають личинкам гедзів долати опір часто більших за розміром жертв (Андреева, 1990).

13.2.9. Личинки пластинчастовусих жуків (Scarabaeidae)

Важливим компонентом тваринного населення ґрунтів на плакорі є комплекс личинок пластинчастовусих жуків. Найчастіше в степу зустрічаються личинки весняного коренегриза *Miltotrogus vernus* Germ. (табл. 38). Пов'язаний з чорноземним ґрунтом, він зустрічається у степах і байрачних лісах (Медведев, 1952). Спосіб життя та тривалість генерацій *M. vernus* такі ж, як у квітневого хруща *Miltotrogus aequinoctialis*

Hrbst. Квітневий хрущ віддає перевагу дерновим ділянкам на чорноземі, особливо на схилах балок. Зустрічається також на солонцях, лесових обривах і мергелях. Унікає пісків і річкових заплав. Обидва види живляться корінням рослин (Медведев, 1952).

Таблиця 38

**Чисельність личинок пластинчастовусих жуків (Scarabaeidae)
у місцеперебуваннях на плакорі (степова цілина та штучне акацієве насадження)
(в екз./м²)**

Види тварин	Степова цілина					Лісове насадження		
	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	вересень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
<i>A. solstitialis</i>	0,80	–	–	–	–	4,00	–	–
<i>L. apterus</i>	–	–	2,00	–	–	–	–	–
<i>M. aequinoctialis</i>	–	0,60	–	–	–	–	3,00	–
<i>M. vernus</i>	–	–	5,00	2,00	10,00	–	–	14,00
<i>Onthophagus sp.</i>	–	–	–	2,00	–	–	–	–
<i>Rh. aestivus</i>	–	–	–	2,00	–	–	5,00	–
<i>S. brunnea</i>	–	–	–	–	5,00	–	–	–

У роботі А. Г. Топчієва (1960) вказується, що личинки квітневого хруща не зустрінуті в лісових масивах на пісках. До фітофагів належить личинка звичайного коренегриза *Rhizotrogus aestivus* Ol. Цей вид, пов'язаний з чорноземними ґрунтами, може зустрічатися на луговій і надлуговій терасах у чорноземоподібному супіщаному ґрунті, на лесових схилах і на солончаках (Медведев, 1952).

У штучних лісових насадженнях коренегризи віддають перевагу відкритим просторам – просікам, узліссям, галявинам, а також лісопосадкам із рідкими насадженнями дерев у сухуватих позиціях. Звичайний і весняний коренегризи зустрічаються ще на свіжуватих, рідко – на свіжих ділянках лісу. У насадженнях з тінговою структурою з підліском коренегризи мешкають по краях лісу та на прогалинах. У цих насадженнях без підліску вони поширюються рівномірніше, але чисельність їх складає десяту частину екземплярів на квадратний метр (Топчиев, 1960).

Личинка червненого хруща *Amphimallon solstitialis* Hrbst. живе в дуже різних ґрунтових умовах. Полюбляє сухі і відкриті простори, але зустрічається і в лісах – по узліссях і вирубках. На півночі віддає перевагу піскам, у південніших районах зустрічається на чорноземі, на пісках надлугових річкових терас, де мешкає в добре зарослих ділянках з темноколірним ґрунтом, переважно в улоговинах. Не уникає також солонців, але в надмірно зволжених ділянках хрущ відсутній (Медведев, 1952). У степовій зоні характерний для цілинного степу (Гиляров, 1965). Личинки червненого хруща мешкають у відкритих просторах, галявинах, просіках, вирубках, молодих посадках, лісосмугах до змикання, розплідниках, а також часто зустрічаються в лісопосадках з посиленням світловим режимом, особливо без чагарникового підліску, на сухуватих (мезоксерофільних) і свіжуватих (ксеромезофільних) позиціях. У дубових і ясеневих насадженнях із чагарниковим підліском селиться тільки по краях лісу. На вологих позиціях (мезогідрофільних) зовсім не зустрічається (Топчиев, 1960).

Личинки рудого нічного хрущика *Serica brunnea* L. знайдені біля місця відбору проби байрачної лісової рослинності. Вони мешкають у ґрунті, живлячись дрібними корінцями рослин. Зустрічаються на чорноземі, суглинках, підзолі, на пісках віддають

перевагу ділянкам з гумусовими ґрунтами, під деревиним пологом. У більш північних регіонах зустрічаються на пісках у соснових борах (Медведев, 1952).

Личинки кравчика-головача *Lethrus apterus* Laxm. розвиваються у ґрунтах у особливих комірках, харчуються масою зі зрізаних стебел і листя рослин, заготовлених для них батьками. Поширення личинок пов'язане з сухими відкритими просторами із щільним ґрунтом (чорнозем, лесові, глинисті та крейдові оголення). Особливо численний по схилах балок, цілинах, узбіччях доріг (Андрієвская, 1946; Медведев, 1952). За даними Н. Ю. Андрієвської (1946), зібраними в 1937–1938 рр. у Дніпропетровській області, кількість нір кравчика в степу складає 2,3 екз./м². Автор вказує, що мікрорельєф сильно впливає на щільність нір кравчика, яких завжди більше там, де зустрічаються невеликі вибоїни, канавки, виїмки, ніж на рівному місці.

Після появи з місць зимівлі жуки знову зариваються в ґрунт, причому самець і самка будують собі окремі нірки глибиною в 6–20 см. Типовими формами тимчасових нір є одноколінчаста та пряма, причому в більшості випадків перша характерна для самок, а друга – для самців. Після парування пари будують сімейну нору на основі нірки самки або нову нору. Типовою сімейною ніркою жуків-кравчиків є двоколінчаста. Крім типової сімейної нірки, інші, так звані багатоколінчасті, звичайно трапляються в ділянках з густими кореневими системами рослин. Товсте коріння, різні камені тощо, які зустрічаються при ритті, заважають спорудженню звичайної нірки, і тоді жук змушений змінити напрямок ходу. Глибина сімейних нірок складає 25–65 см, значно рідше зустрічаються нірки глибиною до одного метра.

Личинка харчується тільки заготовленим батьками кормом. Харчова грудка, що зберігається в нірці, може складатися з різноманітних рослин – трав'янистих, чагарникових або деревинних. При зберіганні грудки відбувається її силосування – шумування без доступу кисню. Сира вага харчової грудки варіює в інтервалі 2,5–4,01 г, вологість змінюється в інтервалі 44,5–73,1% (Андрієвская, 1946). Масштаби вилучення жуками-кравчиками фітомаси значно більші реально споживаної кількості, тому що багато зрізаних фрагментів рослин жуками не використовується. Личинок кравчиків поїдають хижі личинки двокрилих родини *Asilidae* і щипавки. Дорослі жуки можуть ставати жертвами жужелиць, жуків-карапузиків, а також птахів – ракші, червоногоногого кобчика, чорнолобого сорокопуда, сорокопуда-жулана, боривітра, грака. Зі ссавців кравчиками живляться кроти, лисиці, борсуки, тушканчики. Личинки дротянок і червеного хруща можуть споживати заготовлений у сімейних норах корм кравчиків. Нежилі нірки кравчика заселяють мокриці, ківсяки, мурахи, чорнотілки, вусані тощо.

Личинки калодів *Onthophagus* sp. мешкають в калі рогатої худоби та інших тварин, норках під калом, у ковбасках з калу, заготовлених для личинок дорослими жуками.

13.3. Своєрідність тваринного населення байрачних чорноземів лісових (байрак Глибокий)

Вододільні простори плакору зазнають ерозійного впливу опадів. При просуванні до півдня спостерігається поступове загасання ерозійних процесів і зменшення ярово-балкової мережі. З цієї причини байрачні ліси в типовому вираженні розташовані в районі дереново-злакових різнотравних степів (Бельгард, 1971).

Вода змінює рельєф, внаслідок чого на поверхні утворюються вибоїни, яри та балки. За своїми властивостями для існування рослин і тварин ці місцеперебування сильно відрізняються від плакорного степу. Дуже жорсткі вимоги для життя у вибоїнах. Ці місцеперебування дуже динамічні, для них властива відносно ширша амплітуда фізичних характеристик порівняно зі степом або ярами. У вибоїнах ерозійні процеси оголюють ґрунтову товщу аж до ґрунотвірної породи. Глибина оголення може бути мала, але зріз завжди дуже крутий. Ерозійні процеси у вибоїнах дуже активні, що призводить до перетворення вибоїни на яр, а яру – на балку. У балці ерозійні процеси сповільнюються, але не припиняються зовсім. Дуже небагато видів рослин і тварин можуть пристосуватися до умов, які є у вибоїнах. Комплекс видів, що може бути виявлений у вибоїнах, дуже випадковий. Закономірного характеру набувають комплекси тварин у ярах і в балках. Ці комплекси включають істотний компонент степових і лугових ценотичних елементів. Лугові ценотичні елементи пов'язані з тальвегами балок, де ґрунтові води залягають близько до поверхні. У балках степові ценотичні елементи не зазнають лімітуючого впливу дефіциту вологи, що є особливістю степу в істотну частину вегетаційного періоду. Тому степові елементи демонструють вищі рівні чисельності.

Балки, в яких виростає ліс, звичайно називаються байраками. Байрачні ліси пов'язані переважно з еродованими плакорними місцеперебуваннями. Ярово-балковий ландшафт досягає свого найбільшого розвитку в північних районах степової зони (Бельгард, 1971). Поселення і розвиток лісової рослинності в балках займає тривалий час. Тому байраки є кінцевими фазами ерозійних перетворень рельєфу плакорного степу. Багато балок південно-східної України досить древнього віку нараховують до чотирьох терас (Бельгард, 1971).

Стабілізуючий вплив лісової рослинності мінімізує активність ерозійних процесів, формуються умови для виникнення стійких специфічних комплексів тварин і рослин. Крім того, ґрунотвірний процес під пологом лісової рослинності набуває ряду особливостей, що призводить до генезису чорнозему лісового як окремого типу ґрунту (Травлєєв, 1972, 1977; Белова, Травлєєв, 2000). Звичайно вершини ярів підходять до вододілу, звідки і починається ярово-балкова мережа, що своїм головним устям упадає в ріку. Нерідко привододільні місця утворюють так звані амфітеатри, коли нагірні балки стоку розташовуються віялоподібно, сходячи до верхів'їв великих балок. Тут відбувається деяка концентрація стікаючих вод і снігів, що зносяться; це сприяє поселенню деревинно-чагарникової рослинності (Бельгард, 1971).

Вершина балки, якщо вона ще являє собою яр, зростає в напрямку до вододілу. Якщо така вершина закріплена рослинністю, то її зростання припиняється і яр перетворюється на балку. Схили балки самі по собі можуть утворювати велике розмаїття місцеперебувань залежно від терасоутворення, крутості схилів і їх експозицій (вітрової та солярної).

Схили балки звичайно стають пологішими при просуванні від вершини до устя. Солярна (сонячна) і вітрова експозиції обумовлюють формування різних екотопів у межах однієї балки (Бельгард, 1971).

До складу байрачних лісів входять групи типів D_c , D_{ac} , D_n і E , що становлять собою ряд трофогенного заміщення від менш мінералізованих (дещо збіднених трофотопів D_c), які є субстратом для без'ясневих липових дібров, до найбільш оптимальних трофотопів D_{ac} з найпродуктивнішими та складними липо-ясневими дібровами. Подальше збільшення мінералізованості спричиняє деяке зниження трофності в D_n (сухої частини ряду), і, нарешті, максимальне погіршення лісорослинного ефекту спостерігається в E (Емшанов, 1992), де часто падає едифікуюча

роль деревинно-чагарникового ярусу і відбувається вторгнення степовиків, а часто й бур'янів (Бельгард, 1971).

Чисельність тваринного населення ґрунту в байраку Глибокий змінюється в інтервалі 66,9–166,2 екз./м² (табл. 39). Найбільша чисельність ґрунтових безхребетних спостерігається в тальвегу. Серед таксономічних груп ґрунтових тварин домінуючою групою є енхітреїди. Оптимальні умови вологості, які формуються під пологом лісу у весняний період і на початку літа, багатий органічними речовинами ґрунт сприяють зростанню чисельності цих черв'яків. Поширення сухості ґрунту в середині літа призводить до її різкого скорочення.

Таблиця 39

**Чисельність основних груп ґрунтової мезофауни байраку Глибокий
(середнє за зборами 1994–1995 рр.) (в екз./м²)**

Таксономічна група	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	1	2	3		3	2	1
Aranea	5,00	8,00	2,50	4,00	4,70	16,30	10,00
Isopoda	7,00	6,90	3,50	8,70	2,50	7,40	3,50
Carabidae	3,00	5,70	2,80	1,00	2,30	6,60	8,00
Curculionidae	2,30	4,30	2,50	–	1,00	2,00	1,00
Dermaptera	–	–	–	–	–	1,00	–
Diptera	1,60	3,50	1,50	56,40	4,40	4,20	36,30
Elateridae	4,10	1,05	5,67	5,00	5,06	5,00	1,05
Lepidoptera	2,00	2,00	1,00	–	–	1,50	1,00
Scarabaeidae	6,60	10,50	10,50	1,30	1,60	3,50	0,40
Silphidae	–	–	–	2,00	1,00	1,00	3,00
Staphilinidae	3,30	3,80	4,00	1,00	2,00	5,80	4,50
Tenebrionidae	2,00	1,20	–	–	–	2,00	0,60
Mollusca	1,00	31,50	5,00	18,00	27,00	13,50	3,50
Diplopoda	36,50	66,75	24,00	32,00	41,17	72,17	81,00
Geophilomorpha	7,50	13,30	2,70	4,00	4,50	12,70	6,00
Lithobiomorpha	5,00	15,60	13,60	8,00	20,80	27,70	18,20
Enchytraeidae	26,00	37,30	264,70	469,00	157,30	29,70	53,00
Lumbricidae	3,00	61,50	75,80	55,00	86,80	91,20	15,00
Усього	73,90	107,40	66,90	166,20	108,30	107,80	160,10

Умовні позначки: 1 – верхня третина; 2 – середня третина; 3 – нижня третина схилу

Важливим компонентом тваринного населення байраків є личинки двокрилих. Їх чисельність перебуває на рівні 1,6–4,4 екз./м² на схилах байраку, досягаючи щільності 36,3 екз./м² у верхній третині схилу південної експозиції та 56,4 екз./м² у тальвегу. Ця група має також чітко виражену сезонну динаміку, але пік чисельності личинок двокрилих спостерігається восени після випадання значних осінніх дощів.

Енхітреїди та личинки двокрилих тісно пов'язані з лісовою підстилкою та верхніми ґрунтовими горизонтами. Важливою складовою тваринного населення ґрунтів байраку Глибокий є представники літобіоморфних багатоніжок, диплопод, павуків, дощових черв'яків, молюсків, жужелиць і стафілінід. Групи наведені в порядку зниження чисельності в байрачних ґрунтах. Усі вони мають тісний контакт із підстилкою. Лісові біогеоценози відіграють істотну роль у комплексі ґрунтових безхребетних форм, пов'язаних із підстилкою.

13.3.1. Дощові черв'яки (*Lumbricidae*)

У тальвегу підстилкової види є домінуючою групою серед дощових черв'яків (табл. 40). Основу угруповання дощових черв'яків у тальвегу становить підстилковий дощовий черв'як *D. octaedra*, що досягає чисельності 24 екз./м². Чисельність власне ґрунтових черв'яків у тальвегу значно менша та становить 4 екз./м² для *Octolasion lacteum*, 9 екз./м² для *A. g. rosea* і 11 екз./м² для *A. s. trapezoides*. Порівняно низька чисельність норної форми дощових черв'яків *Octodrilus transpadanus* – 2 екз./м². На схилах байраку розмаїття комплексу дощових черв'яків зростає за рахунок появи таких видів як *Dendrobaena veneta*, *Dendrodrilus r. tenuis*, *Eisenia fetida* (рис. 43), *Proctodrilus tuberculatus*, *Eisenia n. nordenskioldi*. Дощові черв'яки *Dendrodrilus r. tenuis* та *Eisenia fetida* пов'язані з місцями скупчення органічних залишків, це переважно деревина, що розкладається.

Необхідно відзначити поєднання досить різномірних фауністичних елементів дощових черв'яків у байрачному комплексі, що надає йому специфічних рис. З одного боку, у байраку зустрічаються представники середземноморської фауни *Proctodrilus tuberculatus* і *Octodrilus transpadanus*. Причому байрачні місцеперебування є найтипівішими для цих видів у регіоні. З іншого боку, у байраку зустрічається бореальний елемент *Eisenia n. nordenskioldi*. Це один з небагатьох видів дощових черв'яків, що заселив Сибір і Далекий Схід. Разом з *Eisenia n. nordenskioldi* на схід просунувся *Dendrobaena octaedra*. В байраку Капітанівський група норних видів представлена *Lumbricus terrestris*. Це одне з небагатьох місць у регіоні, де зутрінутий цей вид. Але у південній частині лісостепової зони (схил правого берега р. Ворскла біля Полтави, Чорний ліс у Кіровоградській області) в темно-сірих ґрунтах дощовий черв'як *Lumbricus terrestris* належить до домінантів і відіграє значну роль у функціонуванні сапротрофного комплексу. Поряд з *Lumbricus terrestris* у темно-сірих ґрунтах зустрічається диплоїдна форма *A. s. caliginosa*, у той час як у степовій зоні поширена поліплоїдна форма *A. s. trapezoides*.



Рис. 43. Дощовий черв'як *Eisenia fetida*

Таблиця 40

Чисельність дощових черв'яків байраку Глибокий (середнє за зборами 1994–1995 рр.) (в екз./м²)

Види тварин	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	1	2	3		3	2	1
<i>Allolobophora s. trapezoides</i>	–	7,00	5,50	11,00	–	10,00	–
<i>Allolobophora r. rosea</i>	3,00	7,50	7,50	9,00	44,50	27,00	2,00
<i>Dendrobaena octaedra</i>	–	11,50	37,00	24,00	–	11,50	–
<i>Dendrobaena veneta</i>	–	–	–	–	–	4,00	–
<i>Dendrodrilus r. tenuis</i>	–	1,00	–	–	3,00	2,00	–
<i>Eisenia fetida</i>	–	3,00	–	–	–	–	–
<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	–	14,00	7,30	–	24,30	6,70	7,00
<i>Proctodrilus tuberculatus</i>	–	7,00	2,50	–	1,00	–	–
<i>Lumbricidae sp. sp.</i>	–	5,50	7,00	5,00	9,00	24,00	–
<i>Octodrilus transpadanus</i>	–	4,00	6,00	2,00	2,00	4,00	3,50
<i>Octolasion lacteum</i>	–	1,00	3,00	4,00	3,00	2,00	2,50

Умовні позначки: див. табл. 39

13.3.2. Двопарноногі багатоніжки (*Diplopoda*) і мокриці (*Isopoda*)

У байрачних лісах формуються сприятливі умови для двопарноногих багатоніжок. Диплоподи представлені п'ятьма видами, усі заселяють різні байрачні біотопи (табл. 41). У цілому диплоподи є мезофільною групою, що у своєму генезисі тісно пов'язана з неморальною рослинністю (Головач, 1984). Рослинний покрив байрачних лісів в основному має дібровний (неморальний) характер і також аналогічний трав'янистій флорі короткозаплавних дібров, тобто складається з видів, що належать переважно до мегатрофної групи (Бельгард, 1973).

Інша група первинних руйнівників підстилки – *Isopoda* – рівномірно заселяє біотопи байраку. Мокриці представлені двома видами – *Armadillidium vulgare* і *Trachelipus rathkei*. Мокриця *Armadillidium vulgare* відрізняється здатністю згортатися в кульку, що можна розглядати як захисне пристосування для життя в більш посушливих умовах. Тому чисельність *Armadillidium vulgare* дещо вища на схилах байраку (3–5 екз./м²), ніж у тальвегу, у той час як кількість *Trachelipus rathkei* більша в тальвегу (до 5,7 екз./м²) ніж на схилах.

Таблиця 41

Чисельність первинних руйнівників підстилки (*Diplopoda* і *Isopoda*) байраку Глибокий (середнє за зборами 1994–1995 рр.) (в екз./м²)

Види тварин	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	1	2	3		3	2	1
Diplopoda							
<i>Diplopoda</i> sp. sp.	23,2	16,6	12,0	10,0	9,5	12,3	10,0
<i>M. kievense</i>	–	20,5	11,0	8,0	13,0	24,0	41,5
<i>M. rossicum</i>	7,0	14,3	4,0	11,0	7,7	17,3	11,5
<i>M. sjaelandicum</i>	24,0	18,5	2,0	3,0	5,5	16,5	8,5
<i>R. kessleri</i>	3,0	6,7	1,0	2,0	7,0	8,0	18,0
<i>Sch. dmitriewi</i> *	2,5	6,8	6,0	8,0	8,0	6,3	1,5
Isopoda							
<i>A. vulgare</i>	5,0	3,0	1,5	3,0	1,5	5,0	–
<i>T. rathkei</i>	2,0	3,9	2,0	5,7	1,0	2,4	3,5

Умовні позначки: див. табл. 39 (* – вторинний руйнівник)

13.3.3. Кістянки (*Lithobiomorpha*) і землянки (*Geophilomorpha*)

Губоногі багатоніжки в байраку представлені літобіоморфними та геофіломорфними багатоніжками. Перші є підстилковими, а другі – ґрунтовими формами. Співвідношення цих груп закономірно змінюється в різних частинах байраку (рис. 44). Крива, представлена на рисунку 44, практично симетрична щодо поздовжньої осі байраку та демонструє два максимуми, які припадають на нижні третини схилів північної та південної експозиції. Співвідношення літобіоморфних і геофіломорфних багатоніжок чітко відбиває співвідношення підстилкового і ґрунтового блоків у ґрунтового покриві. Підстилка накопичується у напрямку вниз уздовж схилу байраку, у тальвегу ж органічні рештки зносяться до устя байраку. Тому підстилковий блок найскладніший в нижніх третинах схилів.

Геофіломорфні багатоніжки представлені двома видами – *A. macrocephalus* і *G. proximus*. Найбільша чисельність землянок (*Geophilomorpha*) відзначена для середніх третин схилів північної та південної експозиції, і становить 13,3 і 12,7 екз./м² відповідно (табл. 42).

Таблиця 42

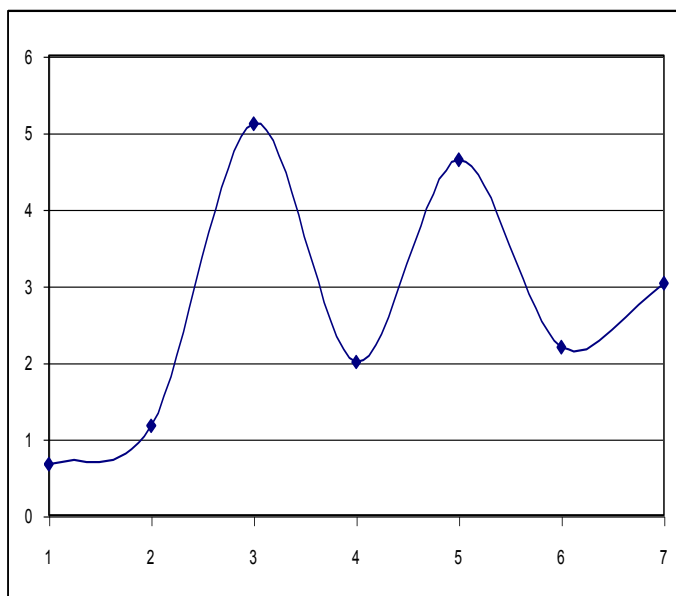
**Чисельність губоногих багатоніжок байраку Глибокий
(середнє за зборами 1994–1995 рр.) (в екз./м²)**

Вид тварин	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	1	2	3		3	2	1
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i> Folkmanova, Dobroruka, 1960	6,5	10,0	2,7	4,0	4,5	10,0	4,5
<i>Geophilus proximus</i> C.L. Koch	1,0	3,3	–	–	–	2,7	1,5
<i>Monotarsobius aeruginosus</i> L.K.	1,0	4,3	–	–	2,5	3,0	–
<i>Monotarsobius curtipes</i> C.K.	4,0	11,3	13,6	8,0	18,3	24,7	18,2

Умовні позначки: див. табл. 39

При просуванні нагору вздовж схилу від середньої третини чисельність землянок зменшується, що спостерігається і при просуванні вниз схилу, але при цьому зникає вид *G. proximus*. Розбіжності в чисельності кістянок в елементах рельєфу байраку не настільки різкі, як у геофіломорфних багатоніжок.

Рис. 44. Співвідношення чисельностей літобіоморфних та геофіломорфних багатоніжок у різних елементах рельєфу байраку Глибокий. Північна експозиція: 1 – верхня третина; 2 – середня третина; 3 – нижня третина; 4 – тальвег; південна експозиція: 5 – нижня третина; 6 – середня третина; 7 – верхня третина



У будь-якій балці мікроклімат значно відмінний на схилах різних експозицій. За Е. Вольні та Н. А. Захаровим (1931), схили південної експозиції найтепліші, далі йдуть схили західної, східної та північної експозиції. Схили південної експозиції тим тепліші, чим вони крутіші. Схили північної експозиції, навпаки, холодніші, якщо вони більш круті. Південні схили характеризуються найрізкіше вираженим континентальним мікрокліматом, що спричиняє посилений розвиток процесів ерозії. Схили північної

експозиції характеризуються більше згладженими температурними показниками протягом часу і слабкішим розвитком ерозійних процесів. Дно, або тальвег, балки відрізняється більш значним зволоженням і поступовим зниженням умовних оцінок поздовжнього профілю від вершини до устя. Балки є місцем, куди стікають атмосферні води з навколишніх водозбірних площ і, звичайно, тальвег забезпечується значним надмірним зволоженням за рахунок дощової та снігової води (Грицан, 2000).

Днища балок перебувають у сприятливіших умовах зволоження ще й тому, що тут ґрунтові води близько підходять до денної поверхні. Якщо досліджувати рівень ґрунтових вод від вершини до устя балки, то найглибший він у верхів'ях балки; у напрямку до устя спостерігається підняття ґрунтових вод і нерідко навіть виклинцювання їх, що часто призводить до утворення в гирловій частині заболочених місцеперебувань. Така закономірність пов'язана з іншим явищем, значно поширеним в умовах степового клімату – посиленням процесів засолення днищ балок від верхів'їв до устя (Бельгард, 1970; Белова, Травлеєв, 1999).

Надмірне зволоження ґрунтів у тальвегу або їх засолення несприятливо позначається на власне ґрунтових формах тварин, до яких належать землянки. Однак вертикальне знесення органічних решток уздовж схилів байраку сприяє накопиченню в тальвегу могутніших запасів підстилки, що може позитивно впливати на збільшення чисельності підстилкових кістянок.

13.3.4. Личинки жуків–коваликів (Elateridae) – дротянки

Основне розмаїття ґрунтових личинок жуків-коваликів зосереджене на схилах байраку, а в тальвегу зустрічається тільки один вид – *Athous haemorrhoidalis* F. (табл. 43). Ковалик червонохвостий – *Athous haemorrhoidalis* F. – крім тальвегу, де його чисельність становить 5 екз./м², зустрічається в нижніх частинах схилів байраку з чисельністю 1,5–4 екз./м². Цей вид дуже поширений у Північній і Центральній Європі, на схід проникає до Західного Сибіру. По долинах рік і байрачних лісах заходить у степову зону. Належить до трофічної групи хижаків і некрофагів (Долин, 1978).

Подібний до личинок червонохвостого ковалика біотопічний розподіл мають у байраку личинки чорновусого ковалика *Selatosomus nigricornis* Panz. Цей вид розповсюджений у Північній і Середній Європі та на сході досягає Сибіру і Тихого океану, значно поширений у лісовій та лісостеповій зонах, долинами річок заходить у межі степової зони. Личинки мешкають у луговому ґрунті на заливних лугах, іноді в гнилих пнях, нерідко під пологом лісу, у заплавах рік або біля водойм. Всеїдні з перевагою хижацтва (Долин, 1978). Найбільшої чисельності личинки чорновусого ковалика сягають у тальвегу байраку та нижніх третинах схилів. У цих біотопах активно проявляють себе лугові процеси, індикатором яких можна розглядати даний вид.

На відміну від двох вищерозглянутих видів коваликів, личинки *Agrypnus murinus*, *Cardiophorus rufipes*, *Melanotus brunripes*, *Prosternon tessellatum* розподілені тільки по схилах байраку.

Таблиця 43

Чисельність личинок жуків–коваликів (Elateridae) байраку Глибокий (середнє за зборами 1994–1995 рр.) (в екз./м²)

Види тварин	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	1	2	3		3	2	1
<i>Agrypnus murinus</i>	–	–	–	–	–	1,50	–

Види тварин	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	–	–	3,00		4,00	1,50	–
<i>Athous haemorrhoidalis</i> F.	–	–	–	5,00	–	1,00	–
<i>Cardiophorus rufipes</i> Goeze.	–	–	–	–	–	–	–
Elateridae sp. sp.	0,10	0,10	–	–	0,10	–	0,10
<i>Melanotus brunnipes</i> Germ.	2,00	1,00	–	–	–	–	1,00
<i>Prosternon tessellatum</i> L.	2,00	–	–	–	–	–	–
<i>Selatosomus nigricornis</i> Panz.	–	–	2,70	5,00	1,00	1,00	–

Умовні позначки: див. табл. 39

Ковалик сірий – *Agrypnus turinus* – поширений у Європі, на сході зустрічається аж до Західного Сибіру. Личинки живуть під пологом лісу, іноді в оранці, і є хижаками. За даними А. Г. Топчієва (1960), личинки сірого ковалика живуть у відкритих просторах і особливо під пологом лісу, головним чином у сухуватих та почасті у свіжуватих ділянках лісу. Більш рівномірно вони поширені під пологом штучних дубових і ясеневих насаджень, де немає чагарникового підліску або де він дуже рідкий або розкиданий куртинами. У деревостані з густим підліском личинки сірого ковалика концентруються по краях лісу, ближче до просік і узлісь. У лісосмугах до змикання личинки цього виду не зустрічаються, а трапляються головним чином на суглинних ґрунтах, у важкому супіску, рідше – на пухкій супісі (Топчиев, 1960).

Ковалик малий червононогий – *Cardiophorus rufipes* – поширений у Середній і Південній Європі, зустрічається в лісостеповій і степовій зоні. Личинки мешкають у пухкому ґрунті слабкозатінених і відкритих біотопів. Віддають перевагу слабкозадерненим або незадерненим ділянкам на схилах ярів, балок і по берегах водойм. Ковалик буруногий – *Melanotus brunnipes*, як і попередній вид, населяє Середню і Південну Європу та зустрічається в лісостеповій і степовій зонах, де найчисельніший у сірих лісових ґрунтах і деградованих чорноземах. Личинки цього виду всеїдні, віддають перевагу хижацтву та некрофагії, за відсутності їжі тваринного походження живляться насінням, що розвивається, підземними органами рослин і коренеклубнеплодами. Ковалик шаховий *Prosternon tessellatum* є мешканцем усієї лісової та лісостепової зон Європи та Сибіру, по долинах рік і байрачних лісах досягає півдня степової зони. Личинки живуть у ґрунті та підстилці під пологом лісу, рідше в гнилих пнях на останніх стадіях гниття. Є хижаками та некрোসапрофагами (Долин, 1978).

13.3.5. Личинки чорнотілок (*Tenebrionidae*)

Личинки п'яти видів чорнотілок зустрічаються в байраку, однак вони заселяють біотопи, які межують зі степом (табл. 44). Нижче середньої третини схилу личинок чорнотілок не знайдено.

Таблиця 44

Чисельність личинок чорнотілок (*Tenebrionidae*) байраку Глибокий (середнє за зборами 1994–1995 рр.) (в екз./м²)

Вид тварин	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	1	2	3		3	2	1
<i>Blaps galophila</i> Fisch.	0,10	0,10	–	–	–	–	0,10
<i>Cylindronotus brevicollis</i> Kust.	1,00	1,00	–	–	–	2,00	–
<i>Gnaptor spinimanus</i> Pall.	0,80	–	–	–	–	–	0,40
<i>Opatrum sabulosum</i> L.	0,10	0,10	–	–	–	–	0,10
<i>Pedinus femoralis</i>	–	0,10	–	–	–	–	–
<i>Tenebrionidae</i> sp. sp.	0,10	–	–	–	–	–	–

Умовні позначки: див. табл. 39

Шипонога чорнотілка *Gnaptor spinimanus* значно поширена у всіх підзонах степової смуги України. Личинки мешкають на відкритих просторах, у деревостанах з рідким розташуванням дерев, у перелогових землях. Зустрічаються на схилах балок, у молодих лісових насадженнях і лісових ползахисних смугах, особливо першого року зростання, де підгризають коріння сіянців деревних порід (Топчиев, 1960). А. Г. Топчиев (1960) відзначає, що личинки шипонової чорнотілки віддають перевагу сухуватим та сухим гігروتопам. Під пологом лісу, як правило, личинки *Gnaptor spinimanus* не зустрічаються, однак можуть бути виявлені в екотонних біотопах.

13.3.6. Личинки пластинчастовусих жуків (*Scarabaeidae*)

Чисельність личинок пластинчастовусих жуків найменша в тальвегу та на схилі південної експозиції (табл. 45), у той час як на схилі північної експозиції відзначається більша чисельність і видове розмаїття цих тварин. Видовий склад личинок пластинчастовусих у ґрунтах байраку складається з тих же видів, які живуть у степових умовах.

У байраку частіше можна зустріти личинок *Rhizotrogus aestivus*. У різних частинах байраку, але з невисокою чисельністю, зустрічається *Onthophagus*.

Таблиця 45

Чисельність личинок пластинчастовусих жуків (*Scarabaeidae*) байраку Глибокий (середнє за зборами 1994–1995 рр.) (в екз./м²)

Види тварин	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	1	2	3		3	2	1
<i>Amphimalon solstitialis</i> Hrbst.	–	–	2,50	–	–	–	0,30
<i>Lethrus apterus</i> Laxm.	–	–	–	0,10	–	–	–
<i>Miltotrogus aequinoctialis</i> Hrbst.	–	2,50	–	–	–	–	–
<i>Miltotrogus vernus</i> Germ.	–	3,00	2,50	–	–	–	–
<i>Onthophagus</i> sp.	0,10	–	–	0,20	0,10	–	0,10
<i>Rhizotrogus aestivus</i> Ol.	6,50	5,00	5,50	1,00	1,50	3,50	–
<i>Amphimalon solstitialis</i> Hrbst.	–	–	2,50	–	–	–	0,30

Умовні позначки: див. табл. 39

13.3.7. Личинки двокрилих (*Diptera*)

Комплекс личинок двокрилих, які мешкають у ґрунтах байраку, можна розподілити на дві групи. Одна представлена видами, пов'язаними з тальвегом байраку, друга – з байрачними схилами. Тальвегу віддають перевагу личинки з родин *Vibionidae*, *Stratiomyidae*, *Therevidae* і *Tipulidae*. Тільки на схилах байраку зустрічаються представники родин *Asilidae*, *Limoniidae*, *Rhagionidae*, *Tabanidae* (табл. 46).

Личинки комарів-довгоногів *Tipulidae* віддають перевагу сильно зволуженим ґрунтам важкого механічного складу. Особливості екології цієї групи вивчені М. С. Гіляровим (1949). Особливості пересування цих тварин у ґрунті роблять необхідним їх існування у вологих умовах. Найчастіше типуліди зустрічаються в сильно заболочених і лугових ґрунтах. Якщо тальвегом простежити ґрунти від верхів'їв до устя, то у зв'язку з поступовим підняттям рівня ґрунтових вод виникають спочатку лугові, а потім ґрунти болотного типу. Як правило, ці ґрунти засолені карбонатами, сульфатами та хлоридами. Якісний аналіз ґрунтів тальвегів багатьох байраків Присамар'я показує, що верхів'я добре

вилужені, середня частина балки дає лише сліди солей, а гирлова частина виявляє значне збагачення ґрунтів легкорозчинними солями. Деяке зниження ґрунтових вод в аналогічних умовах призводить до формування солонцоватих типів; особливо часто такі ґрунти зустрічаються на межі тальвегу та нижньої частини схилу (Бельгард, 1971).

Личинки *Bibionidae* сягають високої чисельності восени після початку активної фази листопаду та інтенсивних опадів – 228–260 екз./м². Такою кількістю сапротрофні личинки здатні переробити значну масу рослинного опаду.

Комплекс видів двокрилих, личинки яких зустрічаються на схилах байраку, є переважно хижаків. Список родин подібний з таким для відкритих степових просторів.

Таблиця 46

Чисельність личинок двокрилих (Diptera) байраку Глибокий середнє за зборами 1994–1995 рр.) (в екз./м²)

Родини	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	1	2	3		3	2	1
Asilidae	1,50	1,00	2,00	–	1,00	3,00	–
Bibionidae	–	26,00	–	260,00	23,00	34,00	228,00
Diptera	2,20	5,00	2,00	5,50	0,90	7,00	4,10
Limoniidae	1,00	1,00	–	–	–	–	–
Rhagionidae	1,00	2,70	–	–	–	2,00	–
Stratiomyidae	1,00	2,00	1,00	3,00	2,00	1,50	2,00
Tabanidae	1,50	2,50	–	–	3,00	1,00	–
Therevidae	–	1,50	1,00	7,00	3,00	3,30	6,50
Tipulidae	–	2,50	–	9,00	1,00	1,00	1,00

Умовні позначки: див. табл. 39

13.3.8. Молюски (*Mollusca*)

Молюски – кальцефільна група – представлені в байраку Глибокий шістьма видами (табл. 47). Мешканцями схилів байраку є молюски *Chondrula tridens*, *Cochlicopa lubrica*, *Limax* sp., *Succinea oblonga* і *Vittrina pellucida*. Представники роду *Limax* sp. належать до життєвої форми слизунів – черевоногих молюсків зі скороченою повністю або частково черепашкою. Ця особливість робить їх більш чутливими до мінливих зовнішніх умов і до впливу хижаків порівняно з молюсками, у яких раковина значно розвинена.

Таблиця 47

Чисельність молюсків (*Mollusca*) байраку Глибокий (середнє за зборами 1994–1995 рр.) (в екз./м²)

Види тварин	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
	1	2	3		2	3	1
<i>Chondrula tridens</i> (Mull.)	–	6,50	–	–	6,00	–	2,50
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Mull.)	–	–	–	–	1,00	–	–
<i>Euomphalia strigella</i> (Drap.)	–	12,00	–	18,00	15,00	2,50	–
<i>Limax</i> sp.	–	1,00	–	–	–	–	–
<i>Mollusca</i> sp. sp.	1,00	11,00	5,00	–	5,00	6,00	1,00
<i>Succinea oblonga</i> (Drap.)	–	–	–	–	–	5,00	–
<i>Vittrina pellucida</i> (Mull.)	–	1,00	–	–	–	–	–

Умовні позначки: див. табл. 39

Але слизуни більше здатні до пересування в щільному ґрунтовому субстраті. До числа поживних об'єктів *Limax* sp. належать гриби, рослинна та тваринна їжа. Молюск *Succinea oblonga* значно поширений у Європі і Азії. Живе як поблизу, так і вдалині водойм, у лісах, чагарниках, на мохуватих стінах. Молюск *Vitrina pellucida* є голарктичним видом, мешкає у вологій підстилці, на каменях і деревах; віддає перевагу вологим умовам, але при низькій температурі зустрічається і в сухих місцях (Лихарев, Раммельмейер, 1952).

14

ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ТА ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ ПРИДОЛИННО-БАЛКОВОГО ЛАНДШАФТУ

14.1. Екологічні умови придолинно-балкового ландшафту

Придолинно-балковий ландшафт формується на правому березі ріки і здійснює на прилягаючі місцеперебування дренальний вплив (Белова, Травлєєв, 1999). Схил корінного берега складається з дуже сухих, сухих і сухуватих місцеперебувань, а в нижній частині переважають свіжі, вологі, сирі та мокрі місцеперебування.

У зазначеному типі ландшафту проявляється можливість формування всіх трьох груп ґрунтів лісових біогеоценозів: елювіального, транзитного та надводно-підводного (Белова, Травлєєв, 1999).

14.2. Своєрідність тваринного населення чорнозему лісового у пристіні (схил правого берега р. Самара)

Ґрунтовий і рослинний покрив правого берега степових рік характеризується рядом загальних особливостей з байрачними лісами. Ліси, розташовані у верхній третині схилу, контактують зі степовими просторами та зазнають сильного впливу зонального оточення. Маргінальне розташування біогеоценозів у верхній третині схилу надає їм амфіценотичні властивості, тому у своїй структурі ці угруповання як у складі рослинного покриву, так і тваринного населення, поєднують степові та лісові елементи.

У середній третині схилу вплив зональних факторів слабшає, тому можна говорити про формування в таких позиціях моноценозів або псевдомоноценозів. Однак у середніх третинах схилів зростає активність ерозійних процесів, що призводить до розмаїття форм рельєфу, ступеня змитості ґрунтового покриву та мінливості умов вологості внаслідок дренажу.

Нижня третина схилу менш за все зазнає впливу зональних факторів. Однак на цих ділянках рельєфу формуються амфіценози або псевдомоноценози, які є результатом взаємодії інтразональних лісових елементів і азональних лугових. Близьке розташування рівня ґрунтових вод до денної поверхні ґрунту сильно впливає на

особливості ґрунтотвірного процесу, на рослинний покрив і тварин. У найнижчих частинах схилу великого значення набувають фактори заплавності.

Таким чином, ряд параметрів зближає лісові біогеоценози на правому березі степових рік з байрачними лісами. Однак ці угруповання мають деякі специфічні особливості. Насамперед, це більша довжина пристінних лісів і зниження значення факторів, відомих з острівної біогеографії, у формуванні списку видів.

Більша довжина утворення зменшує відносну величину зони контакту зі степовим зональним оточенням. Близькість ріки вносить додаткові особливості у формуванні мікроклімату пристінних лісів. З іншого боку, пристінні ліси мають відкритий характер, що сприяє більш активному впливу загальзоніальних кліматичних факторів.

При просуванні від узлісся, що відокремлює ліс від степу, униз вздовж схилу, відбувається збільшення чисельності населення ґрунтових тварин. У верхній третині схилу (табл. 48) чисельність ґрунтової мезофауни складає 79–192,8 екз./м², у середній третині – 83–312,8 екз./м², у нижній – 346–1098,9 екз./м². До числа наймасовіших у пристіні таксономічних груп можна віднести олігохет Enchytraeidae і Lumbricidae, а також багатоніжок Diploroda, Geophilomorpha і Lithobiomorpha. Крім кальцефільної групи Diploroda, важливу роль у пристіні виконує інша група безхребетних, чутлива до запасів кальцію в біогеоценозі, – Mollusca.

Таблиця 48

**Чисельність основних груп ґрунтової мезофауни
схилу правого берега р. Самара (в екз./м²)**

Таксономічна група	Верхня третина				Середня третина				Нижня третина	
	червень 1995	червень 1996	травень 1997	червень 1997	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	червень 1991	червень 1995
Aranea	7,9	4,0	0,7	12,0	–	7,0	4,0	2,0	–	32,0
Isopoda	3,1	3,0	3,3	2,0	3,2	2,0	–	–	11,2	47,0
Carabidae	12,3	9,0	5,3	3,0	13,6	8,0	4,0	13,0	16,8	28,0
Curculionidae	3,2	17,0	7,3	6,0	–	–	–	–	–	–
Dermaptera	0,1	–	–	–	–	–	1,0	–	–	–
Diptera	2,0	13,0	6,7	2,0	12,6	9,0	2,0	5,0	40,8	45,0
Elateridae	3,3	5,0	12,0	6,0	4,0	3,0	2,0	6,0	40,0	8,0
Histeridae	–	–	–	–	–	–	–	1,0	–	–
Lepidoptera	3,1	–	6,0	4,0	3,2	4,0	5,0	2,0	–	34,0
Mecoptera	–	–	–	–	0,8	–	–	–	3,2	–
Scarabaeidae	7,0	0,7	5,0	1,3	18,4	3,0	15,0	7,0	16,0	4,0
Silphidae	–	2,0	–	–	–	2,0	1,0	–	–	–
Staphilinidae	11,6	3,0	1,3	1,0	32,8	5,0	1,0	5,0	53,6	36,0
Tenebrionidae	0,2	5,0	1,3	–	–	3,0	1,0	1,0	–	–
Mollusca	4,0	0,2	26,0	13,3	11,0	4,0	5,0	5,0	4,0	5,0
Diploroda	14,7	13,0	12,0	25,0	33,6	19,0	17,0	21,0	98,4	46,0
Geophilomorpha	4,7	12,0	8,7	–	51,2	17,0	4,0	1,0	55,2	25,0
Lithobiomorpha	5,1	16,0	6,0	5,0	13,0	15,0	2,0	–	27,2	53,0
Scolopendromorpha	0,1	–	–	–	–	3,0	–	–	–	–
Enchytraeidae	2,6	12,0	8,0	–	56,8	12,0	5,0	–	550,0	124,0
Lumbricidae	106,8	39,0	26,0	2,0	88,0	102,0	35,0	7,0	184,1	160,0
Усього	192,8	177,0	119,0	79,0	312,8	218,0	92,0	83,0	1098,9	692,0

14.2.1. Кільчасті черв'яки Enchytraeidae і Lumbricidae

Енхітреїди як вологолюбна група найчисленніші в нижній третині схилу, де за сприятливих умов можуть досягати до кількох сотень екземплярів на квадратний метр. У верхніх частинах пристіну енхітреїд можна зустріти навесні або в меншій кількості – восени. Улітку щільність населення цієї групи сильно знижується.

Ядро комплексу дощових черв'яків пристіну становлять *A. s. trapezoides*, *A. r. rosea*, *O. lacteum* (табл. 49). Усі вони належать до групи власне ґрунтових дощових черв'яків. Відмінності цих видів полягають у переважанні різних умов вологості ґрунту. Найтолерантніший до умов сухості *A. r. rosea*. Орний дощовий черв'як *A. s. trapezoides* віддає перевагу ґрунту більш легкого механічного складу, а молочний октолазій *O. lacteum* вимогливий до наявності кальцію в ґрунті.

Таблиця 49

Чисельність дощових черв'яків схилу правого берега р. Самара (в екз./м²)

Види тварин	Верхня третина				Середня третина				Нижня третина		
	червень 1995	червень 1996	травень 1997	червень 1997	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
<i>A. s. trapezoides</i>	5,4	9,0	2,7	1,0	10,4	8,0	16,0	5,0	19,2	–	16,0
<i>A. r. rosea</i>	11,2	21,0	7,3	–	32,0	14,0	8,0	–	62,0	44,0	124,0
<i>D. octaedra</i>	2,0	7,0	–	1,0	33,6	8,0	3,0	2,0	66,1	–	29,0
<i>D. r. tenuis</i>	–	–	–	–	–	2,0	–	–	–	–	–
<i>E. fetida</i>	–	–	1,3	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. tuberculatus</i>	0,4	–	–	–	–	–	–	–	–	32,0	–
<i>O. transpadanus</i>	9,0	2,0	–	–	8,0	5,0	6,0	–	33,6	61,0	4,0
<i>O. lacteum</i>	78,8	–	15,0	–	4,0	65,0	2,0	–	2,4	23,0	–

Мешканцем підстилки є лісовий вид *D. octaedra*. Норник *O. transpadanus* досягає найбільшої чисельності в нижній частині пристіну. У пнях, що розкладаються, можна знайти *E. fetida* і *D. r. tenuis*. Епізодично в пристіні зустрічається середземноморський вид *P. tuberculatus*.

14.2.2. Двопарноногі багатоніжки (*Diplopoda*) і мокриці (*Isopoda*)

Серед диплопод домінуючим видом є *M. rossicum* (табл. 50). Цей вид рівномірно розподілений уздовж схилу пристіну. Чисельність *M. rossicum* складає 2–12 екз./м². Скупчення особин цієї багатоніжки можуть зустрічатися в різних ділянках схилу.

У межах усього схилу зустрічаються представники *R. kessleri*. Середній та нижній частинам схилу віддають перевагу *M. sjaelandicum* і *Sch. dmitriewi*. Епізодично зустрічаються на правому березі р. Самара *B. jawlowskii* і *M. kievense*.

До групи первинних сапрофагів також належать мокриці, які в пристіні представлені двома видами – *A. vulgare* і *T. rathkei*. Більше поширений вид *T. rathkei*, що зустрічається в межах усього схилу правого берега. Чисельність мокриці *T. rathkei* змінюється в інтервалі 0,5–6,4 екз./м². Мокриця *A. vulgare* була зустрінена в середній третині пристіну, де чисельність цього виду становила 0,1–0,7 екз./м², і в нижній третині пристіну з чисельністю 4 екз./м².

Таблиця 50

Чисельність *Diplopoda* і *Isopoda* схилу правого берегу р. Самара (в екз./м²)

Види тварин	Верхня третина				Середня третина				Нижня третина		
	червень 1995	червень 1996	травень 1997	червень 1997	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
Diplopoda											
B. jawlowskii	–	–	4,70	–	–	–	–	–	–	–	3,00
M. kievense	–	–	–	–	–	–	12,00	–	–	–	5,00
M. rossicum	2,30	5,00	7,30	19,00	8,00	–	8,00	8,00	6,40	12,00	16,00
M. sjaelandicum	0,40	–	–	–	12,80	19,00	6,00	–	28,00	–	5,00
R. kessleri	12,00	6,00	–	6,00	–	–	3,00	–	–	22,00	4,00
Sch. dmitriewi	–	2,00	–	–	11,20	–	–	1,00	56,00	12,00	1,00
Isopoda											
A. vulgare	–	–	–	–	–	0,10	–	0,70	–	–	4,00
T. rathkei	0,50	0,37	1,50	1,00	3,00	0,10	3,00	2,70	2,00	6,40	1,00

Диплоподи та ізоподи є кальцефільними тваринами і вони знаходять досить сприятливі умови перебування в пристіні. Ґрунти і мертві рослинні рештки на схилі правого берега р. Самара мають високу концентрацію кальцію.

Скупчення багатоніжок і мокриць пов'язані з мікрозниженнями рельєфу, де відбувається накопичення підстилки. Часто цих безхребетних можна знайти під поваленими стовбурами дерев і в пнях. У зазначених мікромісцеперебуваннях формуються сприятливі умови для масового розвитку великих ґрунтових сапрофагів.

14.2.3. Губоногі багатоніжки – *Scolopendromorpha*, *Lithobiomorpha* і *Geophilomorpha*

Губоногі багатоніжки в пристіні представлені трьома таксономічними групами: *Scolopendromorpha*, *Lithobiomorpha* і *Geophilomorpha*. Сколопендрові багатоніжки (*Scolopendromorpha*) представлені одним видом – *Cryptops* (C.) *hortensis hortensis*, знайденим у верхній частині схилу правого берега р. Самара із чисельністю 0,06 екз./м² (червень 1995 р.) і в середній частині схилу з чисельністю 3 екз./м² (травень 1995 р.). *C. (C.) h. hortensis* – мезофіл, мешканець нижніх шарів підстилки і ґрунту. Полює в підземних ходах на дрібних ґрунтових тварин. Палеарктичний вид. В інших біогеоценозах регіону, крім пристіну, сколопендра *Cryptops* (C.) *h. hortensis* не зустрічається.

Більш звичайними губоногими багатоніжками є *Lithobiomorpha* і *Geophilomorpha* (табл. 51). Геофіліди, які віддають перевагу мінеральним ґрунтовим горизонтам, представлені *E. retusidens*, *G. proximus*. Підвид *E. retusidens ornatus* поширений у степових районах України і Європейської частини Росії. Вид зустрічається в байрачних лісах; у відкритому степу зроблені одиничні знахідки (Фолкманова, 1956). Землянка *G. proximus* є північноєвропейським евритопним, відносно вологолюбним видом. Віддає перевагу лісовому ґрунту з безперервним шаром вологої підстилки.

Серед літобід найчисленнішим видом є *M. curtipes*. Більш рідкісним видом є *M. aeruginosus*. Однак слід враховувати, що *M. aeruginosus* має розміри 6–9 мм, тому ручне розбирання проб не може дати повного уявлення про чисельність цього виду.

Зафарблення тіла *M. aeruginosus* ясно-жовте, що дає підстави вважати цей вид власне-грунтовим, на відміну від інших кістянок, які є мешканцями підстилки. Н. Т. Залеська (1978) вказує, що цей європейський вид є мешканцем верхнього ґрунтового шару. Досить велика кістянка *L. forficatus* (довжина тіла досягає 18–35 мм) як укриття використовує гниючі пні, повалені стовбури та великі гілки дерев, скупчення листяного опадів у мікророзниженнях рельєфу. Тому чисельність цього виду тварин визначається саме наявністю таких укриттів.

Таблиця 51

**Чисельність губоногих багатоніжок схилу правого берега р. Самара
(в екз./м²)**

Види тварин	Верхня третина			Середня третина			Нижня третина				
	черве нь	черве нь	траве нь	черве нь	черве нь	траве нь	траве нь	черве нь	черве нь	черве нь	черве нь
	1995	1996	1997	1997	1991	1995	1997	1997	1991	1995	1997
<i>A. macrocephalus</i>	4,30	9,00	7,30	–	–	3,00	–	–	–	22,00	–
<i>E. retusidens</i>	0,20	3,00	1,30	–	–	8,00	–	–	–	–	–
<i>G. proximus</i>	0,20	–	–	–	51,20	6,00	4,00	1,00	55,20	3,00	1,00
<i>H. multicalcaratus</i>	–	2,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>L. forficatus</i>	0,10	1,00	1,30	3,00	–	–	–	–	–	4,00	–
<i>L. lucifugus</i>	–	–	1,30	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. aeruginosus</i>	1,00	4,00	1,30	–	0,80	3,00	–	–	1,60	5,00	–
<i>M. curtipes</i>	4,00	9,00	2,00	2,00	12,20	12,00	2,00	–	25,60	44,00	14,00

Центральноевропейський вид *L. lucifugus* виявлений у верхній і нижній третинах схилу правого берега р. Самара. Ця кістянка зустрічається в підстилці та іноді – у верхньому ґрунтовому горизонті (Залеская, 1978). Вид *H. multicalcaratus*, знайдений нами в пристіні, раніше був зазначений для Дніпропетровської, Волгоградської та Ростовської областей (Фолкманова, 1958; Залеская, 1973).

Співвідношення чисельності літобіоморфних і геофіломорфних багатоніжок демонструє закономірну динаміку при просуванні уздовж схилу (рис. 45). Переважання літобіоморфних багатоніжок властиве для верхньої та нижньої третин схилу правого берега р. Самара. Таким чином, пристін відрізняється від байрачного схилу наявністю піка чисельності кістянок у верхній третині схилу. Співвідношення чисельності кістянок і землянок є індикатором переваги функціональної значущості підстилкового або ґрунтового блоків у комплексі ґрунтових тварин. У свою чергу функціональна значимість певного блоку має чітко виражені екологічні наслідки. Активність підстилкового блоку тваринного населення свідчить про інтенсивні процеси деструкції лісової підстилки, залучення органічної речовини в кругообіг і мінералізацію органіки. Активність ґрунтового блоку призводить до виражених наслідків педотурбаційних процесів (розпушування ґрунту, формування шпаруватості, поліпшення аераційного та водного режимів ґрунту), залученню органіки в складні біохімічні перетворення (гуміфікація).

Аналіз динаміки співвідношення кістянок і землянок при просуванні уздовж схилу байрачного або пристінного лісу може допомогти з'ясувати механізм дії факторів, які впливають на взаємодію підстилкового та ґрунтового блоків тваринного населення. Очевидно, це потужність і фракційний склад підстилки, потужність ґрунтової товщі, активність ерозійних процесів, нахил ґрунтової поверхні.

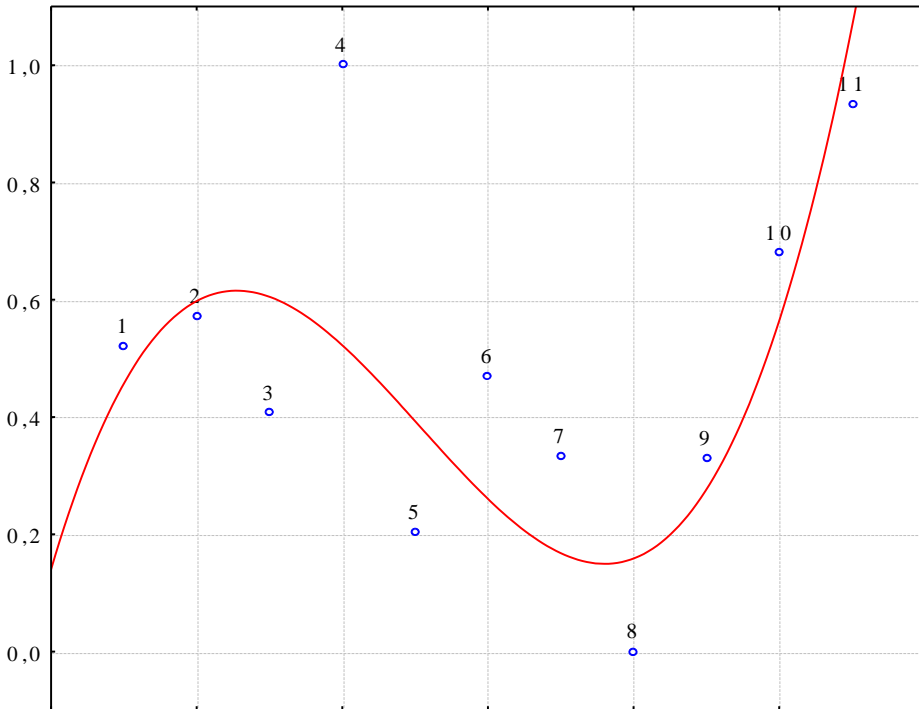


Рис. 45. Частка літобіоморфних багатоніжок у складі комплексу губоногих багатоніжок (*Lithobiomorpha* і *Geophilomorpha*) у пристіні: 1–4 – верхня третина пристіни (1 – червень 1995, 2 – червень 1996, 3 – травень 1997, 4 – червень 1997); 5–8 – середня третина пристіни (5 – червень 1991, 6 – травень 1995, 7 – травень 1997, 8 – червень 1997);

9–11 – нижня третина пристіни (9 – червень 1991, 10 – червень 1995, 11 – червень 1997)

14.2.4. Личинки жуків-коваликів (*Elateridae*)

Досить різноманітна фауна личинок жуків-коваликів у пристіні, де знайдено личинки 15 видів (табл. 52). Найбагатше видами тваринне населення верхньої третини схилу, що безпосередньо контактує зі степовим зональним оточенням.

У цьому біогеоценозі зустрічаються вісім видів дротянок, з яких *Melanotus brunripes*, *Ampedus balteatus*, *Ampedus sinuatus*, *Anostrius globicollis* трапляються тільки у верхній третині схилу. *Selatosomus nigricornis* знайдено у нижній третині, *Cardiophorus rufipes* – у середній, а *Prosternon tessellatum* і *Athous haemorrhoidalis* – у межах усього схилу. Тільки в середній третині схилу знайдено дротянок *Agriotes gurgistanus*, *Agriotes sputator* і *Aeloides bicarinatus*. Загальними для ділянок схилу в середній і нижній третинах є *Dalopius marginalis* і *Aeoloides rossii*. Тільки в нижній третині схилу виявлені *Agriotes obscurus* і *Lacon punctatus*.

Личинки роду *Lacon* мешкають у гнилих пнях, лісовій підстилці, інколи в ґрунті. Є хижаками. Ковалик крапковий *Lacon punctatus* поширений у Північному Причорномор'ї, Криму й на Кавказі.

Ковалик Росції – *Aeoloides rossii* є середземноморським видом. Живе в ґрунті в долинах рік і по берегах озер. Ковалик двокілевий – *Aeloides bicarinatus* – зустрічається

в Середній Азії, Закавказзі та на півдні України. Личинки ковалика ширококрилого – *Anostrius globicollis* – є хижаками, живуть у ґрунті під пологом лісу з розрідженим деревостаном. Поширений у Середній Європі в лісостеповій зоні. Личинки ковалика малого червононогого – *Cardiophorus rufipes* – живуть у пухкому ґрунті слабозатінених і відкритих біотопів. Віддають перевагу слабкоздерненим або нездерненим ділянкам на схилах ярів, балок або по берегах водойм. Є хижаками або некрофагами. Вид поширений у Середній і Південній Європі, у Малій Азії (Долин, 1978). Личинки роду *Ampedus* є хижаками або некросапрофагами.

Таблиця 52

**Чисельність жуків-коваликів (Elateridae)
схилу правого берега р. Самара (в екз./м²)**

Види тварин	Верхня третина			Середня третина					Нижня третина		
	червень 1995	червень 1996	травень 1997	червень 1997	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
<i>A. obscurus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,80	–	–
<i>A. gurgistanus</i>	–	–	–	–	–	–	–	1,00	–	–	–
<i>A. sputator</i>	–	–	–	–	–	–	–	1,00	–	–	–
<i>A. bicarinatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	1,00	–	–	–
<i>A. rossii</i>	–	–	–	–	0,80	–	–	–	32,00	–	–
<i>A. balteatus</i>	–	–	1,33	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. sinuatus</i>	–	3,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. globicollis</i>	0,06	–	2,00	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. haemorrhoidalis</i>	0,70	–	6,00	5,00	0,80	3,00	–	–	1,60	–	2,00
<i>C. rufipes</i>	0,43	–	2,00	–	–	–	2,00	–	–	–	–
<i>D. marginalis</i>	–	–	–	–	2,40	–	–	–	2,40	–	–
<i>Lacon punctatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1,60	–	–
<i>Melanotus brunnipes</i>	0,09	–	–	1,00	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. tessellatum</i>	2,06	–	0,67	–	–	–	–	3,00	–	8,00	–
<i>S. nigricornis</i>	–	2,00	–	–	–	–	–	–	1,60	–	–

Ковалик чорнохвостий – *Ampedus balteatus* – мешкає у Європі, Сибіру, Північній Монголії. Частіше зустрічається в лісовій зоні або на півночі лісостепової. Полюбляє гнилу деревину, іноді – лісову підстилку. Хижак або некросапрофаг.

Ковалик гарний – *Ampedus sinuatus* – у Середній і Південній Європі зустрічається в лісовому ґрунті.

Ковалик буруногий – *Melanotus brunnipes* – поширений у Середній та Південній Європі, Малій Азії. Зустрічається в лісостепу та у північній і середній смузі степової зони. Всеїдні, віддають перевагу хижацтву, за відсутності їжі тваринного походження живляться насінням, що розвивається, підземними органами рослин і коренеклубнеплодами (Долин, 1978).

Ковалик облямований – *Dalopius marginalis* – поширений у лісовій зоні та в лісостепу Європи і Західного Сибіру, по заплавах лісах заходить у степову зону. Личинки мешкають у ґрунті та підстилці під пологом деревинної рослинності, іноді в гнилих пнях. Личинки всеїдні, ушкоджують насіння та проростки лісових культур і можуть бути корисні, знищуючи личинок і лялечок шкідників лісу (Долин, 1978).

14.2.5. Личинки жуків-чорнотілок (*Tenebrionidae*)

Близькі в екологічному відношенні до коваліків несправжньодротянки – личинки чорнотілок *Tenebrionidae*. Частіше чорнотілок можна зустріти у верхній і нижній третині схилу правого берега р. Самара. Стосовно видового розмаїття личинок чорнотілок пристінні біогеоценози істотно поступаються степу. У пристіні зустрічаються три види чорнотілок, два з яких є степовими видами – *Asida lutosa* і *Cylindronotus brevicollis*. Чисельність їх під пологом лісу нижча, ніж у відкритому степу. Личинки *Asida lutosa* проникають зі степу тільки у верхню третину схилу, а личинки *Cylindronotus brevicollis* зустрічаються уздовж усього схилу, але в міру наближення до русла ріки чисельність личинок знижується. У верхній третині схилу чисельність личинок *Cylindronotus brevicollis* складає 2,2 екз./м², у середній і нижній – 1,0 екз./м². У степу чисельність личинок цього виду становить 4,25 екз./м².

Тільки в нижній третині пристіну зустрінута личинка чорнотілки *Helops coeruleus*, що не належить до комплексу степових видів. Чорнотілки роду *Helops* у стадії личинки зустрічаються у всіх штучних лісах степової зони України (Топчиев, 1960). Ця чорнотілка зустрічається в різних типах деревостану, але частіше вона мешкає в насадженнях, де відсутній чагарниковий підлісок. Личинки *Helops* часто трапляються в лісосмугах, особливо до змикання. Зустрічі личинок цього роду на сільськогосподарських полях більш рідкісні, ніж у лісосмугах. Личинки *Helops* концентруються в сухуватих позиціях, іноді зустрічаються і в свіжуватих (Топчиев, 1960).

За даними А. Г. Топчієва (1960), брудна чорнотілка *Asida lutosa* зустрічається всюди в штучних лісах степової зони України. Ці чорнотілки селяться у всіх типах деревостану, але в масі поширені на узліссях, просіках, галявинах, молодих посадках, вирубках і лісосмугах. У деревостані тіньових структур (дуба, клена, ільмових) з підліском у середній частині насаджень їх менше, ніж по краях лісу. У великій кількості скупчуються там, де багато личинок хруща. У деревостані без підліску *Asida lutosa* розподілені більш рівномірно, ніж у деревостані з підліском. У ґрунті пересуваються на досить значні відстані, особливо в сиру погоду. Личинки пересуваються зигзагоподібно на відстань до півтора метра. Личинки брудної чорнотілки віддають перевагу сухуватим та свіжим позиціям зволоження (Топчиев, 1960).

14.2.6. Личинки пластинчастовусих жуків (*Scrabaeidae*)

Личинки пластинчастовусих жуків рівномірно розподілені по схилах правого берега р. Самара, де їх чисельність змінюється в межах 0,5–18,4 екз./м² (табл. 53).

З восьми видів *Scrabaeidae*, знайдених у пристіні, п'ять є мешканцями степу. Тільки під пологом лісу нами зустрінуті личинки *Cetonia aurata*, *Geotrupes stercorarius* і *Melolontha melolontha*. Личинки бронзівки золотавої – *Cetonia aurata* – живуть у деревній потерті, у дуплах, пнях, корінні дерев, іноді зустрічаються в ґрунті, де живляться рештками деревних коренів (Медведев, 1952). За даними А. Г. Топчієва (1960), личинки золотавої бронзівки поширені в штучних лісах у різних типах деревостану та екологічної структури, вони воліють селитися в дубових, ясених і змішаних насадженнях на ґрунтах, багатих перегноєм. Більші скупчення личинок бронзівки бувають у різних поглибленнях, канавах, багатих перегноєм. Личинки звичайного гнойовика-землерія – *Geotrupes stercorarius* – розвиваються в ковбасках із

гною (рогатої худоби, коней), закладених жуками в прямі глибокі нори в землі під купами гною. Зустрічається в різних умовах, але уникає дуже сухих і відкритих просторів.

Личинки західного травневого хруща – *Melolontha melolontha* – мешкають у ґрунті, живляться корінням різних деревних і трав'янистих рослин. Віддають перевагу ділянкам, що добре прогриваються, і уникають сильно затінених і сильно задернених. На півдні ареалу зустрічаються як у піщаному, так і в чорноземному ґрунті, найчастіше на полях недалеко від лісів або чагарників. У лісах хрущ переважно мешкає по узліссях (Медведев, 1952).

Таблиця 53

**Чисельність пластинчастовусих жуків (Scarabaeidae)
схилу правого берега р. Самара (в екз./м²)**

Види тварин	Верхня третина				Середня третина				Нижня третина		
	травень 1995	червень 1995	червень 1996	травень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997	травень 1995	травень 1997	червень 1997	
<i>Amphimallon solstitialis</i>	–	–	–	–	–	–	2,00	–	–	–	
<i>Cetonia aurata</i>	–	–	1,00	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Geotrupes stercorarius</i>	–	–	2,00	–	–	–	–	–	–	2,00	
<i>Melolontha melolontha</i>	–	–	–	–	2,00	2,00	8,00	0,80	4,00	–	
<i>Miltotrogus aequinoctialis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	8,00	–	
<i>Miltotrogus vernus</i>	–	–	2,00	1,30	–	1,00	3,00	–	–	2,00	
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	7,00	0,70	–	–	–	–	1,00	17,60	4,00	–	
<i>Serica brunnea</i>	–	–	–	–	–	–	1,00	–	–	–	

14.2.7. Молюски (*Mollusca*)

При ґрунтових розкопках було знайдено вісім видів молюсків (табл. 54). Основне розмаїття молюсків зосереджене у верхній третині схилу, де живе сім видів. Тільки один вид *Vitrina pellucida* зустрічається винятково в нижній третині схилу пристіну, і тільки одиничні знахідки цього виду були зроблені в середній третині. Решту сім видів можна розглядати як однорідний комплекс, представники якого відрізняються ступенем проникнення вниз уздовж схилу. Такі види як *Aegopinella nitens*, *Cochlicopa lubrica*, *Discus guderatus* опанували тільки верхню третину схилу. Молюск *Aegopinella nitens* є мешканцем території Центральної і Південної Європи, віддає перевагу листяній підстилки, зустрічається під камінням. *Discus guderatus* – голарктичний вид, мешкає в листяній підстилки, під корою старих дерев і камінням (Лихарев, Раммельмейер, 1952).

Молюск *Chondrula tridens* проникає вниз уздовж схилу до середньої третини, а *Euomphalia strigella*, *Nesovitrea petronella*, *Succinea oblonga* зустрічаються в межах

усього пристіну. Моллюск *Nesovitrea petronella* є палеарктичним видом, відає перевагу листяній підстилки в лугових угрупованнях.

Чисельність популяцій більшості видів моллюсків зростає при просуванні вгору вздовж схилом від русла ріки. Моллюск *Euomphalia strigella* рівномірно розподілений вздовж усього схилу.

Таблиця 54

Чисельність моллюсків (Mollusca) схилу правого берега р. Самара (в екз./м²)

Види тварин	Верхня третина			Середня третина					Нижня третина		
	червень 1995	червень 1996	травень 1997	червень 1997	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
<i>A. nitens</i>	–	–	–	–	2,00	–	–	–	–	–	–
<i>Ch. tridens</i>	–	3,30	–	–	–	–	–	–	2,00	–	–
<i>C. lubrica</i>	–	–	7,00	3,30	–	–	–	–	–	–	–
<i>D. ruderatus</i>	–	–	10,00	1,30	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. strigella</i>	–	–	–	4,00	3,00	4,00	–	5,00	–	5,00	4,00
Mollusca sp.	4,00	0,20	4,00	–	–	–	5,00	–	–	–	38,00
<i>N. petronella</i>	–	–	–	2,00	6,00	–	–	–	1,00	–	–
<i>S. oblonga</i>	–	–	5,00	2,70	–	–	–	–	–	–	–
<i>V. pellucida</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1,00	–	–

14.2.8. Личинки двокрилих (Diptera)

Сумарна чисельність личинок двокрилих має тенденцію до збільшення при просуванні вниз уздовж схилу пристіну (табл. 55). Серед двокрилих пристіну можна виділити два відособлених комплекси. Комплекс гідрофільних видів пов'язаний з нижньою третиною пристіну. Його представники можуть проникати в середню та верхню третини схилу, однак у цьому випадку їх чисельність сильно знижується. Основу гідрофільного комплексу становлять личинки комарів-довгоногів *Tipulidae*. У сприятливих умовах їх чисельність може становити 45 екз./м².

Таблиця 55

Чисельність личинок двокрилих (Diptera) схилу правого берега р. Самара (в екз./м²)

Родина тварин	Верхня третина				Середня третина				Нижня третина		
	червень 1995	червень 1996	травень 1997	червень 1997	червень 1991	травень 1995	травень 1997	червень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1997
Asilidae	0,40	3,00	2,70	–	–	–	–	1,00	–	–	–
Diptera	1,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Dolichopodidae	0,10	–	–	–	1,60	–	–	–	7,20	1,60	–
Empididae	–	–	–	–	–	–	–	–	2,40	–	–
Limoniidae	0,10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rhagionidae	–	–	–	1,00	1,60	–	–	–	9,60	1,60	–
Stratiomyidae	0,20	2,00	2,00	–	5,40	4,00	–	–	14,40	3,20	–
Tabanidae	0,10	7,00	2,00	1,00	–	–	–	–	–	–	–
Therevidae	–	1,00	–	–	–	3,00	2,00	4,00	–	–	–
Tipulidae	0,10	–	–	–	4,00	2,00	–	–	0,80	–	45

Крім личинок комарів-довгоногів комплекс складають Stratiomyidae, Dolichopodidae, Rhagionidae і Empididae. Комплекс ксерофільних видів тяжіє до степових зональних угруповань, де чисельність складових груп досягає максимальних значень. До нього належать Tabanidae, Asilidae, Therevidae і Limoniidae. Униз уздовж схилу цей комплекс проникає до середньої третини, рідше – до нижньої.

14.2.9. Інші мешканці ґрунту

Із родини турунів у пристіні зустрічаються: *Agonum ruficorne* Goeze, *Agonum* sp., *Amara aulica* (larv.), *Amara fulva*, *Amara similata* (Gyll.), *Badister bipustulatus* F., *Calosoma inquisitor* L., *Carabus violaceus* L., *Harpalus latus* L., *Harpalus* sp., *Harpalus zabroides* Dej., *Notiophilus laticollis* Chd., *Ophonus* (s.str.) *obscurus* F., *Ophonus azureus* F., *Ophonus puncticollis* Pk., *Panagaeus crux major* L., *Pogonus* (s.str.) *luridipennis* Germ., *Pseudoophonus rufipes* Deg., *Pterostichus oblongopunctatus* F. Ручне розбирання ґрунтових проб дозволило виявити наступні види коротконадкрилих жуків: *Gyrohypnus* sp., *Othius punctulatus* Goeze, *Quedius ochripennis* Men., *Vellicus dilatatus* F. У пристіні зустрічаються мертвоїди *Silpha* (*Xylodrepa*) *quadripunctata* L. і *Silpha carinata* Hbst., а також льодничник (Mecoptera) – *Panorpa* sp., щипавка (Dermaptera) – *Forficula auricularis* L., шкіроїди (Histeridae), ґрунтові личинки лускокрилих (Lepidoptera), личинки жуків-слоників (Curculionidae).

15

ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ТА ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ ДОЛИННО-ТЕРАСОВОГО ЛАНДШАФТУ

15.1. Екологічні умови долинно-терасового ландшафту

Долинно-терасовий ландшафт, пов'язаний з долинами степових рік, звичайно складається із заплави, арени та древніх терас, які примикають до корінного берега.

У заплаві, де переважає гривастий рельєф, вершини грив представлені сухуватими (СП₁) і свіжими (СП₂), а в пониженнях – вологими (СП₃), сирими (СП₄) і мокрими (СП₅) місцеперебуваннями. Тут також можуть формуватися суглинні ґрунти при тих же градаціях зволоження. Нерідко виникають засолені ґрунти. На арені формується горбистий рельєф із піщаних і супіщаних ґрунтів різних градацій зволоження.

Древні тераси складаються із суглинних, часто засолених ґрунтів. Схил корінного берега складається у верхній частині з дуже сухих (СГ₀), сухих (СГ₀₋₁), сухуватих (СГ₁) місцеперебувань, а в нижній – зі свіжих, вологих, сирих і мокрих. Долинно-терасовому ландшафту властиве утворення надводно-підводної групи ґрунтів (Белова, Травлев, 1999).

15.2. Короткозаплавні ліси (заплава р. Самара)

Короткозаплавні ліси на території південного сходу України пов'язані з заплавами таких рік як Самара, Оріль, Вовча, Інгулець та ін., що входять до складу басейну Дніпра. Тут повені тривають звичайно близько 10 днів, тому заплавної і алювіальний фактори, порівняно з їх значенням у дніпровській заплаві, значно слабшають. Це нерідко спричиняє сильну редукцію прирічкової зони, і навпаки, тут спостерігається розвиток середньої та навіть приматерикової заплави. Фактори заплавності та алювіальності відступають на задній план, що супроводжується збільшенням значення факторів зонального порядку. Тому в заплавах степових рік рослинний покрив носить яскраві риси остепніння, наближаючись до рослинного покриву плакорних місцеперебувань. Поперечний профіль, типовий для багатьох ділянок р. Самара та Оріль, вказує наявність трьох екологічних зон, властивих розвинутій заплавної терасі. Звичайно прирічкова зона розвинена слабкіше інших частин заплави та утворена найлегшими за своїм механічним складом відкладеннями; ґрунтові води тут унаслідок дренажу залягають на великій глибині (Бельгард, 1971).

15.2.1. Структура мезофауни прируслової заплави

У комплексі ґрунтових тварин прируслової заплави домінуючими групами є дощові черв'яки, диплоподи, молюски, дротянки та енхітреїди (табл. 56). Структура домінування тваринного населення прируслової заплави показана на рисунку 46. Істотна перевага тут належить дощовим черв'якам. Прируслова заплава є контрастним місцеперебуванням для ґрунтових тварин. Періоди надлишкового зволоження чергуються з періодами, коли волога може бути лімітуючим фактором.

Таблиця 56

Чисельність основних груп ґрунтової мезофауни заплави р. Самара (за період 1991–2004 рр., екз./м²) і частка таксономічних груп різних ділянок заплави (р)

Таксономічна група	Прируслова заплава		Центральна заплава		Притерасна заплава	
	екз./м ²	р	екз./м ²	р	екз./м ²	р
Alleculidae	–	–	–	–	1,33	1,00
Aranea	7,10	0,38	8,51	0,46	2,88	0,16
Carabidae	7,68	0,43	6,13	0,34	4,13	0,23
Curculionidae	7,00	0,86	1,18	0,14	–	–
Dermaptera	1,71	0,44	2,15	0,55	0,04	0,01
Diplopoda	18,84	0,27	29,33	0,41	22,58	0,32
Diptera	6,64	0,25	7,12	0,27	12,47	0,48
Elateridae	13,28	0,49	5,17	0,19	8,73	0,32
Enchytraeidae	12,71	0,05	87,23	0,33	164,32	0,62
Geophilomorpha	9,25	0,46	5,57	0,28	5,23	0,26
Hymenoptera	0,30	1,00	–	–	–	–
Isopoda	6,72	0,15	9,84	0,22	28,12	0,63
Lepidoptera	4,91	0,57	3,50	0,41	0,22	0,03
Lithobiomorpha	11,30	0,27	13,57	0,32	17,45	0,41
Lumbricidae	43,01	0,40	29,88	0,28	34,32	0,32
Mecoptera	0,66	1,00	–	–	–	–
Mollusca	17,92	0,31	14,25	0,25	25,64	0,44
Opiliones	–	–	6,90	1,00	–	–
Raphidioptera	0,61	0,29	1,50	0,71	–	–
Scarabaeidae	4,37	0,82	0,96	0,18	–	–
Silphidae	2,65	0,64	0,43	0,10	1,06	0,26
Staphilinidae	5,40	0,45	1,99	0,17	4,66	0,39
Tenebrionidae	2,98	0,67	1,50	0,33	–	–
<i>Усього</i>	185,02	1,00	236,70	1,00	333,18	1,00

З іншого боку, прируслова заплава є відносно вузькою смугою алювіального походження уздовж русла ріки. Тому тварини з низькими міграційними здатностями, такі як дощові черв'яки, можуть ефективно використовувати прирусля в сприятливі періоди сезону. Важливий комплекс тваринного населення прируслової заплави формують диплоподи та молюски (рис. 46). Як диплоподи, так і молюски є кальцефільними групами, що тісно пов'язано з необхідністю побудови екзувію

(диплоподи) або раковини (молюски). Ці морфологічні особливості є адаптаціями до дефіциту вологи, але обидві групи є більш гігрозезофільними, ніж ксерофільними.

До гігрозезофільної групи можна віднести дрібних олігохет – енхітреїд. У прирусловій заплаві енхітреїди в сприятливі періоди достатнього зволоження ґрунту можуть сягати великої чисельності населення (до 25–29 екз./м²), або не зустрічатися зовсім при ручному розбиранні проб. Такого роду флуктуації чисельності властиві і для інших вологолюбних груп ґрунтових тварин – двопарноногих багатоніжок (чисельність варіює в межах 0–24,8 екз./м²), мокриць (0–20,0 екз./м²) (табл. 59). Більш стабільними компонентами тваринного населення прируслової заплави є дощові черв'яки, павуки, молюски, губоногі багатоніжки.

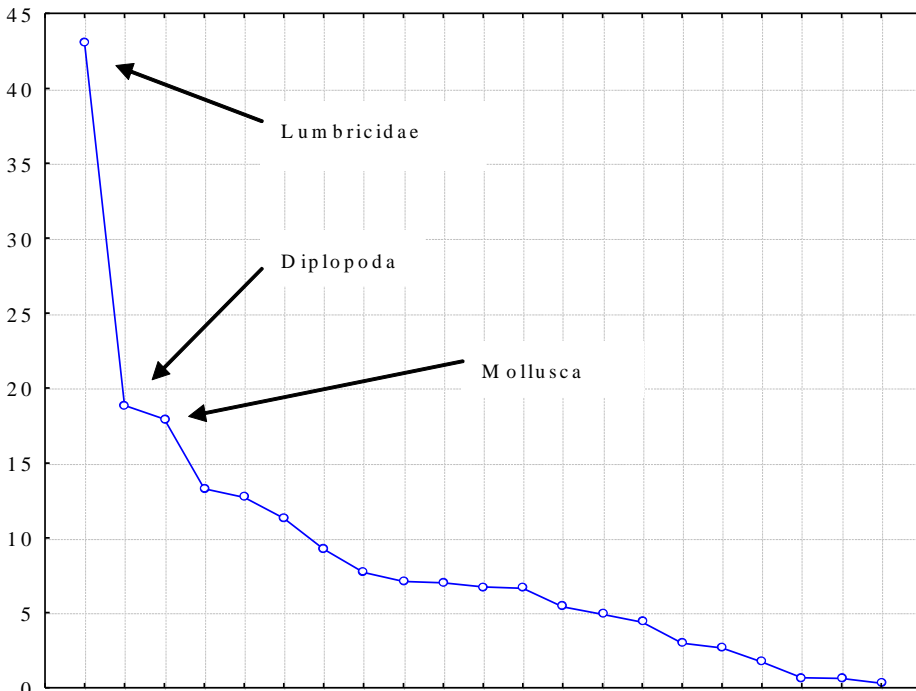


Рис. 46. Структура домінування тваринного населення прируслової заплави р. Самара. По осі абсцис – таксономічні групи в порядку скорочення чисельності; по осі ординат – чисельність населення (екз./м²)

Група ксеромезофільних ґрунтових тварин також представлена рядом таксонів у прирусловій заплаві. Переважно це власне ґрунтові форми. До їх числа належать личинки жуків-коваликів, жуків-слоників, пластинчастовусих жуків, лускокрилих, чорнотілок. Представники вказаних таксономічних груп є мешканцями степових зональних угруповань. Саме їх присутність демонструє проникнення факторів зонального порядку в інтразональні лісові заплавні угруповання.

Серед ґрунтовірних процесів у заплавах притоків Дніпра переважає луговий тип; при цьому в прирусловій зоні заплави ці ґрунти внаслідок напруження алювіального процесу можуть бути недорозвинені. У середній і в притерасній зонах заплави процеси ґрунтоутворення стають більш оформленими. У негативних елементах

рельєфу, в умовах надмірного зволоження, утворюються ґрунти болотного ряду (Бельгард, 1971).

При поступовому просуванні до притерасної заплави спостерігається збільшення глинистої фракції в механічному складі ґрунтів та наближення до поверхні рівня ґрунтових вод. Внизу другої піщаної тераси іноді ґрунтові води виходять на денну поверхню, виникають умови для утворення торф'янистих ґрунтів вільшняків. Таким чином, у прирусловій заплаві важливим лімітуючим фактором, що впливає на організацію тваринного населення ґрунту, є дефіцит вологи, а в притерасній заплаві – її надлишок.

15.2.2. Структура мезофауни центральної заплави

У центральній заплаві ядро комплексу ґрунтових безхребетних становлять енхітреїди, дощові черв'яки, диплоподи, молюски, літобіїди (табл. 56). Геофіліди, стафіліни та мокриці, а також в окремі періоди косарики (Opiliones) відіграють важливу роль в угрупованні мезофауни цього біотопу. Ґрунти важкого механічного складу (висока частка глинистої фракції в механічному складі) центральної заплави більше здатні до втримання вологи. Така особливість призводить до того, що вологолюбні енхітреїди займають лідируюче положення в комплексі ґрунтових тварин центральної заплави за чисельністю. У притерасній заплаві ця перевага ще більше зростає (рис. 47).

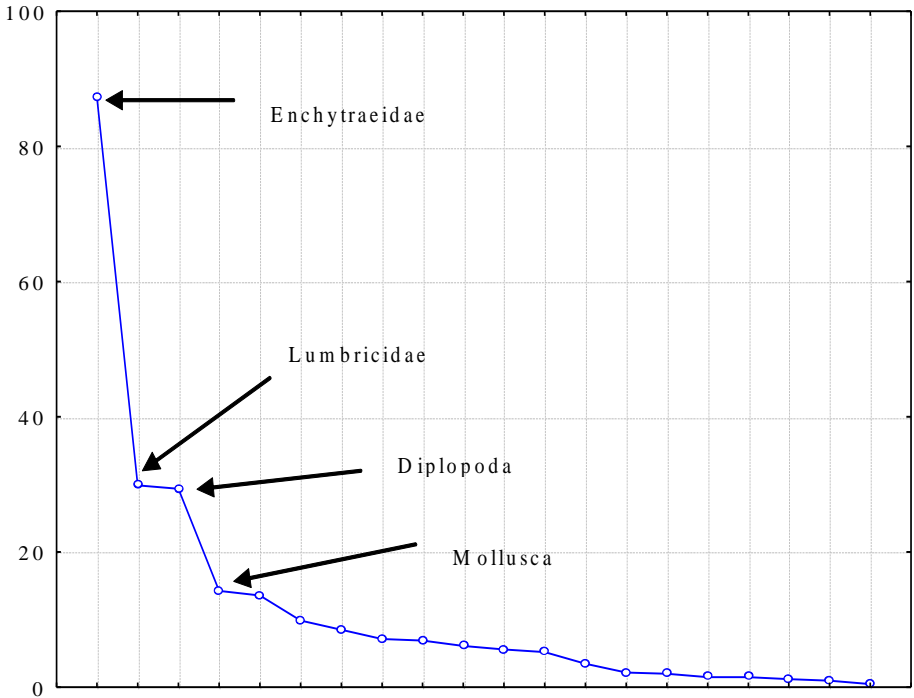


Рис. 47. Структура домінування тваринного населення центральної заплави р. Самара. По осі абсцис – таксономічні групи, розташовані за зменшенням чисельності; по осі ординат – чисельність населення (екз./м²)

Відносно стабільний водний режим та багатий на органічні речовини ґрунт сприяють значному розвитку сапротрофних безхребетних тварин у заплавних біогеоценозах.

15.2.3. Структура мезофауни притерасної заплави

У притерасній заплаві різко за чисельністю домінують дрібні олігохети – енхитреїди. Ця особливість обумовлена перезволоженням ґрунтів притерасної заплави. У комплексі ґрунтової мезофауни за енхитреїдами в порядку зменшення чисельності ідуть дощові черв'яки, мокриці, молюски, ківсяки (рис. 48).

Умови зволоження в заплаві впливають на розвиток населення енхитреїд. Чисельність цієї групи залежить від вологості ґрунту і чітко її відбиває. Найбільша чисельність енхитреїд відзначена для притерасної заплави, менша спостерігається в центральній заплаві, і найменша чисельність характерна для прируслової заплави.

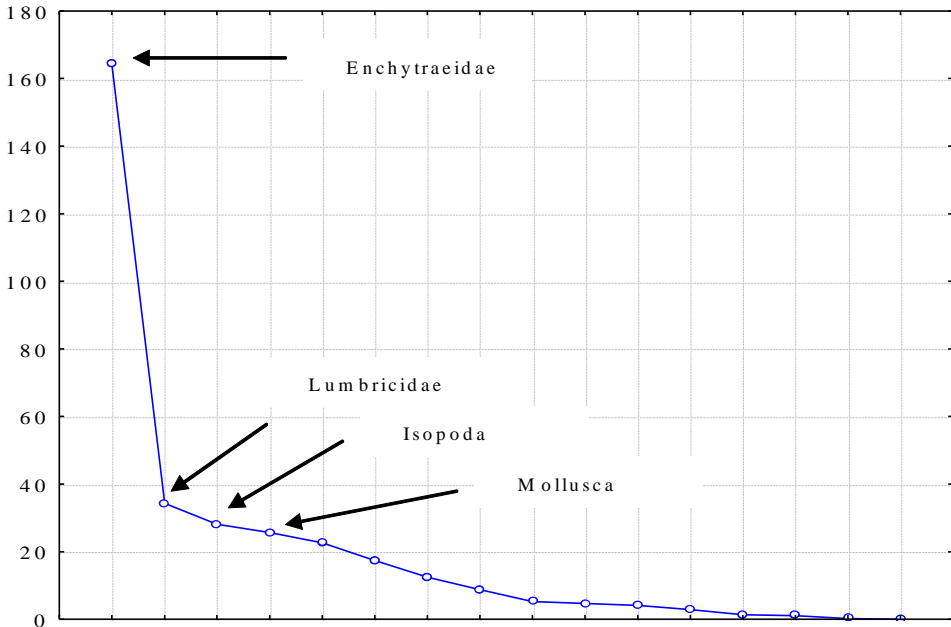


Рис. 48. Структура домінування тваринного населення притерасної заплави р. Самара. По осі абсцис – таксономічні групи, розташовані за зменшенням чисельності; по осі ординат – чисельність населення (екз./м²)

15.2.4. Структура домінування комплексів мезофауни заплави

Аналіз структури домінування комплексів тварин ґрунтується на порівнянні чисельності різних таксономічних груп. При цьому мається на увазі, що чисельність є мірою, яка відбиває співвідношення тварин до умов існування, і те, що ця міра так само інформативна стосовно всіх таксонів. Однак таке припущення є дуже умовним. Власне кажучи, чисельність кожного виду не є розмірною величиною для порівняння його з іншими видами. Чисельність видів обмірювана формально в одних одиницях, наприклад екз./м², не може використовуватися для порівняння різних видів, тому що, власне кажучи, одиниці є різними. Тобто, якщо порівнюються види А і В, одиницями їх чисельності є екземпляри виду А на 1 м² і екземпляри виду В на 1 м². Очевидно, одиниці рівні. Для таксономічно і екологічно близьких видів розбіжністю у розмірності одиниць їх чисельності можна умовно знехтувати. Однак для виявлення рівня надання переваги певним біотопам видами справедливішим є порівняння біотопів, у яких вид або таксон зустрічається, а не порівняння структури домінування в межах одного біотопу. Факт домінування в біотопі виду або таксона не є достатньою умовою того, щоб цей біотоп вважався за найоптимальніший або такий, якому віддають перевагу більшою мірою. Але вірно і зворотне – у найбільш оптимальному біотопі вид або таксон може не займати домінуючого положення.

При порівнянні біотопів з метою виявлення того біотопу, якому надається найбільша перевага, для таксона можна обчислити ймовірність виявлення виду i у біотопі j :

$$p_{i,j} = \frac{n_{i,j}}{\sum n_{i,j}}$$

де $p_{i,j}$ – імовірність виявлення виду i у біотопі j , $n_{i,j}$ – чисельність виду i у біотопі j . Обчислення ймовірності виявлення виду робиться на підставі інформації про чисельність тільки одного виду, що не дає додаткової неточності, пов'язаної з розбіжністю розмірностей одиниць виміру. Тому ймовірність виявлення виду є мірою надання переваги тому або іншому біотопу.

Прируслівій заплаві віддає перевагу комплекс ґрунтових личинок комах – Curculionidae, Scarabaeidae, Tenebrionidae, Silphidae, Lepidoptera, Elateridae. Це угруповання є цільним комплексом, характерним для степових зональних угруповань. Тому можна стверджувати, що в прируслівій заплаві р. Самара вплив зональних факторів проявляється найсильніше. Ряд таксонів – Geophilomorpha, Staphilinidae, Carabidae, Lumbricidae – також віддають перевагу прируслівій заплаві. Однак цей ступінь переваги не є однозначно домінуючим і цей комплекс можна розглядати як типових мешканців лісових біогеоценозів у цілому заплави з певною перевагою її прируслівій частини. До групи лісових мешканців заплави, але з перевагою її центральної частини, можна віднести Opiliones, Raphidioptera, Dermaptera, Aranea, Diploroda. Відносно рівномірно в заплаві, але з перевагою її притерасної частини, розподілені Mollusca і Lithobiomorpha. Явно тяжіють до лучно-болотних місцеперебувань притерасної заплави вологолюбні таксони ґрунтових тварин – Isopoda, Enchytraeidae і Diptera.

15.2.5. Типи лісу й ґрунтова фауна заплави р. Самара

Флора короткозаплавних лісів порівняно із тривалозаплавними відрізняється значним видовим різноманіттям. Деревинні та чагарникові породи представлені тут майже всіма видами, які властиві дібровам позазаплавного класу. Крім дуже поширеного дуба (*Quercus robur*) зустрічаються звичайні його супутники: ясен (*Fraxinus excelsior*), липа (*Tilia cordata*), ільмові (*Ulmus laevis*, *U. fohacea*, *U. suberosa*, *U. scabra*), клени (*Acer platanoides*, *A. campestre*, *A. tataricum*), вільха (*Alnus glutinosa*) та ін. (Бельгард, 1971).

Із чагарників значно поширена ліщина (*Corylus avellana*), бересклети (*Evonymus europaea* і *E. verrucosa*), свидина (*Thelycrania sanguinea*) тощо. Крім зазначених, у більше зволжених едафотопах зустрічаються верби (*Salix alba*, *S. fragilis*, *S. triandra*, *S. cinerea*), тополі (*Populus nigra*, *P. alba*), які також характерні і для тривалозаплавних лісів.

Живий покрив короткозаплавних лісів, незважаючи на деяку домішку тривало- і середньозаплавних лугових і болотних рослин, в основному представлений лісовими (дібровними) видами. Тут у першу чергу треба вказати на наявність так званих представників дібровного широкотрав'я: зірчатка (*Stellaria holostea*), копитняк (*Asarum europaeum*), медунка неясна (*Pulmonaria obscura*) і багато інших (Бельгард, 1950).

У короткозаплавних лісах значно зростає видова насиченість і різко збільшується кількість лісових видів, що сприяють утворенню більш однорідних лісових ценозів. Правда, у дигресивних формах типів лісу, а також у лісах, що перебувають у незадовільних лісорослинних умовах (засолені ґрунти, болота тощо), спостерігається вторгнення лугових, болотних і галофільних видів. Однак це відбувається в крайніх ланках екологічного ряду (Бельгард, 1971).

Переважає більшість типів короткозаплавних лісів відрізняються своєю більш-менш злагодженою моноценотичною структурою.

Короткозаплавні ліси залежно від ступеня мінералізованості едафотопу можуть бути розподілені на чотири ізотрофних ряди (D'_c , D'_{ac} , D'_n і E'), що визначають собою ряди трофогенного заміщення від менш мінералізованих (дещо збіднених) едафотопів D'_c , з без'ясеневими липовими дібровами, до D'_{ac} – найпродуктивніших і складних липо-ясеневих дібров.

Подальше зростання мінералізованості спричиняє деяке зниження трофності в D'_n (у більш сухій частині ряду). Максимальне погіршення лісорослинного ефекту спостерігається в E' , де часто знижується едифікуюча роль деревинно-чагарникового ярусу і відбувається вторгнення головним чином галофітів і лугових видів.

У межах кожного ряду в різних гігروتопах, від свіжуватого до мокрого, формуються окремі типи лісу.

Поперечний профіль, проведений через заплаву, демонструє такий закономірний розподіл лісових угруповань. У прирусловій заплаві переважають липові діброви (D'_c), які в напрямку до центральної заплави замінюються більш складними липо-ясеневими дібровами (D'_{ac}). Зміна умов вологості в прирусловій заплаві формує практично ізотрофний ряд типів лісу, у межах якого спостерігаються перебудови структури тваринного населення ґрунту. Зростання умов вологості призводить до збільшення чисельності в цілому гігрофільних груп ґрунтових тварин – мокриць, молюсків, енхітреїд і дощових черв'яків (табл. 57). Однак у вологіших гігروتопах відбувається зменшення чисельності таких груп як личинки лускокрилих, жуків-слоників, пластинчастовусих жуків. Така ж тенденція відзначена і для личинок жуків-коваликів, однак перебудови у видовому складі групи дозволяють коваликам демонструвати високу чисельність у лісі типу вербняк із сирим великотрав'ям (табл. 57). Збільшення умов вологості призводить до більшого змикання крон і зниження освітлення в лісових угрупованнях. Це спричиняє зменшення інтенсивності дернового процесу, з яким пов'язані ковалики, жуки-слоники та личинки лускокрилих. У сирих місцях перебування рівень ґрунтових вод досить близький до поверхні ґрунту, що погіршує умови існування личинок пластинчастовусих.

У центральній заплаві звичайно панує комплекс бересто-ясеневих дібров (D'_n), які в умовах притерасної зони змінюються куртинками своєрідних бересто-чорнокленових дубняків (E'), розташованих на тлі солонцюватих і осолончакваних лугових просторів.

Внизу другої піщаної тераси нерідко формуються ольси (D'_{n4} , D'_{n5}), до складу яких належить ряд північних, не властивих степовій зоні, елементів. Тут слід відзначити папороті (*Struthiopteris germanica*, *Athyrium filix mas*, *Dryopteris eitspinulosa*) і деякі орхідні, наприклад, зозуліні сльози (*Listera ovata*). У цих панування короткозаплавних лісів окремими фрагментами можуть бути вкраплені тривалозаплавні лісові ценози (переважно вербняки, лозняки і осокірники), що утворюють вузькі стрічки поблизу рік, боліт і заплавних водойм. У прирусловій частині заплави залежно від ступеня зволоження едафотопу можуть формуватися різні типи липових дібров – свіжі, вологуваті і вологі. Не завжди в прирусловій частині спостерігається формування найбільш розсоленої прирічкової зони. Часто до русла ріки підходять елементи середньої і приматерикової зон (Бельгард, 1971).

Таблиця 57

Чисельність основних груп ґрунтової мезофауни прируслової заплави р. Самара (в екз./м²)

Таксономічна	D'_c 2–3	D'_c 2	D'_c 3	D'_c 4
--------------	------------	----------	----------	----------

група	червен ь 1995	червен ь 1996	червен ь 1997	червень 1991	червен ь 1997	червен ь 1994	червен ь 1997	гравень 1998	жовтен ь 1994	квітень 1995
Aranea	22,00	8,00	5,00	4,70	7,00	2,00	4,00	2,00	2,00	22,00
Carabidae	11,00	2,80	1,30	3,30	1,30	5,00	1,40	1,00	3,00	11,00
Curculionidae	–	0,20	14,00	3,30	17,00	–	2,00	–	–	–
Dermaptera	–	0,80	3,00	2,00	2,00	–	2,00	2,00	–	–
Diplopoda	2,80	21,40	4,60	7,80	2,80	–	6,80	3,80	–	2,80
Diptera	1,00	2,70	2,80	1,60	3,00	–	3,00	2,00	12,00	1,00
Elateridae	2,00	2,10	2,60	7,70	3,60	–	2,20	–	7,00	2,00
Enchytraeidae	25,00	–	21,00	9,00	11,00	15,00	29,00	3,00	25,00	25,00
Geophilomorphia	3,50	3,30	5,30	6,80	3,30	3,00	3,70	2,00	1,00	3,50
Hymenoptera	–	0,30	–	–	–	–	–	–	–	–
Isopoda	8,00	–	7,00	5,30	5,00	20,00	12,00	4,00	19,00	8,00
Lepidoptera	–	2,90	7,00	8,00	9,00	–	6,00	1,00	1,00	–
Lithobiomorpha	6,00	15,00	4,00	3,30	4,50	7,00	4,60	9,00	9,00	6,00
Lumbricidae	6,00	3,80	10,90	16,10	5,60	23,80	15,30	12,70	22,20	6,00
Mecoptera	–	–	–	0,70	–	–	–	–	–	–
Mollusca	5,00	4,60	4,30	5,00	2,30	14,50	5,60	3,80	10,50	5,00
Raphidioptera	–	0,30	–	–	–	–	–	–	–	–
Scarabaeidae	–	3,30	3,00	2,50	3,50	2,00	1,00	–	2,00	–
Silphidae	–	3,30	3,00	–	3,00	–	5,00	–	–	–
Staphilinidae	11,00	0,30	2,30	2,70	2,50	7,00	1,40	2,00	7,00	11,00
Tenebrionidae	1,00	–	3,00	0,70	9,00	–	5,00	–	–	1,00
<i>Усього</i>	104,00	75,20	103,90	90,30	95,30	99,30	110,00	48,20	120,70	104,00

Це буває в тих випадках, коли ріка утворює закрути (меандри). Тут сила алювіальних процесів зростає в першій частині сегмента, а в другій частині сила течії звичайно слабшає і тут немає умов для утворення грубозернистих піщаних відкладень, які краще промиваються від солей. От чому в цій частині закруту формуються більш дрібноземисті місцеперебування, в ґрунтах яких може накопичуватися сіль. У деяких місцях біля приуслової заплави малих рік можуть бути зустрінуті лісові угруповання, характерні для тривалозаплавних біотопів, як, наприклад, вербняк із сирим великотрав'ям (Бельгард, 1971). Залежно від типу лісу в приусловій заплаві змінюється і структура тваринного населення ґрунту. При збільшенні рівня зволоження зростає чисельність тваринного населення (табл. 57). Збільшення чисельності відбувається за рахунок таких груп ґрунтових тварин як дощові черв'яки, мокриці, енхітреїди, личинки двокрилих і молюски. Личинки чорнотілок уникають крайніх рівнів зволоження ґрунту. Для інших представників ґрунтової мезофауни приуслова заплава сприймається як відносно однорідне місцеперебування, а зміна їх чисельності визначається більшою мірою випадковими причинами.

Лісові угруповання в центральній заплаві в основному представлені липо-ясеневими дібровами різних градацій зволоження. В сукупності ґрунотвірних процесів у степових заплавах часто проявляє себе процес засолення (Белова, Травлев, 1999). Найменше засоленна прирічковая зона, найдренованіша та складена з легких за механічним складом відкладень. При переході до середньої та особливо до притерасної зони у зв'язку з наближенням до поверхні засоленних ґрунтових вод процес засолення підсилюється та призводить до формування ґрунтів солонцево-

солончакового ряду. Важкий механічний склад відкладень, сприяючи посиленню капілярних явищ, викликає утворення ґрунтів засоленого ряду. Ця спрямованість ґрунтового процесу значно проявляється ще й тому, що долини р. Самара й Оріль переживають період епейрогенічного зниження, що має сприяти їх осолончакуванню. Умови фізіологічної сухості призводять до формування типів лісу, які належать до трофотопу Е. Цей трофотоп представлений чорнокленовими дібровами (Бельгард, 1971).

Чисельність тваринного населення липо-ясеневих дібров центральної заплави залежить від зволоження. У ряді угруповань при збільшенні зволоження від свіжих до вологуватих і вологих гігротопів чисельність тваринного населення ґрунтів збільшується (табл. 58). У мезофільних стаціях чисельність ґрунтових безхребетних варіює в інтервалі 85,4–249,0 екз./м², у гігромезофільних стаціях чисельність мезофауни перебуває на рівні 170,5–471,0 екз./м². У гігромезофільних умовах трофотопу Е (бересто-чорнокленовий дубняк з конвалією) чисельність ґрунтової мезофауни складала 158,0 екз./м².

Очевидно, що умови фізіологічної сухості, які виникають у трофотопі Е через високу мінералізацію ґрунтового розчину, є чинником, що обмежує чисельність ґрунтових тварин. Фізіологічна сухість найбільшою мірою знижує чисельність таких груп як Diplopoda, Enchytraeidae, Mollusca. Такі групи ґрунтової мезофауни як Carabidae, Dermaptera, Isopoda, Lithobiomorpha, Staphilinidae, навпаки, збільшують свою чисельність в едафотопі Е. Таким чином, при переході від трофотопу D_{ac} до трофотопу Е в центральній заплаві в інтервалі гігротопу 2–3 перебудови в структурі тваринного населення відбуваються в основному в межах топічної структури угруповань підстилкових тварин. При цьому група сапрофітофагів знижує свою чисельність, а переважно хижаки та еврифаги, разом з мокрицями, збільшують її.

Зміна умов вологості в центральній заплаві крім впливу на чисельність ґрунтових тварин призводить до певних перебудов структури комплексу. До груп, які формують ядро тваринного населення та мало змінюються в центральній заплаві в мезофільних і гігромезофільних гігротопах, належать Diplopoda, Elateridae, Lepidoptera, Geophilomorpha, Lumbricidae, Diptera, Enchytraeidae, Mollusca.

При збільшенні вологості едафотопу в гігромезофільних стаціях порівняно з мезофільними стаціями відбувається збільшення чисельності таких груп ґрунтових тварин як Tenebrionidae, Staphilinidae, Dermaptera, Aranea, Scarabaeidae і Curculionidae. Поряд з цим у мезофільних порівняно з гігромезофільними стаціями зростає чисельність таксономічних груп Carabidae, Lithobiomorpha, Isopoda, Opiliones. У цілому складно інтерпретувати виявлені тенденції трансформації тваринного населення в контексті змін типів лісу центральної заплави. Для повнішого розуміння напрямку зміни комплексу ґрунтових тварин необхідне вивчення більш широкого континууму екологічних умов.

У межах центральної заплави тваринне населення ґрунту проявляє себе як цілісне об'єднання, що змінює свої властивості у відповідь на флуктуації навколишнього середовища, а також змінюється в результаті внутрісистемних взаємодій і випадковим чином. Можна визначити ценотичне ядро видів, які перебувають у липо-ясеневих дібровах центральної заплави в умовах екологічного оптимуму. Чисельність ядра видів висока і стабільна в часі та в межах екологічного спектра умов центральної заплави.

Таблиця 58

**Чисельність основних груп ґрунтової мезофауни
центральної заплави р. Самара (в екз./м²)**

Таксономічна група	Бересто-чорнокленовий дубняк з конвалією (2–3)			Липо-ясенева діброва з широколистяним (2–3)			Липо-ясенева діброва з зірочником (2)		
	червень 1991	червень 1995	червень 1997	червень 1997	червень 1996	липень 1997	грудень 2003	квітень 2004	жовтень 2004
Aranea	14,30	11,00	13,00	11,00	9,10	14,00	–	1,20	1,40
Carabidae	5,70	8,00	6,00	–	11,70	–	0,40	1,90	2,30
Curculionidae	2,70	2,00	1,00	–	0,60	1,00	0,60	0,80	1,10
Dermoptera	2,70	3,00	1,00	–	1,40	–	–	–	–
Diplopoda	38,30	3,00	93,00	54,00	17,10	19,00	12,10	7,80	6,80
Diptera	13,30	8,00	6,00	6,00	8,40	1,00	2,10	1,50	5,70
Elateridae	10,00	5,00	3,00	2,00	6,40	3,00	–	3,20	2,20
Enchytraeidae	–	33,00	243,00	97,00	21,10	118,00	40,20	66,40	66,10
Geophilomorpha	11,30	6,00	15,00	2,00	3,70	5,00	4,60	4,70	3,60
Isopoda	2,70	10,00	4,00	9,00	11,70	–	1,60	6,20	4,30
Lepidoptera	0,70	–	6,00	6,00	0,60	6,00	0,80	1,90	–
Lithobiomorpha	6,00	14,00	8,00	18,00	16,80	3,00	1,20	4,00	5,20
Lumbricidae	27,00	41,00	41,00	21,00	15,80	61,00	20,00	17,10	25,70
Mollusca	9,30	3,00	26,00	22,00	13,40	3,00	1,80	2,30	8,00
Opiliones	–	–	–	–	–	–	–	–	4,60
Raphidioptera	–	–	–	–	1,00	–	–	–	–
Scarabaeidae	–	–	–	–	0,60	1,00	–	–	–
Silphidae	–	–	–	–	0,50	–	–	0,10	–
Staphilinidae	20,70	11,00	4,00	1,00	1,90	–	–	1,20	1,20
Tenebrionidae	6,00	–	1,00	–	1,00	–	–	–	–
<i>Усього</i>	170,50	158,00	471,00	249,00	142,90	235,00	85,40	120,30	138,20

У притерасній частині заплави ґрунтові води розташовані у безпосередній близькості від денної поверхні, або виклинюються на поверхню. Ця особливість призводить до формування ґрунтів лугових і болотних. Велика кількість органіки через надлишок вологості та дефіцит кисню в ґрунті не встигає розкластися і утворює шар торфу. Для гідрофільних груп ґрунтових тварин умови в притерасній заплаві дуже сприятливі. Загальна чисельність мезофауни у вільшнях притерасної заплави досить значна – 304,9–360,8 екз./м² (табл. 59). Істотну частину тваринного населення цих біотопів становлять енхітреїди (116–214 екз./м²), мокриці (20,3–36,3 екз./м²), диплоподи (17,9–27 екз./м²), дощові черв'яки (12,4–69,3 екз./м²), молюски (18,5–41,0 екз./м²), личинки двокрилих (6,9–16,0 екз./м²). Розбіжності в структурі тваринного населення ольсу із сирим великотрав'ям і ольсу з болотним великотрав'ям простежуються в збільшенні кількості молюсків при зростанні умов вологості. Інші компоненти тваринного населення сприймають ці біогеоценози як єдине ціле.

Таблиця 59

Чисельність основних груп ґрунтової мезофауни притерасної заплави р. Самара (в екз./м²)

Таксономічна група	Ольс із болотним великотрав'ям	Ольс із сирим великотрав'ям			
	червень 1997	червень 1991	червень 1995	червень 1996	червень 1997
Alleculidae	–	0,70	2,00	–	–
Aranea	1,00	4,70	2,00	2,70	4,00
Carabidae	2,00	5,30	8,00	2,30	3,00
Dermaptera	–	–	–	–	–
Diplopoda	23,00	26,00	27,00	17,90	19,00
Diptera	8,90	6,90	15,30	15,20	16,00
Elateridae	3,00	25,70	6,00	0,30	–
Enchytraeidae	116,00	148,00	131,00	212,60	214,00
Geophilomorpha	13,00	1,70	4,00	6,50	1,00
Isopoda	30,00	24,00	36,30	20,30	30,00
Lepidoptera	–	–	–	0,20	–
Lithobiomorpha	22,00	19,30	20,00	10,90	15,00
Lumbricidae	39,00	69,30	33,00	12,40	18,00
Mollusca	41,00	20,70	25,00	18,50	23,00
Silphidae	1,00	–	2,00	0,20	–
Staphilinidae	5,00	8,70	7,00	0,60	2,00
<i>Усього</i>	304,90	360,80	318,60	320,70	345,00

15.3. Особливості розподілу основних груп ґрунтової мезофауни в заплаві р. Самара

15.3.1. Дощові черв'яки (*Lumbricidae*)

У заплаві р. Самара найчастіше можна зустріти наступні види дощових черв'яків: *Allolobophora g. rosea*, *Dendrobaena octaedra*, *Octolasion lacteum*, *Allolobophora s. trapezoides*, *Eisenia n. nordenskioldi*. Лісовий підстилковий дощовий черв'як *Dendrobaena octaedra* рівномірно розподілений по всіх заплавних біотопах. Дощовий черв'як *A. g. rosea* найчисленніший у прирусловій заплаві (табл. 60), трохи менша його чисельність у центральній заплаві та зовсім цей вид не зустрічається в притерасній заплаві. Аналогічне зниження чисельності в ряді прируслова заплава > центральна заплава > притерасна заплава властиве для *Octodrilus transpadanus* і *Octolasion lacteum*. Ці види тісно пов'язані з мінеральними горизонтами ґрунту і виявляються чутливими до надмірного зволоження ґрунту, тому більшою мірою віддають перевагу дренованим ділянкам заплави. Ґрунтовий дощовий черв'як *Allolobophora s. trapezoides* також віддає перевагу дренованим ділянкам ґрунту, але він є більш гідрофільним, тому чисельність цього виду в прирусловій заплаві та центральній заплаві майже однакова, але різко знижується в притерасній заплаві.

Заплавно-луговим ґрунтам центральної заплави віддають перевагу ґрунтово-підстилкові дощові черв'яки *Eisenia n. nordenskioldi* та ювенільні форми дощових черв'яків. Типовим місцеперебуванням амфібіотичного дощового черв'яка *Eisenia t. tetraedra* є притерасна заплава. Зрідка в заплаві зустрічаються *Dendrobaena auriculatus*, *Dendrodrilus rubidus tenuis* і *Eisenia foetida*. Останні два види зустрічаються в місцях концентрації рослинних решток, що розкладаються, переважно в гниючих пнях.

Таблиця 60

Чисельність і видовий склад дощових черв'яків заплави р. Самара (в екз./м²)

Види тварин	Прируслова	Центральна	Притерасна
Allolobophora c. trapezoides (Savigny, 1826)	8,45	9,50	2,20
Allolobophora r. rosea (Savigny, 1826)	23,00	8,78	–
Dendrobaena auriculatus (Rosa, 1897)	–	–	0,10
Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)	13,30	8,62	15,51
Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen, 1874)	4,80	1,00	1,00
Eisenia n. nordenskioldi (Eisen, 1879)	5,15	6,32	0,70
Eiseniella t. tetraedra (Savigny, 1826)	–	–	7,60
Lumbricidae sp. sp.	15,33	27,00	22,25
Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843	3,33	–	3,00
Octodrilus transpadanus (Rosa, 1884)	6,20	3,36	3,40
Octolasion lacteum (Oerley, 1885)	10,04	5,13	1,00

15.3.2. Сапрофагу підстилки – диплоподи (Diplopoda) та ізоподи (Isopoda)

Численна і різноманітна в заплаві група підстилкових сапрофагів, домінантами серед якої є мокриці та двопарноногі багатоніжки (табл. 61).

Мокриці представлені двома видами – *Protracheoniscus topcziewi* і *Trachelipus rathkii*. Мокриці віддають перевагу притерасній заплаві. Тут спостерігається найбільша чисельність цих тварин і найбільша стабільність у часі та у просторі цього показника. У прирусловій і центральній частинах заплави мокриці також можуть демонструвати високу щільність населення, але спостерігається і висока мінливість чисельності.

Таблиця 61

Чисельність і видовий склад підстилкових сапрофагів (Isopoda, Diplopoda) заплави р. Самара (в екз./м²)

Види тварин	Прируслова	Центральна	Притерасна
<i>Protracheoniscus topcziewi</i> Bor.	13,00	2,97	10,86
<i>Trachelipus rathkii</i> C.L. Koch	6,06	4,33	17,26
<i>Brachyiulus jawlowskii</i> (Lohmander, 1928)	–	0,77	3,20
<i>Megaphyllum kievense</i> (Lohmander, 1928)	5,40	11,00	5,20
<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	8,23	15,44	1,90
<i>Megaphyllum sjaelandicum</i> (Meinert, 1868)	3,50	16,00	4,00
<i>Polydesmus</i> sp.	–	–	2,05
<i>Rossiulus kessleri</i> (Lohmander, 1927)	7,33	7,00	5,33
<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	2,67	11,38	8,60

Практично для всіх видів мезофільної групи диплопод оптимальні умови перебування надає центральна заплава, де їх чисельність найбільша. Виняток становить *Brachyiulus jawlowskii*, чисельність якого максимальна в притерасній заплаві, а в прирусловій заплаві цей вид ми не зустріли. Ківсяк *Rossiulus kessleri* сприймає заплаву

як відносно однорідне місцеперебування, що обумовлено високою міграційною здатністю цього виду.

Очевидно, потужність підстилки і її вологість є провідними факторами, які визначають розподіл мокриць і двопарноногих багатоніжок у заплаві.

15.3.3. Губоногі багатоніжки – кістянки (*Lithobiomorpha*) і землянки (*Geophilomorpha*)

Численна та різноманітна фауна губоногих багатоніжок заплави р. Самара (табл. 62). Великий представник кістянок *Lithobius forficatus* зустрічається в різних ділянках заплави. Його чисельність, вірогідно, визначається наявністю притулків, у яких екземпляри цього виду можуть пережити період денної посухи. Притулками є пні, що розкладаються, повалені стовбури та великі гілки дерев. Саме під ними можна знайти цих тварин. У цілому кістянки рівномірно розподілені по біотопах заплави і складно виявити біотоп, де ці тварини зустрічаються частіше. У межах заплави підстилка має достатню потужність і надає сприятливі умови для існування літобіоморфних багатоніжок.

Таблиця 62

Чисельність і видовий склад губоногих багатоніжок заплави р. Самара (в екз./м²)

Види тварин	Прируслова	Центральна	Притерасна
<i>Hessebius multicalcaratus</i> Folk.	1,00	4,41	–
<i>Lithobius forficatus</i> L.	1,67	1,10	1,55
<i>Lithobius mutabilis</i> L.K.	1,67	–	1,80
<i>Monotarsobius aeruginosus</i> L.K.	2,25	2,62	3,00
<i>Monotarsobius crassipes</i> L.K.	–	0,30	–
<i>Monotarsobius curtipes</i> C.K.	10,90	6,09	15,87
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i> Folkmanova, Dobroruka, 1960	3,89	3,64	4,25
<i>Escarius retusidens</i> Att.	–	–	2,25
<i>Geophilus proximus</i> C.L. Koch	5,54	4,26	1,33
<i>Pachimerium ferrugineum</i> C.L. Koch	3,20	1,00	–
<i>Schendyla nemorensis</i> (C.L. Koch, 1837)	5,67	7,70	–

З мінеральним ґрунтовим шаром тісно пов'язані геофіломорфні багатоніжки. Вони віддають перевагу прирусловій (*Pachimerium ferrugineum*, *Geophilus proximus*) і центральній (*Schendyla nemorensis*) ділянкам заплави. Рівномірно в межах заплави розподілений вид *Arctogeophilus macrocephalus*. Тільки в притерасній заплаві зустрінутий *Escarius retusidens*.

15.3.4. Молюски (*Mollusca*)

Комплекс молюсків у заплаві можна розподілити на два компоненти. Один із компонентів пов'язаний з прируською заплавою – *Merdigera obscura*, *Nesovitrea petronella*, *Cochlicopa lubrica*, *Sepaea hortensis*, *Limax* sp., *Succinea oblonga*, *Vittrina pellucida* (табл. 63).

Таблиця 63

Чисельність і видовий склад молюсків заплави р. Самара (в екз./м²)

Види тварин	Прируслова	Центральна	Притерасна
<i>Cerpea hortensis</i> (Mull.)	3,00	–	–
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Mull.)	2,00	1,30	1,00
<i>Coretus corneus</i> (L.)	–	–	1,00
<i>Discus rudерatus</i> (Fer.)	–	–	2,60
<i>Euconulus fufvus</i> (Mull.)	–	–	1,00
<i>Euomphalia strigella</i> (Drap.)	4,45	6,76	9,00
<i>Limax</i> sp.	4,80	0,10	0,10
<i>Merdigera obscura</i> (Mull.)	1,00	–	–
<i>Mollusca</i> sp. sp.	5,00	6,16	8,17
<i>Nesovitrea petronella</i> (L. Pfr)	1,67	1,25	1,50
<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (A. Schm.)	–	1,50	3,80
<i>Succinea oblonga</i> (Drap.)	5,17	4,24	3,36
<i>Succinea pfeifferi</i> Rssm.	–	0,30	1,80
<i>Vallonia pulchella</i> (Mull.)	–	–	1,80
<i>Vitrina pellucida</i> (Mull.)	7,18	5,00	3,00
<i>Zonitoides nitidus</i> (Mull)	1,00	0,80	2,00

Другий компонент пов'язаний із притерасною заплавою – *Coretus corneus*, *Euconulus fufvus*, *Succinea pfeifferi*, *Vallonia pulchella*, *Zonitoides nitidus*, *Discus rudерatus*, *Pseudotrichia rubiginosa*, *Mollusca* sp. sp., *Euomphalia strigella*. Види молюсків, які демонструють максимальну чисельність у центральній заплаві, не зустрічаються.

Молюск *Euconulus fufvus* є голарктичним видом, живе як у вологих, так і в порівняно сухих місцях. Віддає перевагу лісу, де живе в листяній підстилці, під корою відмерлих дерев і у вологих лишайниках. Молюск *Succinea pfeifferi* є палеарктом, це амфібіотичний вид, що живе в безпосередньому сусідстві з водою, зустрічається на водних рослинах, у болотах, на берегах рік і струмків, біля самого урізу води, може витримувати тривале перебування у воді. До групи голарктів належать *Vallonia pulchella* і *Zonitoides nitidus* – мешканці дуже вологих місць, трави, мохів, можуть зустрічатися під камінням. Євросибірським видом є *Pseudotrichia rubiginosa*, що в межах ареалу зустрічається тільки на рівнині та відсутній у горах. Він особливо численний у заплаві, іноді біля самої води (Лихарев, Раммельмейер, 1952).

15.3.5. Личинки жуків-коваликів (*Elateridea*)

Для прируслової заплави властиве досить різноманітне угруповання личинок жуків-коваликів, до складу якого належать *Agriotes lineatus*, *Ampedus sinuatus*, *Melanotus brunnipes*, *Cardiophorus rufipes*, *Prosternon tessellatum*, *Selatosomus melancholicus* (табл. 64). Розподіл ковалика смугастого *Agriotes lineatus* пов'язаний з європейськими лісами, а по заплавах рік він проникає в степову зону. Віддає перевагу луговим ґрунтам. У прирусловій заплаві зустрічається в знижених ділянках рельєфу, де накопичуються рослинні залишки і тривалий період утримується волога (Долин, 1978). Гігрофільний вид.

Ковалик гарний *Ampedus sinuatus* є лісовим видом, зустрічається в Середній і Південній Європі й на Кавказі. Належить до групи гігромезофільних видів. Личинки ковалика чорно-зеленого живуть у Північній і Центральній Європі, на Кавказі, у Сибіру й на Камчатці. У Присамар'ї вид зустрінутий тільки в заплаві р. Самара. Гігрофільний вид.

Ковалик бруногий *Melanotus brunnipes* крім заплави р. Самара зустрічається в байрачних лісах і на плакорі. Стосовно умов вологості може розглядатися як ксеромезофільний вид. А. Г. Топчієв (1960) указує, що цей вид мешкає в сухуватих, свіжуватих і свіжих ділянках лісу. Крім того, цей автор відзначає, що ґрунтові умови відіграють значну роль у поширенні личинок бруноногого ковалика. На легких супіщаних ґрунтах його можна зустріти рідше, ніж на суглинних ґрунтах і на важкому супіску. Личинки ковалика малого червононогого віддають перевагу пухким ґрунтам слабкозатінених і відкритих біотопів, слабкозадерненим або незадерненим ділянкам на схилах ярів, балок і по берегах водойм. У Присамар'ї зустрічаються крім приуслової заплави в байрачних і аренних лісах. Ксеромезофільний вид.

Таблиця 64

**Чисельність і видовий склад личинок жуків-коваликів (Elateridae)
і пластинчастовусих жуків (Scarabaeidae) заплави р. Самара (в екз./м²)**

Види тварин	Приуслова	Центральна	Притерасна
Elateridae			
<i>Agriotes lineatus</i> L.	1,00	–	–
<i>Agrypnus murinus</i>	5,46	2,00	–
<i>Ampedus balteatus</i> (L.)	–	1,00	–
<i>Ampedus sinuatus</i> Germ.	1,30	–	2,00
<i>Athous haemorrhoidalis</i> F.	2,67	3,46	–
<i>Cardiophorus rufipes</i> Goeze.	1,33	–	0,63
<i>Dalopius marginalis</i>	2,00	1,00	–
<i>Elateridae</i> sp. sp.	11,00	9,97	2,50
<i>Idolus picipenis</i>	–	–	12,83
<i>Melanotus brunnipes</i> Germ.	1,30	–	–
<i>Prosternon tessellatum</i> L.	1,40	–	–
<i>Selatosomus melancholicus</i>	2,86	–	–
Scarabaeidae			
<i>Amphimallon solstitialis</i> Hrbst.	–	1,00	–
<i>Melolontha melolontha</i> L.	3,27	0,64	–
<i>Miltotrogus vernus</i> Germ.	1,75	–	–

Личинки шахового ковалика дуже поширені в біотопах Присамар'я. Вони зустрічаються на плакорі, у байрачних і аренних лісах. Мезофільний вид. Таким чином, специфічна для приуслової заплави фауна личинок жуків-коваликів не однорідна за своїм екологічним складом. З одного боку, можна говорити про наявність у приусловій заплаві елементів, які тісно пов'язані з ґрунтами чорноземного ряду та зустрічаються в плакорних, байрачних і аренних місцеперебуваннях. В екологічному відношенні з усіх ділянок заплави саме приуслова найближча до зазначених місцеперебувань.

Група видів *Melanotus brunnipes*, *Cardiophorus rufipes*, *Prosternon tessellatum* є свідками проникнення степових зональних факторів в обстановку заплавної лісу. До цієї групи можна віднести *Agrypnus murinus*, що переважно зустрічається в приусловій заплаві, але може проникати і в центральну заплаву. Ці види є ксеромезофільними або мезофільними. Далі приуслової частини вони в заплаву не проникають. З іншого боку, тільки в заплаві зустрічаються гідрофільні види *Agriotes lineatus*, *Selatosomus melancholicus* і *Ampedus sinuatus*, які використовують інтразональні заплавні

біогеоценози для проникнення в степову зону. Але з усіх екологічних умов у степу тільки прируслова заплава надає можливість для життя цих видів.

Типовим мешканцем центральної заплави є червонохвостий ковалик *Athous haemorrhoidalis*, однак цей вид може проникати в прируслову та у притерасну ділянки заплави. Ковалик червонохвостий є лісовим видом і в Присамар'ї зустрічається у всіх лісових біогеоценозах, при цьому уникає відкритих просторів. Мезофільний вид.

Лісовим видом є ковалик облямований *Dalopius marginalis*, личинки якого зустрічаються у всіх ділянках заплави. Він полюбає гниючу деревину, тому ручним розбиранням проб чисельність виду встановити складно. Це справедливо і у відношенні ковалика чорнохвостого *Ampedus balteatus*.

Таким чином, найрізноманітнішим у видовому відношенні є комплекс дротянок прируслової заплави, а в міру просування в глиб заплави відбувається збідніння комплексу. У центральній і притерасній заплаві особливого значення набувають види, які віддають перевагу гниючій деревині як середовищу існування. При зростанні інтенсивності лугового та болотного процесів розвиток ґрунтових личинок жуків-коваликів пригнічується.

15.3.6. Личинки пластинчастовусих жуків (*Scarabaeidae*)

Ще більше, ніж у дротянок, проявляється прихильність личинок пластинчастовусих жуків до прируслової і центральної заплави. У притерасній заплаві у важких за механічним складом і вологих ґрунтах ці тварини зовсім не зустрічаються. У заплаві р. Самара нами зустрінуті три види личинок пластинчастовусих (табл. 67). У прируслової і центральної заплави трапляються личинки західного травневого хруща *Melolontha melolontha*. Личинки живляться корінням деревних і чагарникових рослин, віддають перевагу ділянкам, що добре прогріваються, і уникають сильно затінених і сильно задернілих ділянок. На півдні ареалу зустрічаються як на піщаному, так і на чорноземному ґрунті (Медведев, 1954). У Присамар'ї вид трапляється в лісах на пристіні і на арені. Мезофільний вид. При обстеженні штучних лісів степової зони України А. Г. Топчієв (1960) установив, що цей вид зустрічається тільки в підзоні середньогумусного звичайного чорнозему в сухуватих, свіжуватих і почасти у свіжих позиціях зволоження. Личинки розповсюджені як у відкритих місцях, так і під пологом лісу. Хрущ уникає селитися в деревостанах із нормальним і зниженим світловим режимом із чагарниковим підліском (Топчиев, 1960). За даними А. Г. Топчієва, виліт хруща починається з другої половини травня. Закінчується в червні, рідко в липні. У літню пору личинки хруща концентруються в шарі 10–20 см, рідко зустрічаються в шарі 20–30 см. У зимовий час личинки мешкають на глибині 60–70, рідше – 80–90 см (Топчиев, 1960).

Тільки в прируслової заплаві зустрінуті личинки весняного коренегриза *Miltotrogus vernus*. Личинки цього виду віддають перевагу чорноземним ґрунтам. В умовах Присамар'я вид зустрічається в степових угрупованнях на плакорі, у байрачних і пристінних лісах. Уникає гігрофільних та ультрагігрофільних біотопів. У діапазоні від мезоксерофільних до мезогігрофільних гігротопів до умов вологості не дуже чутливий. У центральній заплаві зустрічаються личинки червеневого хруща – *Amphimalon solstitialis*, які віддають перевагу сухим відкритим просторам з рослинністю степового типу, але зустрічається і в лісах – на узліссях і вирубках (Медведев, 1952). На півночі ареалу віддає перевагу піскам, у більш південних районах мешкає в чорноземі, на пісках надлугових річкових терас, де зустрічається в зарослих ділянках з темноколірним ґрунтом, переважно в улоговинах. Не уникає також солонців, але на надмірно зволжених ділянках відсутній. У Присамар'ї личинки зустрічаються на плакорі, у байраку, на пристіні і на арені.

15.3.7. Личинки двокрилих (Diptera)

Личинки двокрилих комах представлені рядом родин (табл. 65), які відрізняються сукупністю морфологічних і екологічних особливостей. У трофічному відношенні двокрили можуть бути розподілені на п'ять груп – фітосапрофаги, зіскрібачі, мікрофаги, міцетофаги та хижакі (табл. 66).

До числа фітосапрофагів належать Tipulidae, Bibionidae, мікрофагами є Stratiomyidae, хижацький спосіб харчування властивий Asilidae, Dolichopodidae, Rhagionidae, Tabanidae і Therevidae. У цілому личинки двокрили пов'язані з підстилкою та верхніми ґрунтовими горизонтами.

Таблиця 65

Чисельність личинок двокрилих (Diptera) заплави р. Самара (в екз./м²)

Родина	Приуслова	Центральна	Притерасна
Asilidae	–	0,60	0,66
Bibionidae	–	–	7,40
Dolichopodidae	1,33	2,83	0,83
Rhagionidae	1,07	0,83	1,18
Stratiomyidae	1,37	1,43	1,06
Tabanidae	3,27	1,80	2,35
Therevidae	4,91	1,26	1,00
Tipulidae	–	4,44	7,83

Така закономірність характерніша для фітосапрофагів. Хижі форми можуть досягати високої чисельності і в ґрунтовій товщі (Novemeyer, 1984).

Хижі форми личинок двокрилих найчисельніші в приусловій заплаві, їх значно менше у центральній і найменше – у притерасній. Приусловій заплаві віддають перевагу представники родин Therevidae і Tabanidae, центральній заплаві – Dolichopodidae, а представники родини Rhagionidae практично рівномірно розподілені по всій заплаві.

Мікрофагів Stratiomyidae часто можна знайти в підстилці заплавного лісу. Ці тварини частіше зустрічаються в центральній заплаві, але вони не рідкісні і в приусловій і притерасній її частинах.

У центральній і притерасній заплаві зустрічаються фітосапрофаги Tipulidae і Bibionidae. Ці тварини воліють до гігрофільних та ультрагігрофільних місцеперебувань. Для личинок Bibionidae відома здатність сягати високої (до декількох сотень екземплярів на квадратний метр) чисельності населення, що дозволяє їм швидко переробляти велику кількість підстилки за короткий час. Стрімке зростання чисельності личинок звичайно спостерігається восени, чому передую порівняно холодне літо з великою кількістю опадів. Поряд з личинками Bibionidae часто спостерігається зростання чисельності личинок Tipulidae, які також відомі як ефективні сапрофаги-гумусоутворювачі. Ці групи личинок двокрилих разом з дощовими черв'яками виконують важливу функцію по розкладанню лісової підстилки та утворенню гумусу.

Таким чином, таксономічне та екологічне розмаїття личинок двокрилих комах зростає при просуванні вздовж заплави від приуслової до притерасної її частини. Абсолютне лідерство в приусловій заплаві належить хижим формам личинок двокрилих комах. У центральній заплаві лідерство ще залишається за хижакіми, але

значення сапрофагів стає дуже помітним і в притерасній заплаві лідерство переходить до фітосапрофагів.

Таблиця 66

**Трофічні групи ґрунтових личинок двокрилих (Diptera)
(за Novemeyer, 1984, зі змінами Frouz, 1999)**

Трофічні групи	Спосіб харчування	Споживана їжа	Родина двокрилих
Фітосапрофаги (Phytosaprophages)	Споживають великі шматочки рослинних тканин (живі або мертві), включаючи зв'язану мікрофлору та шматочки ґрунту	Мертві або живі рослинні тканини, листя, коріння, підстилка	Trichoceridae, Tipulidae, Limoniidae (частина), Bibionidae, Sciaridae, Scatopsidae
Зіскрібачі (Surface scrapers)	Зіскрібають із поверхні рослинної підстилки харчові шматочки	Асоційована з підстилкою мікрофлора, гриби, водорості, найпростіші, нематоди, органічний детрит	Lonchopteriade Phoridae (частина), Drosophilidae (частина), Otiitidae, Lauxanidae, Fannidae
Мікрофаги (Microphages)	Споживають чітко оформлені харчові частки в ґрунті	Гриби, водорості, мохи, найпростіші, нематоди, органічний детрит	Chironomidae, Ceratopogonidae (частина), Stratiomyidae
Міцетофаги (Mycetophages)	Споживають гіфи грибів	Гриби	Cecidomyiidae
Хижачки (Predators)	Хижацтво	Ґрунтові олігохети, інші ґрунтові комахи, особливо личинки	Limoniidae (частина), Ceratopogonidae, (частина), Empidoidea, Tabanidae, Rhagionidae, Therevidae, Muscidae, (частина – Phaoninae)

Трофічна структура угруповань личинок двокрилих визначається гідротермічними умовами. Сапрофагія припускає оптимальний рівень вологості підстилки та ґрунту. У більш посушливих умовах хижаки та фітофаги мають певну перевагу, тому що живляться багатими на вологу об'єктами – живими рослинними або тваринними тканинами. Заплаві властивий високий динамізм умов вологості. Розбіжності можуть мати місце в межах від повного затоплення в період повеней до високого ступеня сухості легкого ґрунту в прирусловій заплаві в другу половину літа. Очевидно, що тільки сапрофаги з коротким життєвим циклом мають змогу заселити цю ділянку. Центральна заплава мозаїчна за умовами перебування, тому там можуть знаходити сприятливі умови представники різних трофічних груп ґрунтових личинок двокрилих. У притерасній заплаві лімітуючими факторами є надлишок вологи та процес заболочування, до чого добре пристосовані багато личинок-сапрофагів (Гиляров, 1949).

16

ДОЦОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ТА ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ АРЕННИХ ЛІСІВ

16.1. Екологічні умови аренних лісів

Аренні ліси пов'язані переважно з другими піщаними терасами (аренами) рік, що прорізають степову зону (Бельґард, 1971). Як указує О. Л. Бельґард (1971), позазаплавне розташування арен знімає фактори (заплавність і алювіальність), які проявляють себе в короткозаплавних і особливо в тривалозаплавних місцеперебуваннях. При цьому збільшується роль факторів зонального порядку, хоч особливості субстрату (піски) обумовлюють формування тут специфічних мікрокліматичних і ґрунтово-гідрологічних особливостей, що досить чітко відрізняють арени від місцеперебувань плакорного чорноземного степу. Відмінною рисою піщаних відкладень є бідність мінеральними (глина) колоїдами, яка обумовлює рухливість їх під впливом вітру, що нерідко є причиною утворення особливого еолового рельєфу, коли арена складається з дюн (горбкуватостей), що чергуються з улоговинами (зниженнями).

Особливо різко такі дефляційні процеси проявляються на пісках, позбавлених рослинного покриву. Рухливі оголені піски засипають рослини, погрожуючи їх похованням під товщами наносів. Під впливом вітру піщинки можуть засікати соснові культури.

Велике значення для життя рослинності та тварин мають гідрологічні властивості піщаних ґрунтів. Поверхневий стік на пісках майже відсутній, тому що вони, маючи добру водопроникність, швидко проводять опади, що випали, у глибину – до ґрунтових вод. Унаслідок слабкорозвиненої капілярності ґрунтові води в пісках не піднімаються до поверхні і не випаровуються. Крім того, піщані частки, маючи велику теплопровідність, у холодні ночі значною мірою охолоджуються, що сприяє конденсації водяної пари, яка втримується у ґрунтовому повітрі. Такі гідрологічні особливості пісків дозволяють вважати їх накопичувачами вологи порівняно з іншими відкладеннями, які характеризуються більш важким механічним складом (Бельґард, 1971).

Акумуляція вологи в пісках особливо добре помітна у випадках наявності на деякій глибині глинистого прошарку, що є звичайно дном такого своєрідного водонакопичувального «колодязя».

Більш сприятливі гідрологічні властивості пісків, а також пов'язане з ними інтенсивне вилуження створюють умови для поселення на пісках представників

північної флори. Г. Н. Висоцький (1962) з цього приводу говорив, що поява пісків у степовій зоні певною мірою схожа на перехід у більш вологий клімат.

З іншого боку, необхідно відзначити, що більша теплопровідність піщаних часток створює на поверхні в жаркі літні дні досить високі температури. Так, у Самарському бору наприкінці червня о 16-й годині на поверхні оголеного піску відмічалась температура в 54°C. Таке нагрівання є причиною загибелі соснових культур, у яких камбій починає відмирати при температурі 52° С. Якщо додати, що піски, накопичуючи вологу на деякій глибині, мають досить нестійкий режим у верхніх горизонтах, які найчастіше пересихають улітку, то стане зрозуміло, що на підвищених елементах рельєфу арени серед рослинності звичайно панують ксерофіти.

Бідність піщаних ґрунтів мінеральними та органічними колоїдами дає підставу віднести їх до групи малородючих субстратів, хоча південні піски в степу, маючи невелику домішку польового шпату та слюди, багатші пісків підзолистої зони (Бельгард, 1971).

16.2. Дощові черв'яки в угрупованнях ґрунтів арени

16.2.1. Тваринне населення дерново-степових ґрунтів псамофільних степових ділянок арени

Арени, що зазнають інтенсивних процесів дефляції, де можна спостерігати позбавлені рослинного покриву або напівзарослі піски, взагалі ще не мають ґрунтів або процеси ґрунтоутворення тут перебувають у початковій стадії. У тих випадках, коли на пісках спостерігається більш-менш сформований рослинний покрив (звичайно степ псамофільного варіанта), ґрунтовірний процес за своєю спрямованістю подібний чорноземному і відрізняється від нього незначним розвитком гумусового горизонту, слабкою поглинальною здатністю, швидким розкладанням органічних речовин, інтенсивним вилугуванням тощо. Це дозволяє такі ґрунти на пісках, що формуються в умовах атмосферного зволоження, зараховувати до ґрунтів так званого дернового типу (Висоцький, 1962).

Псамофільний степ пред'являє дуже жорсткі вимоги до тваринного населення. Тваринне населення дерново-степових ґрунтів відкритих просторів арени складається в основному з членистоногих – комах та павуків (табл. 67).

Випадки зустрічі одиничних особин дощових черв'яків дуже рідкісні. Дощові черв'яки представлені видом *Allolobophora g. rosea*, що є мешканцем степових зональних угруповань. Однак важко собі уявити, щоб псамофільний степ був місцем постійного проживання цього виду. Вірогідно, дощові черв'яки мігрують із найближчих сприятливіших місцеперебувань у псамофільні біотопи в період після дощів або після рясного випадання роси. Знахідки черв'яків свідчать про їх тісний зв'язок саме з дерновими злаками.

Група сапрофагів у псамофільному степу обмежується дощовими черв'яками. Інші тварини належать або до хижаків, або до фітофагів, для яких сапрофагія може розглядатися тільки як факультативний режим живлення. Безумовно, схильність до хижацтва або фітофагії є однією з адаптацій ксерофільних видів до умов дефіциту вологи (Гиляров, 1970).

Таблиця 67

**Чисельність основних груп ґрунтової мезофауни першої надзаплавної тераси
р. Самара (1991–2004 рр., екз./м²)**

Таксон	Види	А	Б	В	Г	У середнь ому
1	2	3	4	5	6	7
<i>Araneomorpha</i>						
Aranea	Aranea sp. sp.	4,00	22,00	4,50	13,00	8,75
Opiliones	Opilio redicorzevi	–	–	1,00	–	1,00
<i>Crustacea</i>						
Isopoda	Protracheoniscus topcziewi Bor.	–	–	–	7,00	7,00
	Trachelipus rathkii C.L. Koch	–	–	3,00	64,00	15,20
<i>Insecta</i>						
Alleculidae	Alleculidae	1,33	–	–	–	1,33
	Prionychus ater F.	–	16,00	–	–	16,00
Carabidae	Agonum sp.	–	–	1,50	–	1,50
	Carabidae sp.sp.	26,67	–	2,75	11,00	8,52
Curculionidae	Curculionidae sp.sp.	40,00	6,00	1,00	8,00	11,20
Diptera	Asilidae sp. sp.	–	6,00	1,00	–	3,50
	Diptera sp. sp.	2,67	–	–	–	2,67
	Dolichopodidae sp. sp.	–	–	–	1,00	1,00
	Limoniidae sp. sp.	–	–	–	1,00	1,00
	Rhagionidae sp. sp.	–	2,00	1,00	3,00	1,75
	Stratiomyidae sp. sp.	–	8,00	1,00	–	2,40
	Tabanidae sp. sp.	–	–	1,00	6,00	2,00
	Therevidae	–	2,00	3,00	–	2,80
Tipulidae sp. sp.	–	–	2,50	–	2,50	
Elateridae	Adrastus limbatus F.	–	–	5,00	3,00	4,33
	Agrypnus murinus	4,00	–	2,00	2,00	2,67
	Ampedus balteatus (L.)	–	2,00	–	2,00	2,00
	Anostrius globicollis (Germ.)	–	–	1,00	–	1,00
	Athous haemorrhoidalis F.	–	–	–	4,50	4,50
	Cardiophorus rufipes Goeze.	–	4,00	1,00	–	2,00
	Dalopius marginalis	–	–	1,00	1,00	1,00
	Ectinus aterrimus (L.)	–	–	1,00	–	1,00
	Prosternon tessellatum L.	1,33	2,00	–	–	1,67
	Selatosomus cruciatus (L.)	–	–	1,00	–	1,00
Lepidoptera	Lepidoptera sp. sp.	–	5,00	4,33	–	4,50
Raphidioptera	Raphidiidae sp. sp.	–	–	1,00	–	1,00
Scarabaeidae	Amphimalon solstitialis Hrbst.	–	–	1,00	–	1,00
	Cetonia aurata L.	–	4,00	–	–	4,00
	Melolontha melolontha L.	1,33	–	–	5,00	3,17
	Serica brunnea L.	–	3,00	1,80	3,00	2,14
Silphidae	Silpha (Xylodrepa) quadripunctata L.	–	–	4,50	–	4,50
	Silpha carinata Hbst.	–	–	1,00	1,00	1,00

Закінчення таблиці 67

1	2	3	4	5	6	7
Staphilinidae	Othius melanocephalus Grav.	–	–	3,00	–	3,00
	Othius punctulatus Goeze	–	–	3,00	–	3,00
	Staphilinidae sp. sp.	11,67	–	2,33	7,50	5,61
Tenebrionidae	Cylindronotus britannicus	–	2,00	–	–	2,00
	Tentredenidae sp. sp.	1,33	–	–	–	1,33
	Uloma culinaris L.	–	3,00	–	–	3,00
<i>Mollusca</i>						
Mollusca	Cochlicopa lubrica (Mull.)	–	–	3,00	–	3,00
	Cochlodina laminata (Mont.)	–	–	1,00	–	1,00
	Euomphalia strigella (Drap.)	–	3,00	4,50	–	4,20
	Mollusca sp. sp.	–	–	–	3,50	3,50
	Nesovitrea petronella (L. Pfr)	–	–	4,00	–	4,00
	Succinea oblonga (Drap.)	–	–	4,50	–	4,50
	Vitrina pellucida (Mull.)	–	–	4,25	–	4,25
<i>Myriapoda</i>						
Diplopoda	Brachyiulus jawlowskii (Lohmander, 1928)	–	2,00	–	2,00	2,00
	Megaphyllum kievense (Lohmander, 1928)	–	2,00	7,00	–	5,33
	Megaphyllum rossicum (Timotheew, 1897)	–	4,00	10,50	6,50	7,60
	Megaphyllum sjelandicum (Meinert, 1868)	–	2,00	12,00	5,50	7,40
	Rossiulus kessleri (Lohmander, 1927)	–	5,00	4,00	2,00	4,00
	Sch. dmitriewi (Timotheew, 1897)	–	–	1,50	5,00	2,67
Geophilomorpha	Arctogeophilus macrocephalus Folkmanova, Dobroruka, 1960	–	10,00	3,00	2,00	4,20
	Geophilus proximus C.L. Koch	–	–	–	1,00	1,00
	Pachimerium ferrugineum C.L. Koch	–	6,00	3,00	3,00	4,00
Lithobiomorpha	Monotarsobius aeruginosus L.K.	–	–	1,00	3,50	2,25
	Monotarsobius curtipes C.K.	–	–	7,50	9,50	8,17
<i>Oligohaeta</i>						
Enchytraeidae	Enchytraeidae sp. sp.	–	2,00	7,75	45,00	17,57
Lumbricidae	Allolobophora c. trapezoides (Savigny, 1826)	–	–	2,50	7,00	4,00
	Allolobophora r. rosea (Savigny, 1826)	2,00	2,00	2,00	7,00	3,67
	Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)	–	–	8,00	2,00	6,80
	Dendrodrilus r. tenuis (Eisen, 1874)	–	–	1,00	–	1,00
	Eiseniella t. tetraedra (Savigny, 1826)	–	–	–	3,00	3,00
	Octodrilus transpadanus (Rosa, 1884)	–	–	3,75	5,00	4,00
<i>Усього</i>		93,67	80,50	58,96	152,1	112,48

Умовні позначки: А – псамофільний степ; Б – бір; В – субір; Г – перелісок (колок)

Домінуючою групою серед ґрунтових тварин є личинки жуків-слоників (Curculionidae sp.sp.) (рис. 49). Ці тварини – фітофаги. У просторі розподілені контагіозно, у місцях виплоду личинок їх щільність може сягати 40 екз./м². Наступними за жуками-слониками за рівнем значущості в комплексі ґрунтових тварин є жуки-жужелиці (Carabidae sp.sp) та коротконодкрилі жуки (Staphilinidae sp. sp.).

Ці групи, а також личинки Diptera, жуки-ковалики (Elateridae) і павуки формують трофічну групу хижаків. Факт тісних міграційних контактів із навколишніми лісовими ценозами та псамофільним степом підтверджується даними про видовий склад личинок жуків-коваликів. Вони представлені коваликом сірим (*Agropygnus turinus*) і коваликом шаховим (*Prosternon tessellatum*), які є мешканцями лісових ценозів і зрідка зустрічаються на відкритих ділянках без лісу. В аренних біогеоценозах ковалик сірий зустрічається досить часто (субір і березово-осикові переліски в зниженнях рельєфу). Ковалик шаховий зустрічається в борових угрупованнях на арені. До групи фітофагів, крім личинок жуків-слоників, належать личинки пилкоїдів (*Alleculidae*), чорнотілок (*Tenebrionidae*) і пластинчастовусих жуків (*Scarabaeidae*).

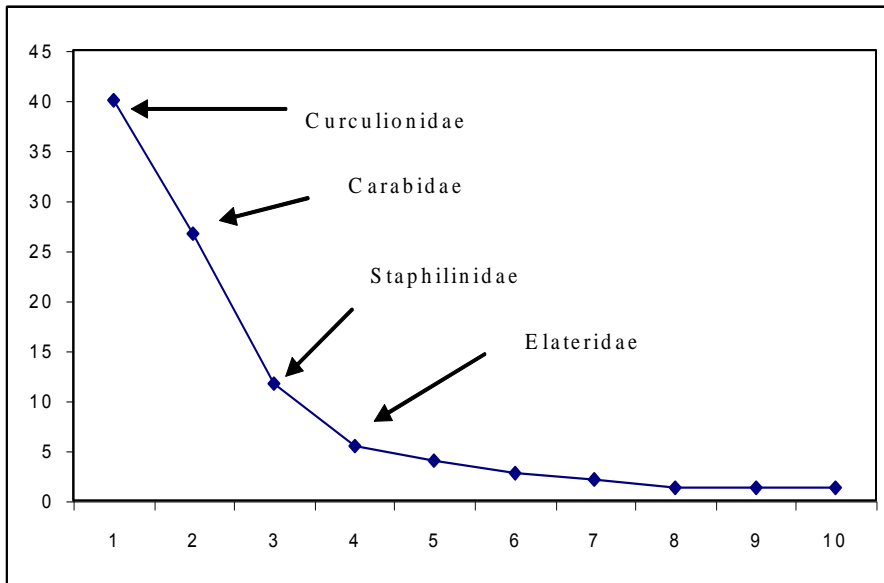


Рис. 49. Структура домінування тваринного населення дерново-степового ґрунту на арені. По осі абсцисс – таксономічні групи в порядку зменшення чисельності; по осі ординат – чисельність населення (екз./м²)

Таким чином, структура тваринного населення дерново-степових ґрунтів дуже нагадує структуру комплексу ґрунтових тваринних степових зональних угруповань, які формуються в чорноземі звичайному. Ознаками екологічної подібності є висока значущість фітофагів і зоофагів у трофічній структурі. Таксономічний склад цих екологічних груп досить подібний у псамофільному степу та степу на лесах і лесоподібних суглинках. Специфічною ознакою псамофільного степу є пригнічений стан комплексу сапрофагів-гумусоутворювачів, що в ході ґрунотвірного процесу проявляє себе в переважанні процесів мінералізації органічних речовин над процесами гуміфікації. Крім того, слід відзначити ефемерний характер комплексу ґрунтових тварин, коли відносно висока чисельність і біомаса угруповань існує дуже короткий проміжок часу. Залежність від фактора міграції істотно впливає на структуру угруповання. Герпетобіоти та хортобіоти мають набагато більше виражену міграційну здатність, а їх роль в угрупованні безхребетних псамофільного степу набагато вища, ніж роль геобіонтів.

16.2.2. Тваринне населення ґрунтів Самарського бору

Нерідко зустрічаються ділянки арени з деяким обважненням механічного складу ґрунту, коли звичайно глинисті піски замінюються супісками різних варіантів, які, маючи трохи більшу родючість, служать субстратом для суборів і навіть судібров. На таких ділянках ґрунти звичайно формуються за чорноземним та луговим типами (Бельгард, 1950).

Схили дюнних горбкуватостей і незамкнутих знижень, де рівень ґрунтових вод перебуває неглибоко від поверхні, складені ґрунтами дерново-глеєвого типу. Замкнуті улоговини сприяють заболочуванню, тому що під торф'янистим шаром звичайно розташована глеєва основа (Бельгард, 1971).

Оглеєння, що часто зустрічається в арених котловинках, може мати переривчастий характер, тому що волога, яка забезпечує процес оглеєння, може з половини літа зникати і, якщо водопроникний шар дуже щільний або вологоємний (щільний сцементований пісок, рудяк, жерства), то для лісової рослинності влітку вологи може не вистачати. За таких умов оглеєння не сприяє збільшенню лісопридатності даного ґрунту (Бельгард, 1971). Арени ліси залежно від ступеня мінералізованості (родючості) розчленовуються на три групи (АВ, В, С), що визначають собою ряди трофогенного заміщення від бідних до відносно багатих едафотопів. Група типів АВ являє собою степові бори (сосняки і березняки); В – степові субори (дубо-сосняки, осичняки, дубняки та сіролозняки) і, нарешті, С – судіброви (сосно-дубняки, дубняки і березові вільшняки).

Структура арених лісів має виражений амфіценоморфічний характер, тому що тут широко розвинені явища остепніння, олуговіння та заболочування. В умовах дюнного ландшафту, де піднесення (дюни) чергуються зі зниженнями (котловинками), формується типовий боровий комплекс. У цьому комплексі позитивні елементи рельєфу зайняті сухими (АВ₀), сухуватими (АВ₁), свіжуватими (АВ₁₋₂) і свіжими (АВ₂) борами, де переважають сосняки, зі степовими та луговими ознаками. У негативних елементах рельєфу (котловинки) формуються вологі (АВ₃), сирі (АВ₄) і мокрі (АВ₅) типи, представлені сосняками та березняками, зі степовими та луговими ознаками. Комплекс борових типів розташований переважно в найвищій ділянці бору, що займає центральну територію Самарського масиву (Бельгард, 1971).

У борі на піщаному ґрунті формується боровий комплекс видів рослин і тварин. Домінуючі групи борового комплексу в умовах піщаних ґрунтів кардинально відрізняються від домінантів тваринного населення дерново-степових ґрунтів. Серед ґрунтових тварин борового комплексу домінуючими групами є пауки, двопарноногі багатоніжки, личинки двокрилих комах і пилкоідів, геофіломорфні багатоніжки (рис. 50).

Комплекс двопарноногих багатоніжок займає домінуюче положення серед ґрунтових тварин за чисельністю та представлений п'ятьма видами. Явних лідерів серед ківсяків у боровому комплексі виділити не можна, чисельність кожного з видів складає 2–4 екз./м². Частіше можна зустріти *Rossiulus kessleri*, також до складу комплексу входять *Megaphyllum sjaelandicum*, *Megaphyllum rossicum*, *Megaphyllum kievense*, *Brachyiulus jawlowskii*. Умови життя для ківсяків у борових угрупованнях арени досить контрастні. З одного боку, характерною рисою соснового бору є наявність потужної рослинної підстилки. У трофічному відношенні хвоя для сапрофагів виступає як не дуже сприятливий трофічний об'єкт. Але потужний шар підстилки має здатність накопичувати вологу, що особливо важливо при нестабільних

гідротермічних умовах асени. Особливо вологонакопичувальні властивості підстилки проявляються в мікрозниженнях рельєфу, де могутніший шар підстилки і менше виражений ефект випаровування вологи. Мікрозниження є місцями, де ківсяки проводять несприятливий денний період. У сприятливий період вони роблять добові

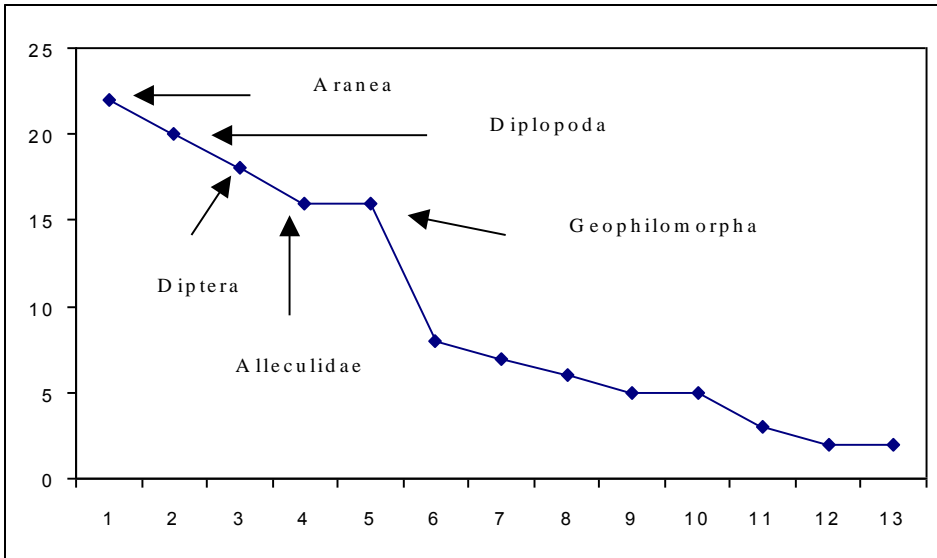


Рис. 50. Структура домінування тваринного населення дерново-борового піщаного ґрунту на асени. По осі абсцис – таксономічні групи в порядку зменшення чисельності; по осі ординат – чисельність населення (екз./м²)

міграції, охоплюючи своєю активністю всю ґрунтову поверхню бору. Повалені стовбури дерев і великі гілки, що лежать на землі, гниючі пні формують також придатні укриття для ківсяків і ряду інших ґрунтових тварин.

Личинки двокрилих комах формують істотну частину комплексу ґрунтових тварин асени. Однак, на відміну від двопарноногих багатоніжок, двокрилі здебільшого пов'язані з дерновиною злакових рослин, що виникає на ділянках, позбавлених покриву лісової підстилки. Найчисленнішими родинами двокрилих комах, личинок яких можна зустріти в асених угрупованнях, є хижі *Asilidae*, *Rhagionidae*, і *Therevidae* і мікрофаги *Stratiomyidae*. Представники родини *Stratiomyidae* часто зустрічаються у хвойній підстилці.

Хижі геофіломорфні багатоніжки представлені двома видами – *Arctogeophilus macrosephalus* і *Pachimerium ferrugineum*.

Молюски представлені наступними видами: *Cochlicopa lubrica* (Mull.), *Cochlodina laminata* (Mont.), *Euomphalia strigella* (Drap.), *Nesovitrea petronella* (L. Pfr), *Succinea oblonga* (Drap.), *Vitrina pellucida* (Mull.). Переважно на асени зустрічається молюск *Cochlodina laminata*, поширений у Європі й Північній Африці (Лихарев, Раммельмейер, 1952).

У знижених ділянках борового масиву і на ділянці асени, що межує з третьою терасою, поширені субори (дубо-сосняки), що утворюють відповідні комплекси суборово-борових або суборово-судібровних типів. Судіброви (сосно-дубняки) іноді тяжіють до ділянок старої заплави, розташованої на стику з асению (Бельгард, 1971).

Самарська асена, незважаючи на своє значне остепніння, безумовно є форпостом поширення в межах степової зони цілого ряду північних рослинних видів і їх сполучень (фітоценозів). Ці фітоценози утворюють ландшафти, що являють собою різкий контраст

із степовою обстановкою, яка оточує бір. Лишайникові сухі бори, бори-зеленомошники із плауном (*Lycopodium clavatum*), торф'яні болітця, вкриті березняками і хирлявою сосною – ось характерні мікроландшафти самарської арени (Бельгард, 1971).

У міждонних котловинках цих арен зростають осичняки, дубняки й рідше березняки, що належать до суборових і судібровних типів.

16.2.3. Еколого-фауністичні комплекси ґрунтів арени р. Самара

За складом домінуючих груп ґрунтової мезофауни серед угруповань арени можна виділити наступні еколого-фауністичні комплекси (табл. 68). Основу тваринного населення арени становить боровий комплекс, представлений двома гігротичними варіантами: мезоксерофільним і ксеромезофільним.

Таблиця 68

Таксономічний склад еколого-фауністичних комплексів арени р. Самара

Дериват борового	Боровий		Болотно-луговий лісовий
	Мезоксерофільний варіант	Ксеромезофільний варіант	
Псамофільний степовий			
Elateridae	Diplopoda	Lumbricidae	Enchytraeidae
Staphilinidae	Diptera	Mollusca	Isopoda
Carabidae	Aranea	Lithobiomorpha	Tipulidae
Curculionidae	Lepidoptera	Silphidae	
	Geophilomorpha	Raphidioptera	
	Scarabaeidae	Opiliones	
	Alleculidae		
	Tenebrionidae		

Мезоксерофільний варіант борового комплексу включає ківсяків, личинок двокрилих комах, павуків, ґрунтових личинок лускокрилих, геофіломорфних багатоніжок, личинок пластинчастовусих, пилкоїдів і чорнотілок. Ксеромезофільний варіант борового комплексу представлений дощовими черв'яками, молюсками, літобіоморфними багатоніжками, мертвоїдами, *Raphidioptera* і косариками. Дериватом борового комплексу є псамофільний степовий комплекс, представлений личинками комах родини ковалики, жужелиці, коротконадкрилі жуки, жуки-слоники. У перелісках (колках) на арені формується специфічний еколого-фауністичний комплекс – болотно-луговий лісовий, у якому домінують енхітреїди, мокриці та личинки комарів-довгоногів.

Еколого-фауністичні комплекси тісно взаємодіють між собою. У конкретному біогеоценозі звичайно можна зустріти представників декількох еколого-фауністичних груп (рис. 51). У ґрунтах псамофільного степу домінує псамофільний степовий комплекс, якому істотно поступається боровий комплекс. Псамофільний степовий комплекс зустрічається і в інших ділянках арени, при цьому його частка досить постійна. Потрібно відзначити, що види, які утворюють псамофільний степовий комплекс саме в псамофільному степу і в інших ділянках арени, можуть змінюватися. Крім того, видове багатство титульних таксономічних груп може збільшуватися. Так,

наприклад, однією з титульних груп псамофільного степового комплексу є личинки жуків-коваликів.

У псамофільному степу зустрічаються *Agrypnus murinus* і *Prosternon tessellatum*. Ковалик *Agrypnus murinus* зустрічається в субору і у колках. Крім псамофільного степу

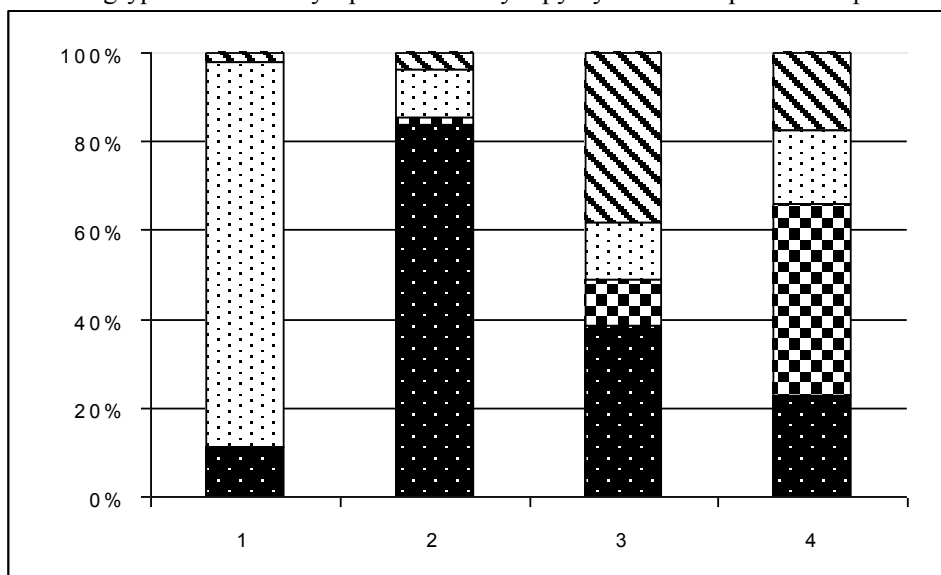


Рис. 51. Розподіл еколого-фауністичних комплексів у різних типах ґрунтів арени. Умовні позначки: 1 – дерново-степові ґрунти; 2 – дерново-борові піщані ґрунти; 3 – дерново-борові супіщані ґрунти; 4 – лучно-болотні лісові ґрунти. Фауністичні комплекси:

⋯ – псамофільний степовий; ■ – боровий, мезоксерофільний варіант; ▨ – боровий, ксеромезофільний варіант; ▨ – болотно-луговий лісовий

Prosternon tessellatum зустрічається ще в бору, в якому до розглянутого комплексу додаються *Ampedus balteatus* і *Cardiophorus rufipes*, у субору – *Anostrius globicollis*, *Dalopius marginalis* і *Ectinus aterrimus*, у колках – *Athous haemorrhoidalis*.

Який сенс включати до складу псамофільного степового комплексу види, що ніколи не зустрічаються у псамофільному степу? Щоб відповісти на це запитання, необхідно заново повторити алгоритм виділення еколого-фауністичних комплексів. У самому терміні «еколого-фауністичний комплекс» поєднуються два аспекти розгляду угруповань тварин: екологічний, котрий відбиває характер взаємозв'язку живих організмів з навколишнім середовищем, і фауністичний, який відбиває факт генетичної єдності представників однієї таксономічної групи. У цьому випадку навколишнє середовище виступає як біогеоценотична цілісність і свої назви еколого-фауністичні комплекси одержують за типом рослинності, з яким представники комплексу найбільше споріднені. Як ідентифікатор рослинності обрана з тих міркувань, що біогеоценоз визначається як екосистема в межах конкретного фітоценозу. Рослинність визначає межі біогеоценозу як спільності організмів, у тому числі й організмів тварин.

Сукупність лімітуючих факторів, які багато в чому визначають специфіку еколого-фауністичних комплексів у межах кожного рослинного угруповання, має свої особливі риси. Так, для псамофільного степу дуже актуальними є дефіцит вологи, висока амплітуда коливань кліматичних умов, сильне переважання процесів

мінералізації органічної речовини над процесами гуміфікації. Як наслідок у псамофільному степу домінують форми, здатні підтримувати тісні відносини із трав'янистою рослинністю як у трофічному відношенні, так і топічному. Це личинки комах, які тісно пов'язані з дерновинами злаків. Фітофагія Elateridae і Curculionidae є засобом компенсації дефіциту вологи. Зоофагія Staphilinidae і Carabidae також може розглядатися як адаптація до дефіциту вологи. Представники Elateridae, Staphilinidae, Carabidae і Curculionidae утворюють стійку функціональну конфігурацію видів, які через сукупність своїх адаптивних особливостей найбільшою мірою порівняно з іншими групами ґрунтових тварин пристосовані до умов перебування в даному типі біогеоценозу. Ця стійка функціональна конфігурація таксономічних груп становить еколого-фауністичний комплекс.

Сукупність таксономічних груп, які становлять еколого-фауністичний комплекс, є цілісним утворенням, що несе на собі відбиток найнапруженіших біогеоценотичних процесів, характерних для певного типу рослинності. Таксономічна група будь-якого статусу, крім характерних морфологічних і фізіологічних особливостей, які виділяють цю групу відносно інших таксономічних груп того ж статусу, характеризується і специфічними екологічними властивостями. Так, наприклад, дощові черв'яки як таксономічна група являють собою певний морфоекологічний тип, відмінний від інших морфоекологічних типів, представлених іншими таксонами, як мокриці, багатоніжки, комахи тощо. Цілісність такого морфоекологічного типу, що відповідає певному таксону, полягає в тому, що всі види в межах такого таксона, незважаючи на своє екологічне розмаїття, характеризуються подібністю більшою мірою, ніж вони подібні в екологічному аспекті будь-якому іншому виду, що цьому таксону не належить. І якщо кожний вид займає певну ділянку екологічного гіперпростору – екологічну нішу виду, то об'єднання екологічних ніш видів у межах одного таксона формує екологічну нішу цього таксона.

За принципом Гаузе екологічно близькі види повинні розходитися в екологічному просторі щонайменше уздовж однієї осі цього простору. Ця вісь буде мірою екологічної розбіжності видів у межах одного таксона. Проекції екологічних ніш видів у площині, ортогональній цій осі розбіжності, будуть збігатися і формувати характерну область, де всі види цього таксона матимуть співпадаючі екологічні властивості. Саме ця обставина створює загальний знаменник, що дозволяє об'єднати види одного таксона в один морфоекологічний тип, а близьку сукупність таксонів – в еколого-фауністичний комплекс. Характерна область таксона відбиває його сукупний адаптивний потенціал і належить всім його видам. Очевидно, нові види в інтервалі таксона, які можуть бути зустрінуті в інших місцях перебування, можуть відрізнятись від тих, котрі дозволили встановити приналежність таксона до відповідного еколого-фауністичного комплексу. Але ці розбіжності будуть відбуватися уздовж відповідної осі, а характерна область залишатиметься інваріантною.

Очевидно, що таксономічний склад еколого-фауністичних комплексів має географічні і ландшафтні обмеження та масштабну прив'язку. Це означає, що, наприклад, ковалики належать до складу псамофільного степового комплексу тільки в межах аренних місцях перебувань. При зміні масштабу розглядання склад еколого-фауністичних комплексів і статус таксонів, які його формують, будуть змінюватися. Наприклад, для водних угруповань характерним є еколого-фауністичний комплекс риб, для суші – еколого-фауністичний комплекс павуків і комах, а для повітряного середовища – птахів і метеликів.

17

РОЗМАЇТТЯ І СТІЙКІСТЬ У ПРОСТОРИ
УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ17.1. Стійкість, еластичність
і реактивність систем

Екологічні системи зазнають впливу факторів зовнішнього середовища. Їх реакція на пертурбації характеризується якісно поняттям «стабільність», що відбиває відповідь системи на пертурбації (повертається система у вихідний стан після пертурбації чи ні?). Крім того, існує кількісна характеристика – еластичність системи, що вимірює, як швидко відбувається повернення у вихідний стан після пертурбації (Holling, 1973; Beddington et al., 1976; Harrison, 1979; DeAngelis, 1980; Pimm, 1979, 1984). Теоретичні та експериментальні роботи в екології були спрямовані на вивчення впливу на еластичність екосистемних характеристик, таких як потік енергії (O'Neill, 1976; DeAngelis, 1980), кількість і кругообіг поживних речовин (Harwell et al., 1977; DeAngelis, 1980; DeAngelis et al., 1989; Cottingham, Carpenter, 1994; Loreau, 1994), стохастичність умов навколишнього середовища (Ives, 1995), довжина трофічних ланцюгів (Pimm, Lawton, 1977; Vincent, Anderson, 1979; DeAngelis et al., 1989; Carpenter et al., 1992; Cottingham, Carpenter, 1994), вплив фітофагів (Lee, Inman, 1975) і тварин із широкими трофічними режимами (Pimm, Lawton, 1978; Pimm, 1979).

Запропоновано велику кількість індексів для вимірювання еластичності екосистем (Jordan et al., 1972; Pimm, Lawton, 1977; DeAngelis, 1980). Найчастіше зустрічається і досить просто може бути обчислений індекс, що ґрунтується на власних числах матриці, яка характеризує динаміку системи поблизу рівноваги (Neubert, Caswell, 1997).

Розглянемо лінійну систему:

$$\frac{dx}{dt} = A * x, \quad x(0) = x_0, \quad (1)$$

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

$$x(t) = e^t x_0. \quad (2)$$

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

Через те що швидкість асимптотичного зменшення x пропорційна степені $1/e$ в часовому інтервалі $-1/\text{Re}(\lambda_1(A))$, Pimm і Lawton (1977) використали зазначений інтервал як міру часу повернення до стаціонарного рівноважного стану. Таким чином, еластичність (Resilience) визначається як:

$$\text{Resilience} \equiv -1/\text{Re}(\lambda_1(A)), \quad (3)$$

є асимптотичною апроксимацією швидкості згасання пертурбації лінійної системи (1). При більшій еластичності пертурбації загасають швидше. Еквівалентна версія для дискретної системи (3) широко використовується в екологічних дослідженнях (Beddington et al., 1976; Pimm, Lawton 1977, 1978; Harwell, Ragsdale, 1979; Pimm, 1979, 1982, 1984; Vincent, Anderson, 1979; DeAngelis, 1980; Harwell et al., 1981; Armstrong, 1982; DeAngelis et al., 1989; Nutrient dynamics ..., 1989; Resilience and resistance ..., 1992; Nakajima, 1992; Cottingham, Carpenter, 1994; Loreau, 1994).

Еластичність, обчислена за допомогою найбільшого за модулем власного числа матриці A (3), є асимптотичною властивістю, що відбиває швидкість загасання пертурбації із часом. Короткочасна поведінка системи відразу після пертурбації при цьому ігнорується. Виникає питання, чи відбиває адекватно асимптотична поведінка відповідь на вплив? Через коротку тривалість більшості екологічних експериментів швидкоплинні ефекти переважають при спостереженнях за реакцією екосистем на пертурбації. Крім того, швидкоплинні реакції системи можуть бути так само важливі, як і тривала асимптотична поведінка. Навіть стабільна еластична система в перший період після пертурбації може поводитися досить драматично і контрінтуїтивно. Навіть якщо пертурбація згодом загасає, її розмір може швидко збільшуватися в початковий період реакції системи. Швидкоплинні зміни не є результатом нелінійності системи, хоча нелінійність може підсилювати ефект (Neubert, Caswell, 1997).

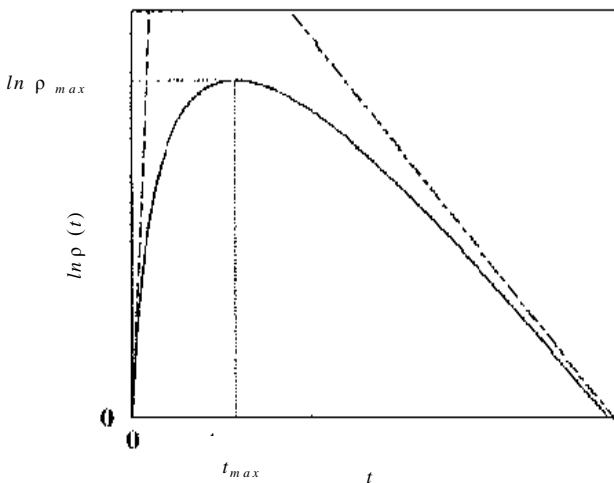


Рис. 48. Динаміка системи після виведення з рівноважного стану і характеристики, що описують стійкість системи (за Neubert, Caswell, 1997):

Натуральний логарифм відхилення системи від рівноважного стану ($\rho(t)$, суцільна лінія). Нахил кривої $\ln \rho(t)$ при $t \rightarrow 0$ є реактивністю системи (штрихлінія ліворуч від вигину кривої). Нахил кривої $\ln \rho(t)$ при $t \rightarrow \infty$ є еластичністю системи (штрихлінія праворуч від вигину кривої). t_{max} і $\ln \rho_{max}$ позначають положення максимального збування системи після відхилення її з рівноважного стану

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

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

де A – матриця, що складається з коефіцієнтів системи лінійних рівнянь. Якщо $\lambda_1(A) < 0$, а $\lambda_1((A+A^T)/2) > 0$, то система є стійкою, але реактивною. Тому пертурбації, не настільки важливо, якими малими за розмірами вони є, перш ніж загинути, будуть збільшуватися.

Реактивність є мірою поведінки системи при $t \rightarrow 0$ і в такий спосіб доповнює еластичність, що є мірою поводження системи при $t \rightarrow \infty$. Якщо система є реактивною, то після виведення з рівноважного стану величина відхилення буде збільшуватися. Це відхилення характеризується максимальною величиною і часом його досягнення. На рисунку 48 показано співвідношення між основними характеристиками стійкості системи (еластичністю, реактивністю, максимальною амплітудою відхилення і часом її настання). З рисунка видно, що еластичність і реактивність є мірами, які визначають амплітуду відхилення системи в нерівноважному стані. Еластичність чисельно збігається з нахилом траєкторії системи при прагненні часу до нескінченності. Реактивність чисельно збігається з нахилом траєкторії поведінки системи при прагненні часу до нуля.

Стійкість динаміки системи може розглядатися в часовому і просторовому аспектах. Особливість динаміки в часі полягає в тому, що часовий фактор є односпрямованим (час змінюється з минулого в майбутнє). Для просторових градієнтів такої векторності не задано. Певним є значення функції в просторі, а напрямок зміни цієї функції може бути обраний довільно.

17.2. Динамічні властивості екологічних систем

Динаміка в часі і просторі може розглядатися як складне явище, що містить наступні складові (Кендалл, Стьюарт, 1976):

- тренд, або систематичний рух;
- коливання щодо тренду з більшою або меншою регулярністю;
- ефект сезонності;
- «випадкову», або «несистематичну», або «нерегулярну» компоненту.

Фактично більша частина традиційної теорії часових рядів присвячена аналізу даних, заснованому на розкладанні даних на зазначені компоненти і подальше окреме вивчення останніх. Однак із того, що ряд можна уявити як суму зазначених компонентів, не витікає, що останні відповідають незалежно діючим системам.

Найлегшим для виявлення, виділення і вивчення є ефект сезонності. Тут ми маємо справу зі змінами, що накладаються на систему якимось циклічним механізмом, зовнішнім стосовно механізмів, які визначають поведінку системи. У часовому аспекті це зміни протягом року, дня, місяця. У просторовому аспекті це зміни, які спостерігаються уздовж лінії припливу, вздовж дюнных горбкуватостей тощо.

Під трендом розуміють якусь стійку, систематичну зміну протягом довгого періоду. Яки би великим не був ряд, ми ніколи не зможемо бути впевненими, що тренд не є частиною повільного коливального процесу. Таким чином, залежно від масштабів розглядання явища спрямований тренд може перетворюватися на періодичні зміни і навпаки. У багатьох випадках ці два типи динаміки викликані зовнішніми стосовно системи факторами. Стосовно екологічних систем їх можна віднести до категорії факторів, що визначають щільність популяцій (Бигон и др., 1989). Рівень чисельності популяцій угруповань, а значить і його динаміка, визначаються всіма факторами і процесами, що впливають на популяцію, як залежними, так і не залежними від щільності.

Виділивши тренд і сезонні (періодичні) зміни, ми зіштовхнемося з рядами, що являють флуктуації більш-менш регулярного типу. Залишкові ряди можуть бути систематичними в тому розумінні, що їх значення можна уявити у вигляді функції від часу (просторової координати). Такі флуктуації називаються систематичними і їх відносять до коливань. Іншим типом флуктуацій є вибірка з деякої однорідної випадкової генеральної сукупності, що називається несистематичним компонентом. Наявність систематичної флуктуації обумовлена регулюванням динаміки системи

(Кендалл, Стьюарт, 1976). Регулювання означає наявність у популяції тенденції знижувати чисельність при перевищенні певного рівня і збільшувати її, коли цей рівень не досягнутий. З погляду стійкості угруповань як цей рівень виступає рівноважний розподіл чисельностей популяцій, що становлять угруповання. Мова йде про тенденції, тому що існує можливість для контрінтуїтивної поведінки системи – після виведення з рівноважного стану вона деякий період продовжує усе сильніше віддалятися від стану рівноваги, і тільки після цього починає повернення в нього.

17.3. Просторова складова динаміки угруповань ґрунтових тварин

17.3.1. Алгоритм визначення просторової стійкості угруповання

Розглянемо питання про просторову стійкість комплексів ґрунтових безхребетних. Для його вирішення були відібрані ґрунтово-зоологічні проби уздовж трансекти на правому березі р. Самара (чорнокленова діброва, 75 проб) (Жуков, 2000; 2001), у заплаві р. Самара (100 проб) (Жуков, 2000; 2002) і в степу (48 проб, Жуков, 2005). Вивчення динаміки угруповань дозволяє розкрити взаємозв'язки, які існують між елементами екологічної системи. Наявність зв'язку і його кількісна характеристика можуть бути також установлені при вивченні просторового розміщення тварин. При цьому вважається, що ступінь екологічного зв'язку між тваринами обернено пропорційний відстані між ними: чим менша відстань між зустрічами або частіше разом зустрічаються тварини, тим імовірнішим стає зв'язок між ними. Якісний характер і механізм зв'язку за допомогою такого підходу встановити складно. Однак такий підхід є досить результативним при аналізі кількісної динаміки угруповань.

Початковим етапом аналізу є виділення тренду та систематичної флуктуації. Динаміка тренду може бути проаналізована різними методами залежно від завдань дослідження (засобами факторного, кластерного, дискримінантного або інших видів аналізу). Далі виконується числове диференціювання систематичної флуктуації. Наближенням швидкості зміни чисельності (похідної функції чисельності тварини) можна вважати різницю чисельностей у двох сусідніх точках простору. За допомогою регресійного аналізу динаміку угруповань можна охарактеризувати в такий спосіб:

$$\begin{aligned}x_1(t+1) &= a_1 + b_{11}x(t) + \dots + b_{1n}(t) + \varepsilon_1(t), \\x_2(t+1) &= a_2 + b_{21}x(t) + \dots + b_{2n}(t) + \varepsilon_2(t), \\&\dots \\x_m(t+1) &= a_m + b_{m1}x(t) + \dots + b_{mn}(t) + \varepsilon_n(t),\end{aligned}$$

де a_n – константа; b_{mn} – коефіцієнт регресії, що вказує середню силу впливу чисельності виду m на швидкість зміни чисельності виду n ; $\varepsilon_n(t)$ – «помилка», або мінливість, що не може бути описана в рамках регресійної моделі. Коефіцієнти регресійної моделі становлять матрицю, що описує динаміку системи, на підставі якої можна вивчити її стійкість.

Для проведення аналізу види ґрунтових тварин були ранжирувані за ступенем зменшення їх чисельності. Попередньо було проведено згладжування даних, обчислене на основі розподілу Гаусса з вікном пропуску 3. Власне кажучи, метою проведеної процедури є встановити зв'язок між швидкістю зміни функції (похідної від чисельності

виду тварини в просторі) і аргументами функції, якими є чисельність тварин. Інакше ця процедура може бути охарактеризована як числове диференціювання.

Подальшим етапом аналізу виступає власне регресійний аналіз між швидкістю зміни чисельності тварин і самою чисельністю. Першим кроком є обчислення коефіцієнтів регресійної залежності для перших двох видів, потім трьох, чотирьох тощо. У такий спосіб можна одержати залежності для умовно спрощених систем, що складаються із двох, трьох, чотирьох і т. д. видів. Умовність полягає в тому, що інші види реально входять у систему, але в розрахунок стійкості системи інформація про них не приймається. Коефіцієнти систем регресійних рівнянь утворюють матрицю, що описує просторову динаміку ґрунтових тварин. Власне значення, максимальне за модулем речовинної частини, характеризує стійкість системи.

17.3.2. Аналіз стійкості модельного угруповання

Перш ніж застосувати описаний алгоритм для вивчення реального угруповання, проведено аналіз можливості застосування на модельній системі, що складається із трьох елементів (видів). Динаміка модельного угруповання, що складається із трьох видів, описується системою рівнянь:

$$\begin{pmatrix} x1_{i+1} \\ x2_{i+1} \\ x3_{i+1} \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} a_{0,0} \cdot x1_i + a_{0,1} \cdot x2_i + a_{0,2} \cdot x3_i + md(0.2) \\ a_{1,0} \cdot x1_i + a_{1,1} \cdot x2_i + a_{1,2} \cdot x3_i + md(0.2) \\ a_{2,0} \cdot x1_i + a_{2,1} \cdot x2_i + a_{2,2} \cdot x3_i + md(0.2) \end{pmatrix},$$

де $x1$, $x2$ і $x3$ – чисельність видів; i – номери періодів (часових або просторових); $a_{i,j}$ – коефіцієнти; $md(0.2)$ – випадковий шум з амплітудою від 0 до 0,2. Початковими значеннями для перемінних $x1$, $x2$ і $x3$ прийняті значення 0,1, 0,2 і 0,4 відповідно. Числові значення коефіцієнтів $a_{i,j}$ обрані довільно і задані матрицею

$$a := \begin{pmatrix} -0.2 & 0.3 & -0.15 \\ 0.2 & -0.3 & 0.1 \\ 0.2 & 0.1 & -0.2 \end{pmatrix}.$$

Максимальне власне число цієї матриці має значення $-0,044$, це свідчить, що стаціонарний стан цієї системи є стійким.

На рисунку 53 показана поведінка системи після виведення її зі стану рівноваги. Початкові умови не є рівноважними, тому даний випадок можна розглядати як поведінку системи після виведення її зі стану рівноваги. З рисунка видно, що реакція на зовнішній вплив швидко згасає та система повертається у рівноважний стан.

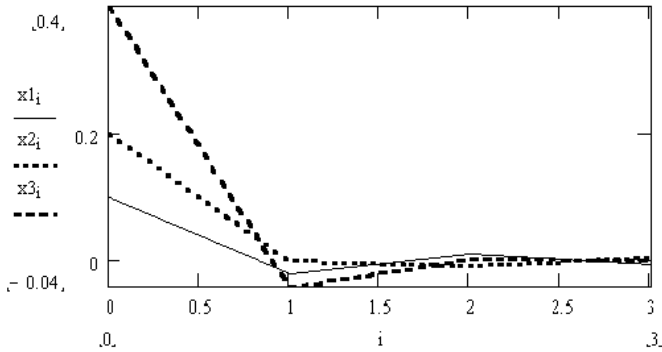


Рис. 53. Динаміка системи після виведення з рівноважного стану: по осі абсцис – часові кроки; по осі ординат – чисельність видів

Регресійний аналіз дозволяє відтворити вихідні коефіцієнти матриці, що описує поведінку системи. У числовому експерименті вони дорівнювали:

$$\begin{pmatrix} -1,205 & 0,079 & -0,21 \\ 0,219 & -1,57 & 0,069 \\ 0,298 & -0,038 & -1,292 \end{pmatrix}.$$

Як бачимо, всі елементи матриці a , за винятком діагональних елементів, досить близькі до тих, які знайдені в числовому експерименті. Точність отриманих оцінок тим вища, чим менший зовнішній шумовий вплив. Якщо шумовий вплив прийняти рівним нулю, то можна одержати точно співпадаючі оцінені та реальні значення. Діагональні значення занижені рівно на одиницю. Додатковий доданок у регресійних коефіцієнтах -1 виникає через математичну природу досліджуваної моделі. Між членами послідовності, які розташовані поряд, існує негативна автокореляція, що і призводить до виникнення доданка -1 . До реального зв'язку між змінними цей доданок відношення не має. Тому при проведенні аналізу реальної системи слід внести виправлення, додавши до діагональних елементів оцінної матриці рівно одиницю.

17.3.3. Стійкість угруповань ґрунтових безхребетних чорнокленової діброви

Для проведення оцінки просторової складової стійкості угруповань ґрунтових тварин дані про чисельність попередньо логарифмувалися. Результати процедури згладжування показані на рисунку 54.

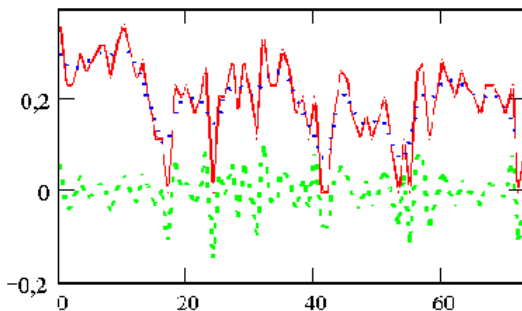


Рис. 54. Згладжування даних про чисельність дощового черв'яка *Octolasion lacteum* у чорнокленовій діброві: Q1 – вихідні дані (попередньо логарифмовані); K – дані після згладжування за Гауссом; Q – різниця вихідних даних і результатів згладжування. По осі абсцис – номери проб; по осі ординат – чисельність, екз./проба

Подальшому аналізу стійкості піддаються згладжені дані. Наступним етапом є числове диференціювання отриманого ряду чисел. Потім знаходиться регресійна залежність між похідною від чисельності ґрунтових тварин щодо лінії тренду і самою чисельністю щодо лінії тренду. Ця процедура є ітеративною, спочатку регресійний аналіз проводиться для двох перших видів (види ранжирувані за чисельністю), потім для трьох, чотирьох тощо. У такий спосіб отримані $n-1$ матриць, що характеризують динаміку угруповань з n видів. Регресійна модель описує для різних видів і для різного числа видів 85–90 % дисперсії досліджуваної змінної. Приклад матриці для угруповань із чотирьох видів наведений у таблиці 69. Цей приклад досить типовий, і в ньому видно деякі особливості динамічних матриць. Важлива особливість – це те, що всі діагональні елементи є негативними і мають відносно високі значення за модулем. Діагональні елементи матриці характеризують вплив чисельності виду в певній точці простору на швидкість її зміни в найближчій околиці цієї точки. Таким чином, значна роль діагональних елементів свідчить про важливість саморегулювальних механізмів видової динаміки в динаміці угруповань. Так, у зміні чисельності *O. lacteum* (Orley) і *Enchytraeidae* sp. sp. саморегуляція є провідним чинником динаміки, тому що діагональні елементи для цих видів значно переважають за модулем порівняно з іншими. Швидкості зростання чисельності дощового черв'яка *A. rosea* (Sav.) сприяють личинкові фази *Curculionidae* sp. sp. Для швидкості зростання *Curculionidae* sp. sp. стимулом є присутність представників *Enchytraeidae* sp. sp.

Таблиця 69

Матриця, що характеризує динаміку угруповань із чотирьох видів

Види тварин	<i>O. lacteum</i>	<i>A. rosea</i>	<i>Enchytraeidae</i> sp. sp.	<i>Curculionidae</i> sp. sp.
<i>O. lacteum</i>	-0,19	0,06	-0,01	0,03
<i>A. rosea</i>	-0,1	-0,31	-0,02	0,21
<i>Enchytraeidae</i> sp. sp.	-0,08	0,01	-0,41	-0,02
<i>Curculionidae</i> sp. sp.	0,1	-0,01	0,14	-0,25

Для отриманих матриць можуть бути знайдені власні числа, які характеризують стійкість динаміки відповідних угруповань. Для того щоб перевірити, наскільки закономірними є виявлені закономірності, був проведений числовий експеримент, коли за допомогою генератора випадкових чисел були створені матриці з аналогічними статистичними властивостями матриці, отриманої на основі експерименту. Було створено сім випадкових матриць. Після цього випадкові матриці були оброблені відповідно до описаного алгоритму. Результати обробки експериментальних даних і даних, отриманих за допомогою генератора випадкових чисел, показані на рисунку 55.

У випадку, якщо максимальне власне число матриці є негативним, система, описана такою матрицею, буде стійкою. Якщо максимальне власне число є позитивним – система стійкою не буде. З рисунка 55 видно, що випадкова вибірка є нестійкою або є нейтрально стійкою (максимальне власне число дорівнює нулю). Експериментальне угруповання є стійким у просторі, тому що максимальні власні числа відповідних матриць є негативними. При збільшенні числа видів стійкість угруповань зменшується і угруповання наближається до області, яку займає випадкова вибірка. На рисунку між випадковою областю і експериментом є досить чітка лінія (-0,1), однак у реальності межі між ними при зростанні числа видів можуть стиратися.

Сама тенденція зміни стійкості не є однозначною. При збільшенні числа видів, що входять в угруповання до приблизно десяти, спостерігається швидке зниження

стійкості. Після цього відбувається стабілізація стійкості. Отже, у просторовому аспекті угруповання з меншого числа видів можуть бути більш стійкими, ніж угруповання з більшого числа видів. У даній моделі зміна числа видів здійснюється досить механістично шляхом штучного відбору того або іншого їх числа. Як критерій добору виду виступає його положення в ряду зменшення чисельності.

Незважаючи на видиму довільність процедури включення нових видів, аналогічна ситуація спостерігається у практиці польових досліджень з об'єктивних, тобто відносно не залежних від дослідника, причин. Число видів, які виявляються разом в одній пробі і у такий спосіб можуть розглядатися як взаємодіючі, залежить від способу добору проби, її розміру та розміру тварини або, інакше, від роздільної здатності методу дослідження і масштабу досліджуваного явища. У цьому випадку ручне розбирання проб дозволяє відібрати і кількісно оцінити присутність у ґрунті розмірної категорії ґрунтових тварин, що належить до мезофауни. Однак у пробі № 50 тварин, які належать до мікрофауни, у цілому було набагато більше, ніж представників мезофауни, але вони таким способом обліку просто не відслідковуються. Аналогічна ситуація з мегафауною (представники цього розмірного угруповання також в облік не попадають, якщо він проводиться за допомогою ручного розбирання проб). Однак у даній ситуації присутня не тільки методична особливість. Особливість полягає і у специфіці взаємодії різних тварин, що визначається ефектом масштабу.

17.3.4. Стійкість і масштабування

У межах одного просторово-часового масштабного рівня виникає можливість для взаємодії, що визначає стійкість або нестійкість угруповання на цьому рівні. Тварини, які належать до різних розмірних угруповань і мають різні рівні чисельності та закономірності просторової взаємодії, теж можуть взаємодіяти між собою.

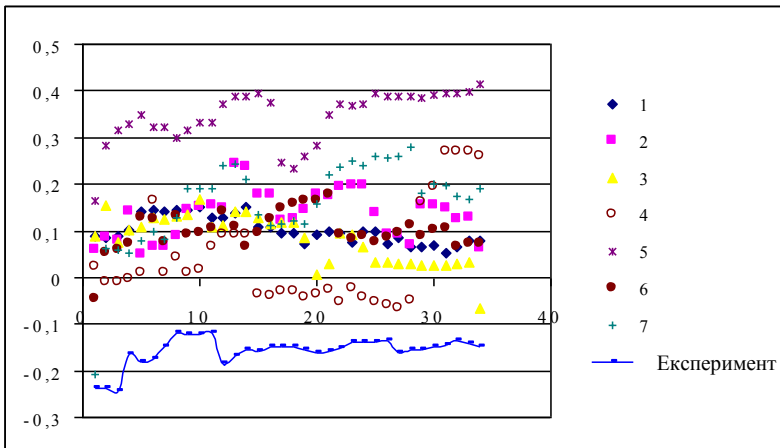


Рис. 55. Зміна стійкості експериментальної і випадкових вибірок залежно від числа видів. Лінією показані результати експериментальної вибірки, кружечками – результати випадкових сукупностей (1–7). По осі абсцис – число видів; по осі ординат – показник стійкості угруповання

Однак наслідки для стійкості угруповань і їх масштаб можуть бути різними. Ці наслідки можуть більшою мірою проявлятися у часі, ніж у просторі. Вплив розмаїття на поведінку угруповання може бути зрозумілий, якщо саме розмаїття розглядати як

міру можливості виникнення взаємозв'язку між живими організмами. Перебуваючи на певній відстані, живі організми можуть взаємодіяти або не взаємодіяти між собою. У свою чергу, взаємодія впливає на процес стабілізації або дестабілізації угруповання. Таким чином, розмаїття дозволяє збільшити ймовірність виникнення екологічних зв'язків, що стабілізують угруповання. Дестабілізуючі зв'язки, за визначенням, довго не існують і через свою нестабільність за певний інтервал часу або простору припиняються. Таким чином, уявлення розмаїття і екологічного зв'язку відображають те саме явище, але з різних точок зору. Розмаїття є емерджентною властивістю системи з погляду спостерігача, що перебуває поза системою. Система є цілісною сукупністю елементів і зв'язків між ними. Розмаїття елементів дає можливість розмаїття взаємозв'язків. Система може мати складну ієрархічну структуру, тому якісні і кількісні властивості зв'язку можуть змінюватися залежно від масштабів розглядання явища.

Зміна масштабів взаємозв'язку в даному дослідженні може моделюватися зміною вікна пропуску при попередньому згладжуванні даних. Якщо вікно пропуску дорівнює 1, то в такому випадку вихідні дані не трансформуються і залишаються для аналізу без зміни. Якщо вікно пропуску більше одиниці, то на значення функції в даній точці простору–часу впливає значення функції з околиці цієї точки тим більше, чим більше вікно пропуску. Зі збільшенням вікна пропуску більше значення приділяється просторовим (часовим) взаємозв'язкам більшої довжини. Зміна стійкості угруповань при різній ширині вікна пропуску при згладжуванні даних показана на рисунку 56.

При збільшенні ширини вікна пропуску відбувається зниження стійкості угруповання. При ширині вікна від трьох одиниць і вище поведінка системи не відрізняється від системи, згенерованої випадковим чином.

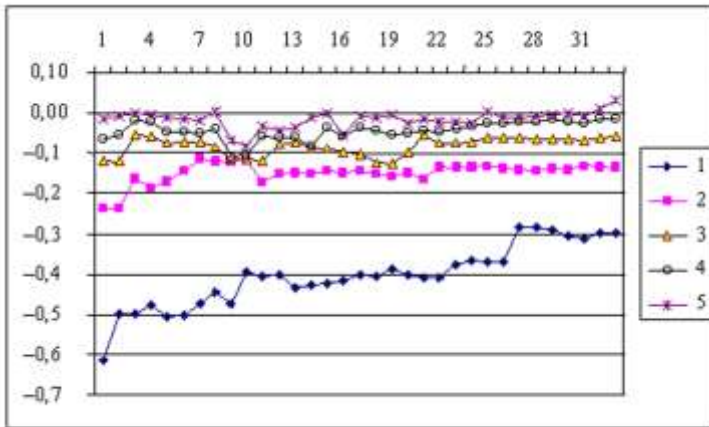


Рис. 56. Зміна стійкості угруповань при різній ширині вікна пропуску при згладжуванні даних. По осі абсцис – число видів; по осі ординат – показник стійкості угруповань. Лінії позначені числами, що відповідають ширині вікна пропуску

Ширина вікна пропуску при процедурі згладжування даних відбиває дистанцію, на якій здійснюється взаємодія. Таким чином, відносно просторової стійкості до стабільності угруповань приводять ті відношення, які здійснюються на відносно малій відстані. Локальні агрегації ґрунтової мезофауни в діапазоні до декількох метрів можуть бути стійкими. При збільшенні масштабу розгляду просторового розподілу ґрунтових тварин їх розташування стає випадковим і в цьому сенсі нестійким. Таким чином, існує певний просторовий і часовий інтервал кількісних характеристик, у межах якого угруповання тварин утворюють стійкі в просторі і у часі конфігурації. При

зменшенні або укрупненні масштабу розгляду угруповань стійкість зникає і перетворюється на хаотичну поведінку.

Зниження стійкості угруповання відбувається за рахунок менш численних видів. Менша чисельність виду може бути об'єктивною, або викликаною методичними особливостями (дрібні тварини можуть просто не враховуватися певним способом відбору даних). Тобто це представники розмірної категорії, близької до мікрофауни, які в масштабі розгляду просторового розподілу мезофауни не є стійкими угрупованнями.

Таким чином, при збільшенні складності угруповань стійкість його просторових агрегацій знижується в певному масштабному діапазоні. Це призводить до того, що угруповання розпадається на відносно стійкіші мікроугруповання. У цьому полягає причина того, що ґрунтові тварини у своєму просторовому розподілі часто демонструють схильність до утворення просторових скупчень. Ці скупчення, будучи стійкими і цілісними, можуть виступати як елементи системи більш високого порядку. Як видно, формування складних ієрархічних взаємозв'язків в екологічних системах є шляхом вирішення парадоксу зниження просторової стійкості при збільшенні розмаїття.

17.3.5. Стійкість і видове багатство

На рисунку 57 показані зміни характеристик стійкості комплексів ґрунтової мезофауни різних типів біогеоценозів (степ, чорнокленова діброва на правому березі р. Самари і діброва в прирусловій заплаві р. Самара).

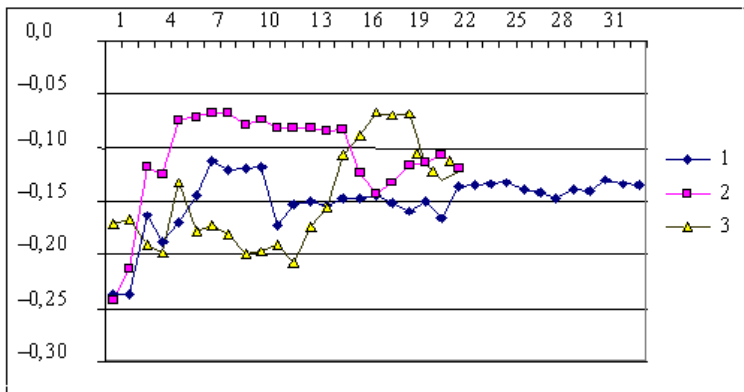


Рис. 57. Зміна характеристик стійкості комплексів ґрунтової мезофауни різних типів біогеоценозів: по осі абсцис – число видів, по осі ординат – показник стійкості угруповань; 1 – схил правого берега р. Самара; 2 – прируслова заплава р. Самара; 3 – степ

Для всіх типів біогеоценозів характерна своя залежність між числом видів угруповань і його стійкістю, однак для всіх угруповань властива важлива тенденція – зниження стійкості просторового розподілу при збільшенні видового розмаїття.

Степове угруповання відрізняється більшим запасом стійкості – аж до числа видів 11–13 зниження стійкості не відбувається. Однак при подальшому збільшенні числа видів в угрупованні відбувається різке зниження стійкості. Для лісових угруповань характерна дещо інша залежність. Різке зниження стійкості відбувається при діапазоні числа видів 2–7, після чого стійкість стабілізується.

Таким чином, просторовий розподіл ґрунтової мезофауни в степу характеризується більшою стійкістю, ніж просторовий розподіл ґрунтових мешканців лісових біогеоценозів. Такий результат цілком закономірний, тому що в умовах нестабільності умов зовнішнього середовища, що властиво степовим місцеперебуванням, тварини повинні формувати більш стійкі комплекси. Просторовий розподіл і його стійкість є демонстрацією стійкості набагато ширшого кола екологічних взаємин. У степових угрупованнях серед ґрунтових мешканців частіше зустрічаються спеціалізовані трофічні і топічні форми. Спеціалізовані – значить стійко пов'язані у просторі й у часі з певними іншими видами живих організмів або абіотичними властивостями зовнішнього середовища. У лісових угрупованнях умови перебування для багатьох видів ґрунтових тварин не настільки екстремальні, як це має місце в степу. На силу та спрямованість екологічних взаємозв'язків не накладаються сильні обмеження. Тому в лісових екосистемах набагато поширеніші взаємини факультативного характеру. Для успішного виживання не настільки необхідні стійкі просторові агрегації. Ці агрегації можуть бути не тільки закономірними і стійкими тривалий період часу, а й просто випадковими. У лісі механізми формування стійкості екосистеми мають дещо інший рівень і масштаб, ніж у степу. І угруповання ґрунтових тварин у лісі характеризується властивостями стійкості, теж дещо в іншому масштабі простір – час, ніж у степу.

17.3.6. Еластичність і реактивність системи

Крім еластичності важливою властивістю стійкості системи є реактивність. Ця властивість характеризує динаміку повернення системи в рівноважний стан після збудливого впливу. Стійка та реактивна система, яка, перш ніж пертурбаційне збурювання загасне, ще більшою мірою відхиляється від стаціонарного стану, а вже після цього виникає загасання. Наявність властивості реактивності надає системі цікаву якість. Ця якість проявляється в тому, що кількісні параметри системи можуть значно змінюватися, і ці зміни можуть бути обумовлені внутрішніми особливостями системи і ніяк не будуть пов'язані зі змінами зовнішнього середовища. Зовнішнє середовище може бути причиною поштовху, за яким слідує динаміка, зовнішніми умовами не обумовлена (Neubert, Caswell, 1997).

Кількісною мірою реактивності системи є власне число ермітової матриці (4). Якщо власне число ермітової матриці негативне, то система не є реактивною, а якщо воно позитивне, то система демонструє властивість реактивності (Neubert, Caswell, 1997).

Нами було вивчено, як залежить реактивність системи ґрунтової мезофауни в просторовому аспекті від видового багатства в степу, на схилі правого берега та в заплаві р. Самара. Результати наведені на рисунках 58–60.

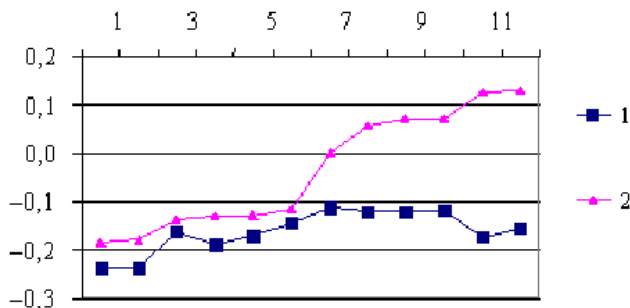


Рис. 58. Залежність еластичності та реактивності просторового розподілу комплексу ґрунтової мезофауни чорнокленової діброви правобережжя р. Самара від видового багатства: по осі абсцис – число видів, по осі ординат – еластичність (1), реактивність (2)

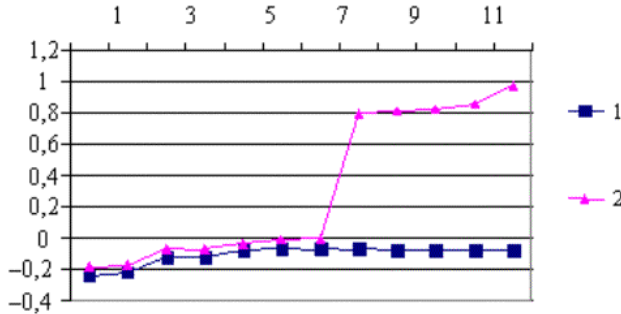


Рис. 59. Залежність еластичності та реактивності просторового розподілу комплексу ґрунтової мезофауни приуслової заплави р. Самара від видового багатства: по осі абсцис – число видів, по осі ординат – еластичність (1), реактивність (2)

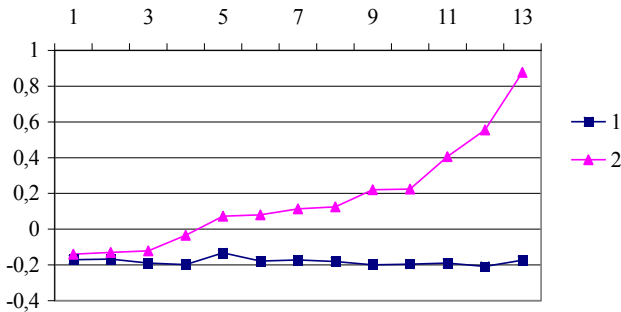


Рис. 60. Залежність еластичності й реактивності просторового розподілу комплексу ґрунтової мезофауни степу від видового багатства: по осі абсцис – число видів, по осі ординат – еластичність (1), реактивність (2)

У лісових екосистемах комплекси тварин здобувають властивості реактивності при досягненні угрупованнями числа видів – 7 (чорнокленова діброва, схил правого берега ріки, рис. 58) і 8 (приуслова заплава, рис. 59). У степу вже угруповання з чотирьох видів стає реактивним (рис. 60). Лісові угруповання відрізняються від степового різким стрибкоподібним виникненням реактивності – відповідна крива, утворена власними числами ермітової матриці, має різкий вигин. Для степового угруповання ця крива має набагато плавніші обриси. Таким чином, у степу вже порівняно прості угруповання можуть демонструвати властивості реактивності. Це значить, що мале відхилення системи від рівноважного стану може значно підсилюватися, перш ніж загасне. Система, будучи стійкою, поводить контр-

інтуїтивно. Контрінтуїтивність полягає в тому, що в цьому випадку мінливість чисельності тварин не є синонімом нестійкості (і мала мінливість – синонімом стійкості). Степове угруповання може бути стійким у розглянутому сенсі, але відзначатиметься значною мінливістю кількісних характеристик своїх елементів.

18

ІНФОРМАЦІЙНИЙ АНАЛІЗ
ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКІВ ЕЛЕМЕНТІВ
ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ18.1. Теорія інформації як основа аналізу
взаємозв'язків

Застосування різних коефіцієнтів кореляції ґрунтується на припущенні прямолінійності та односпрямованості залежності тієї або іншої ознаки від фактора, що діє на нього, без розчленування впливу останнього на кількісні і якісні категорії. При складній природі взаємодії явищ коефіцієнти кореляції не завжди виявляються спроможними або подають помилкову інформацію про характер і спрямованість зв'язків.

Як приклад розглянемо закономірність відгуку багатьох екологічних характеристик на вплив різних факторів зовнішнього середовища, моделлю якого можна розглядати залежність, показану на рисунку 61. По осі абсцис зазначені умовні одиниці фактора, а по осі ординат – значення екологічної характеристики. Якщо вивчати деяке явище в області, що відповідає частині кривої ліворуч від піка на графіку, то одержимо результат, що буде свідчити про позитивний зв'язок фактора та екологічного відгуку. Відповідно, коефіцієнти кореляції будуть позитивними. Якщо одержимо дані з області праворуч від піка графіка, то знак коефіцієнта кореляції буде зворотним. Тільки праворуч або тільки ліворуч від області піка ми встановимо сильний зв'язок із різницею в знаку цього зв'язку, тобто в її характері. Якщо охопимо всю область дії фактора, то зіштовхнемося із ситуацією, коли коефіцієнти

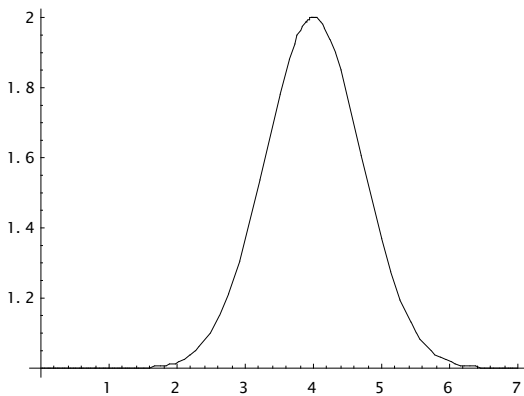


Рис. 61. Модель відгуку екологічної функції на вплив фактора

кореляції не вкажуть на наявність зв'язку. Таким чином, незважаючи на видимість об'єктивності, результати кореляційного аналізу можуть сильно залежати найчастіше від суб'єктивних обставин. Особливе значення це має в тому випадку, якщо покладатися на аналіз такого роду залежностей за допомогою кореляційного або аналогічних похідних методів як на розвідницькі методи аналізу. Тобто в тих випадках, коли природа та структура досліджуваного явища не досить ясна. Така ситуація часто зустрічається в екологічних дослідженнях.

Сильна сторона підходів до аналізу взаємозв'язків на основі кореляційних мір зв'язку – об'ємніше використання інформації, що міститься у вихідних даних, якщо дотримуються необхідні вимоги до їх характеру, а також можливість одержати кількісні характеристики інтенсивності взаємозв'язку досліджуваних явищ. Труднощі застосування кореляційного та дисперсійного аналізів виникають ще і тоді, коли стани досліджуваного явища не можуть бути вираженими строго кількісними характеристиками і тому не можуть бути вибудовані в послідовний ряд за збільшенням або зменшенням яких-небудь якостей явища або фактора. Альтернативою виступають методи, здатні не тільки аналізувати зв'язки явища та фактора, а й розкривати найбільш значимі та вагомі рівні цього фактора та ступінь їх впливу на певні класи (градації, стани) явища, а не тільки на явище в цілому.

Для цих цілей може бути використаний інформаційний аналіз (Нешатаев, 1987). При цьому величини ймовірностей, з якими звичайно мають справу в традиційній статистиці та біометрії, перетворюються на міри інформації як особливої властивості взаємозалежних об'єктів. Характерною рисою цього методу є те, що він може бути застосований до будь-якої, довільно визначеної, кількості станів системи. Метод не вимагає таких обмежень як лінійність, безперервність, метричність, упорядкованість.

Основою для обчислення залежностей явища та факторів відповідно до класичної біометрії, є уявлення про ймовірності події. При цьому під ймовірністю розуміють величину, вимірювану спостереженими частотами випадкової події a_i , що позначається $p(a_i)$:

$$p(a_i) = n a_i / N,$$

де $n a_i$ – кількість зустрічей a_i в i -му класі, а N – загальне число зустрічей у всій сукупності.

Однак, якщо у звичайних статистичних аналізах оперують найчастіше безпосередніми величинами ймовірностей, то в інформаційному аналізі всі величини ймовірностей переводять в одиниці інформації через формулу Шеннона. Причому інформація про подію a розглядається як негативна ентропія (негентропія) і виражається в такий спосіб:

$$H(a_i) = -p(a_i) \log p(a_i).$$

Тому надалі оперують вже з поняттям «невизначеність», що також відбиває міру залежності досліджуваних явищ і факторів у двійковій системі одиниць інформації – бітах. Інформація про яку-небудь групу подій, позначувана $H(A)$, кожна з яких має ймовірність $p(a_i)$, буде виражатися сумою невизначеностей усіх подій:

$$H(A) = -\sum p(a_i) \log p(a_i).$$

У тих випадках, коли один стан явища повністю пов'язаний тільки з однією градацією фактора, спостерігається відсутність невизначеності, тому що вся інформація про дане явище буде пов'язана тільки з даним фактором і її невизначеність буде однозначна і дорівнюватиме нулю. Оскільки природні системи як явища звичайно перебувають під впливом великої кількості факторів і неоднозначно (випадково, стохастично) реагують різними своїми частинами на різні градації факторів, виникає велика кількість станів невизначеності, або кількість станів, які відрізняються за близькістю зв'язків, оцінити котрі буває необхідно для пізнання закономірностей структури екологічних систем.

Зв'язок між явищами та факторами в інформаційному аналізі розуміється як така кількість інформації, що передається від фактора до явища. Який завгодно процес передачі інформації пов'язаний з її втратою як результат впливу інформаційного шуму.

Тому зв'язок вважається тим сильнішим, чим більша кількість інформації передається від фактора до явища при певному рівні шуму. Схема співвідношення інформації при взаємодії фактора і явища показана на рисунку 62. Величина інформації, що передається від фактора до явища $T(A, B)$ визначається через усю інформацію, що утримується у всіх класах явища, тобто $H(A)$, у всіх градаціях фактора, тобто $H(B)$, а також через їх спільну невизначеність, тобто $H(A, B)$, та є сумою невизначеностей всіх спостережуваних сполучень класів явища та градацій факторів. Таким чином, передана інформація може бути виражена як:

$$T(A, B) = H(A) + H(B) - H(A, B).$$

Співвідношення інформації, переданої від фактора до явища, тобто $T(A, B)$ до загального рівня інформації у всіх градаціях фактора $H(B)$ вказує силу впливу фактора на досліджуване явище, або тісноту зв'язку явища та фактора. Воно називається інформаційним коефіцієнтом зв'язку:

$$K(A, B) = T(A, B) / H(B).$$

Але поведінка досліджуваного явища визначається широким колом факторів, не всі з яких можна врахувати в дослідженні або не всі з яких важливі для цілей дослідження. Область системи, пов'язана із впливом невідомих факторів і ефектами випадкових факторів, є шумом і позначається як $H(A, B)$. Можливі наступні типи інформаційних взаємодій:

1) Якщо $H(A) = H(B) = H(A, B)$, то зв'язок у системі абсолютний та кожному стану A однозначно відповідає стан B і навпаки. У цьому випадку невизначеність системи дорівнює нулю.

2) Якщо $H(A) + H(B) = H(A, B)$, то $T(A, B) = 0$, то обидва компоненти A і B не мають зв'язку.

3) Якщо $H(A) \neq H(B)$, то передана інформація в системі не може бути більшою мінімальної невизначеності одного з компонентів. Тому повного описання поведінки явища під впливом фактора можна очікувати в тому випадку, якщо невизначеність фактора більша невизначеності явища.

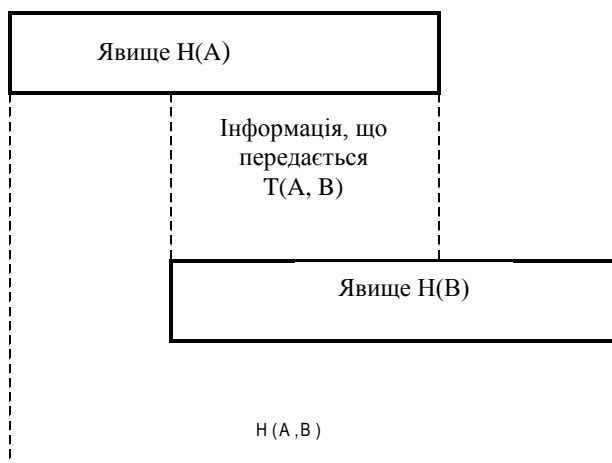


Рис. 62. Схема співвідношення інформації при взаємодії фактора та явища (за Нешатаєв, 1987)

При зсуві блоків $H(A)$ і $H(B)$ відносно один одного можливі різні співвідношення між переданою інформацією та шумом, що дозволяє оцінювати ступінь вірогідності коефіцієнтів зв'язку, обумовлений через частку $T(A, B)$ стосовно $H(B)$. У свою чергу, визначення величини $T(A, B)$ вимагає обчислення умовних невизначеностей і їх суми за ступеннями фактора b_k :

$$H(A/b_k) = - \sum p(a_i/b_k) \log p(a_i/b_k).$$

Якщо між явищем і фактором існує залежність і умовний розподіл класів явища A за ступенями фактора B відрізняється від апіорного, то $H(A/b_k) \neq H(A)$. Мірою того, наскільки наше судження про явище A при інформації про ступінь фактора b_k стає більш визначеним, ніж при інформації лише про апіорний розподіл, є різниця $H(A) - H(A/b_k)$. Вона і є інформацією про явище A , що міститься в ступені фактора b_k :

$$I(A/b_k) = H(A) - H(A/b_k).$$

Величина $I(A/b_k)$ не завжди позитивна, тому що не завжди $H(A) > H(A/b_k)$. Тільки в останньому випадку невизначеність явища при відомому стані фактора більша, ніж загальна невизначеність фактора. Таким чином, даний стан фактора несе дезінформацію про явище.

Знаючи величину $I(A/b_k)$ для кожного ступеня фактора, можна вже робити висновок, який із ступенів фактора більшою мірою визначає стан явища A в цілому.

Імовірність прояву різних ступенів фактора буває різною, тому частка інформації, що міститься в кожному стані фактора у величині інформації, переданої цим фактором у цілому, визначається величиною ймовірності цього стану, тобто $p(b_k)$, помноженою на величину переданої від нього інформації $I(A/b_k)$. Звідси загальна інформація $I(A, B)$, передана від фактора A явищу B , дорівнюватиме сумі кількостей інформації в кожному ступені фактора:

$$T(A, B) = \sum p(b_k) I(A/b_k).$$

Саме величина переданої інформації $T(A, B)$ є показником тісноти зв'язку даного явища з досліджуваним фактором. Для визначення того, наскільки повно дане явище описується цим фактором, необхідно оцінити передану інформацію в частках

Q	2	17	2	1	3	0	25	0,25	0,5			
$p(a_k, b_q)$	0,08	0,68	0,08	0,04	0,12	0						
$H(a_k, b_q)$	0,29	0,38	0,29	0,19	0,37	0				1,51	0,30	0,08
W	30	13	6	1	0	0	50	0,5	0,5			
$p(a_w, b_w)$	0,6	0,26	0,12	0,02	0	0						
$H(a_k, b_w)$	0,44	0,51	0,37	0,11	0	0				1,43	0,39	0,20
R	10	8	4	0	2	1	25	0,25	0,5			
$p(a_r, b_r)$	0,4	0,32	0,16	0	0,08	0,04						
$H(a_k, b_r)$	0,53	0,53	0,42	0,00	0,29	0,19				1,96	-0,14	-0,03
Сума	42	38	12	2	5	1	100					
$p(a_k)$	0,42	0,38	0,12	0,02	0,05	0,01						
$H(a_k)$	0,53	0,53	0,37	0,11	0,22	0,07				T(A,B)		0,24
H(A)	1,81									K		0,16
H(B)	1,5									H(A,B)		1,58

У цьому випадку можна одержати характеристику ступеня впливу мікростаціональної диференціації ґрунтового покриву на просторовий розподіл дощового черв'яка *Aporrectodea rosea* у прирусловій заплаві р. Самара. Крім того, можна з'ясувати, яку роль може відіграти цей вид для діагностики мікростацій цього біотопу.

У комірках таблиці зазначене число зустрічей у відповідній мікростації певних рівнів чисельності дощового черв'яка. Наступним етапом аналізу є обчислення умовних імовірностей стану явища А – $p(a_k)$ і фактора В – $p(b_k)$. Для обчислення умовних імовірностей явища А здійснюється підсумовування кількості зустрічей тварин з кожним рівнем чисельності (підсумовування по стовпчиках) і результат ділиться на загальну суму. Відповідно до даних, наведених у таблиці 74, імовірність відсутності дощових черв'яків (рівень чисельності 0) становить $42/100=0,42$, для рівня чисельності 1 – 0,38, для рівня чисельності 2 – 0,12 і т. д. Аналогічно здійснюється обчислення умовних імовірностей фактора В – виконується підсумовування за градаціями фактора (по рядках) і результат поділяється на загальну суму. Так, імовірність того, що одна зі стацій є стацією Q, становить $25/100=0,25$. Аналогічно знаходяться імовірності стацій W і R. Далі, за зазначеними вище формулами, визначаються невизначеності кожного рівня явища $H(a_k)$ і фактора $H(b_k)$. Невизначеність рівня чисельності 0 складає 0,52, рівня чисельності 1 – 0,53, рівня чисельності 2 – 0,37 і т. д. Невизначеності рівнів фактора в нашому прикладі виявилися всі рівні 0,5. Як суми невизначеностей кожного рівня фактора і явища обчислюються загальні невизначеності фактора і явища $H(A)$ і $H(B)$.

Вони дорівнюють 1,82 і 1,5 відповідно. Потім виконується обчислення невизначеності кожного спостережуваного сполучення рівня фактора та градації чисельності дощового черв'яка. Для цього здійснюється поділ значень кожної комірки вихідної таблиці на суму по кожній градації фактора, тобто по рядку. Так умовна ймовірність того, що рівень чисельності дощового черв'яка складе 0, якщо проби відібрані в стації Q, становитиме $2/25=0,08$, імовірність того, що в цій же стації рівень чисельності черв'яка буде 1, можна знайти як $17/25=0,68$. Аналогічно обчислюються ймовірності рівнів чисельності в інших стаціях. Далі, на підставі отриманих частот виконується обчислення невизначеностей явища при кожному рівні фактора – $H(a_k, b_q)$, $H(a_k, b_w)$, $H(a_k, b_r)$. Вони дорівнюють 1,51, 1,43, 1,96 відповідно.

Оскільки у величинах невизначеності, обчислених для кожного ступеня фактора, міститься інформація про фактор загалом, то необхідно визначити ту

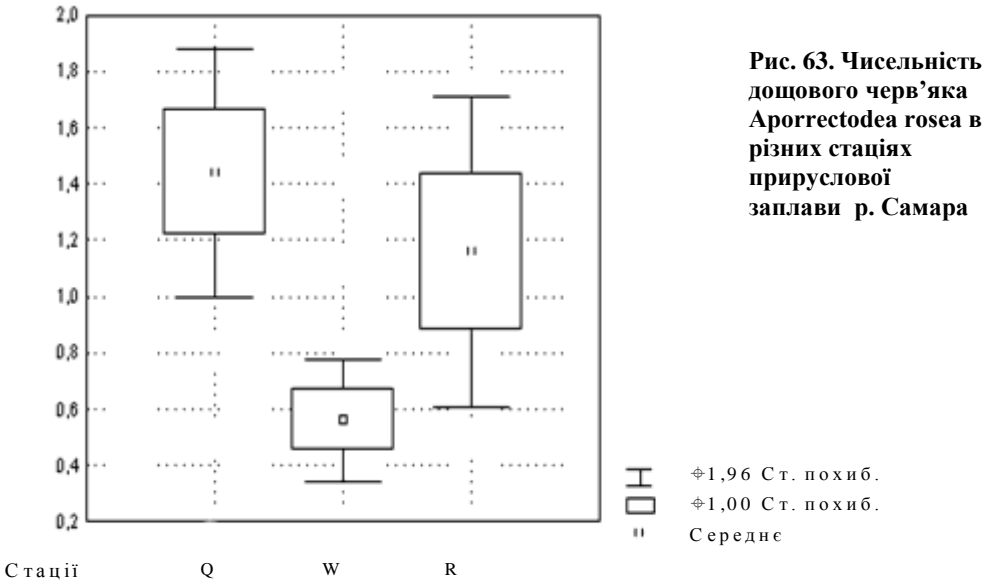
інформацію, що йде від кожного ступеня, за винятком $H(A)$. Інформація кожного ступеня фактора про явище визначається як $I(A, b_k) = H(A) - H(A, b_k)$. Ця інформація для рівня фактора Q становить 0,30, для W – 0,39, а для R – 0,14. Необхідно врахувати, що ймовірність появи кожного рівня фактора не однакова, тому отримані величини інформації $I(A, b_k)$ слід помножити на ймовірність появи цього рівня фактора. Для кожного ступеня можна одержати величину інформації $T(A, b_k) = I(A, b_k) * p(b_k)$. Ця величина найкраще показує внесок кожного ступеня фактора в розподіл даного виду дощових черв'яків. Найбільше значення має фактор W , значення $T(A, b)$ для якого становить 0,20, менше значення має градація фактора Q , для якої зазначений параметр становить 0,08. Градація фактора R несе дезінформацію про розподіл, тому що величина $T(A, b)$ має негативний знак.

Величина всієї інформації, переданої від фактора A явищу B , є сумою інформації, переданою кожною градацією фактора явищу:

$$T(A, B) = \sum T(A, b_k).$$

У нашому випадку $T(A, B)$ дорівнює 0,24. Коефіцієнт інформаційного зв'язку K являє собою співвідношення переданої інформації до ентропії фактора. У цьому випадку він дорівнює 0,16. Шум можна визначити як різницю ентропії явища й переданої інформації. Він дорівнює 1,58.

Коефіцієнт інформаційного зв'язку K має низьке значення. Причину цього можна зрозуміти з рисунка 63. На ньому наведені характеристики чисельності дощового черв'яка в різних стаціях. Як видно, значимо відрізняються рівні чисельності в стаціях Q і W , у той час як чисельність тварин у стації R займає проміжне положення. Найбільше інформаційне значення мають ті ділянки прируслової заплави, де є сильна елімінація цього виду дощових черв'яків. Таким чином, можна зробити висновок, що мікрзниження рельєфу не мають особливого значення як фактор, що визначає особливості просторового розміщення дощового черв'яка *Aporrectodea rosea*.



У таблиці 71 наведено інформаційну характеристику взаємозв'язку стаціональної диференціації та чисельності деяких видів ґрунтових тварин. Для трьох видів дощових черв'яків (*A. rosea*, *A. calliginosa* і *D. octaedra*) характер взаємодії з ґрунтовим покривом має ряд загальних рис. Для всіх цих видів провідне значення має градація фактора W.

Однак екологічна специфіка тварин відкладає свій відбиток на інформаційну взаємодію. Для власне ґрунтової середньоярусної форми *A. rosea*, крім градації W, важливою є градація Q. Для верхньогрунтової форми *A. calliginosa* важливу роль відіграє тільки градація W. Для підстилкового дощового черв'яка *D. octaedra* певного значення набуває градація R.

Таким чином, наближення зони активності дощових черв'яків до ґрунтової поверхні супроводжується зростанням чутливості цих тварин до більш тонких особливостей горизонтальної неоднорідності ґрунтового покриву.

Таблиця 71

Результати інформаційного аналізу взаємозв'язку розподілу ґрунтових тварин і мікрорельєфу прируслової заплави р. Самара

Вид ґрунтових безхребетних	T(A,B _Q)	T(A,B _W)	T(A,B _R)	T(A,B)	K
<i>Aporrectodea rosea</i> (Sav.)	0,0761	0,196	-0,034	0,238	0,158±0,05
<i>A. calliginosa</i> (Sav.)	-0,194	0,403	0,0243	0,233	0,155±0,02
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Sav.)	-0,147	0,304	0,092	0,248	0,166±0,01
<i>Euomphalia strigella</i> (Drap.)	0,264	-0,118	0,0477	0,194	0,129±0,02
<i>Monotarsobius curtipes</i> C.K.	0,05	0,098	-0,056	0,096	0,064±0,03
<i>Schisotaenia tristanica</i>	0,085	0,482	-0,081	0,487	0,33±0,032

У цілому, близько 15–17% варіювання чисельності дощових черв'яків може бути пов'язане з обраною у цьому дослідженні розбивкою ґрунтового покриву на елементи. Трохи вищий цей показник для власне ґрунтового мешканця губоногої багатоніжки *Schisotaenia tristanica* – 33%. Із усіх мікрорельєфних особливостей приуслової заплави на чисельність *Schisotaenia tristanica* здійснюють вплив підвищення рельєфу. Про розподіл підстилкової губоногої багатоніжки *Monotarsobius curtipes* диференціація ґрунтового покриву в обраному нами масштабі інформації не несе. Близько 13% варіювання чисельності молюска *Euomphalia strigella* (Drap.) пов'язано з мікрорельєфною неоднорідністю покриву.

Таким чином, інформаційний аналіз взаємозв'язку різних елементів екологічних систем надає можливості для детальної кількісної характеристики взаємозв'язків. Розглянутий підхід дозволяє точно визначити міру інформаційної цінності тієї або іншої ознаки для біоіндикації властивостей середовища перебування живих організмів.

19

АНАЛІЗ ІЄРАРХІЧНОЇ СТРУКТУРИ УГРУПОВАНЬ ДОЦОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ ТА ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ

19.1. Екологічна організація угруповань тварин

Важлива особливість екосистем – ієрархічність їх будови. Ієрархічні системи дуже поширені в природі, вони еволюціонують набагато швидше, ніж неієрархічні (Саймон, 1972). Подібні системи мають сильну надмірність, що дозволяє їх досить економно описувати (Баканов, 2000).

Ієрархія – один із способів відображення складності організації екосистеми. Біорізноманіття має не поступально-ієрархічний, а скоріше циклічний характер (Протасов, 2002). Однак циклічна, або сітчаста структура може бути представлена як ієрархічна.

Сила біотичних взаємодій може бути обмеженням у використанні тих або інших підходів до вимірювання розмаїття (Протасов, 2002). Ю. М. Свирежев і Д. О. Логофет (1979) вважають, що використання індексів розмаїття правомірно тільки для систем зі слабкими взаємодіями між елементами. У цьому зв'язку А. А. Протасов (2002) задається питанням: «Чи не змінюється якість розмаїття в угрупованнях різної структури і чи правомірно підходити з одними мірками розмаїття до угруповань різної структури?». Краще говорити не про якість розмаїття, а про його аспекти в екологічному контексті. Залежно від способу розбивки цілого на частини можна одержати різні його сторони, і як наслідок виникають різні кількісні оцінки. Багатовимірний характер розмаїття для свого кількісного відображення вимагає багатовимірного показника. Очевидно, що будь-який одномірний показник нездатний відбити повною мірою «розмаїття розмаїття». Тому необхідний індекс, який би враховував розмаїття угруповань із різною структурою.

Особина як елементарна одиниця біотичної складової може входити одночасно в ланки двох систем: філогенетичної та екологічної. У першому випадку зазначена ланка називається видом, у другому вона вже не буде видом, але загальноприйнятої назви, як вважає О. І. Баканов (2000), для нього ще не встановили. Однак С. І. Льовушкін (1976) пише, що генетично тотожні популяції формують вид, екологічно тотожні – одну біоморфу. Біоморфа – це екологічний аналог виду.

Для оцінки таксономічного розмаїття запропоновано два підходи: концепція адаптивної радіації та інформаційна міра розмаїття (Загороднюк и др., 1995). Автори цієї роботи стверджують, що суть першої концепції полягає в обмеженні числа адаптацій у межах одного адаптивного типу, у зв'язку з чим підвищення рангу таксона супроводжується, як правило, більш чіткою диференціацією екологічних ніш (функціональної спеціалізацією) (Загороднюк и др., 1995). Угруповання із трьох видів одного роду має менше розмаїття, ніж угруповання із трьох видів, які належать до

різних родин. Ця ідея чітко простежується в роботі Е. С. Pielou (1975) і багатьох інших авторів.

Для кількісної характеристики таксономічного розмаїття запропоновано, за аналогією з видовим різноманіттям, використати інформаційну міру (Загороднюк и др., 1995). При цьому автори пропонують відмовитися від урахування показників чисельності для обчислення міри таксономічного розмаїття. Міра має вигляд:

$$H_i = - \sum_{i=1}^S p_i * \log_2(p_i).$$

де p_i – частка таксона i -го рангу, як сума таксонів на рівні підсумовується число видів, родів і т. д. до найвищого рангу таксона, включеного в розгляд. У монографії І. Г. Ємельянова (1999) цей індекс включений в обчислення структурної складності угруповань:

$$C = (H_i * \frac{1}{N} * \sum_{i=1}^N H_i)^{1/2},$$

де H_i – показник таксономічного розмаїття, H_i – показник видової насиченості (видового розмаїття) i -го таксономічного рівня, N – число аналізованих рівнів.

19.2. Міри ієрархічного розмаїття угруповань

19.2.1. Квадратична ентропія

Спостерігаються значні спроби включення в явному вигляді додаткової інформації в міру біологічної складності системи. Квадратична ентропія, уперше запропонована Rao (1982), включає інформацію про розбіжності між видами:

$$Q = 2 * \sum_{i>j=1}^S d_{ij} * p_i * p_j,$$

де d_{ij} представляє розбіжності між видами i та j (Rao 1982; Warwick, Clarke 1998; Shimatani 2001; Ricotta, Avena, 2003). У більшості випадків застосування квадратичної ентропії d_{ij} визначається як таксономічна відстань (Izsak, Papp, 1995, 2000; Warwick, Clarke 1995, 1998; Clarke, Warwick, 1998, 1999; Shimatani, 2001; Desrochers, Anand, 2003).

Було запропоновано чотири індекси таксономічного розмаїття, які враховують «зважені» таксономічні розбіжності між видами (Warwick, Clarke, 1995, 1998; Clarke, Warwick, 1998, 1999, 2001). Перші два, названі таксономічним різноманіттям (Δ) і таксономічною розбіжністю (Δ^*), є природним розширенням індексу розмаїття Сімпсона і використовують чисельність видів. Два інших індекси вимірюють середнє значення і варіацію таксономічних розбіжностей ($\Delta+$ і $\Delta+$ відповідно) і мають справу з даними типу присутність/відсутність. Комбінація двох останніх індексів забезпечує статистично робастний висновок про таксономічну близькість у межах комплексу живих організмів (Warwick, Clarke, 2001). Ці чотири індекси незалежні від розмірів вибірки, незміщені, співвідносяться з функціональним різноманіттям та чутливі до впливів навколишнього середовища на угруповання (Clarke, Warwick, 1998, 2001; Rogers et al., 1999; Warwick, Clarke, 2001; Warwick et al., 2002; Warwick, Light, 2002). Однак застосування індексів Δ і Δ^* не дозволило виявити зниження таксономічного розмаїття комплексу морської макрофауни зі збільшенням негативного впливу навколишнього середовища (Sommerfield et al., 1997). Крім того, індекси таксономічного

розмаїття демонструють часовий тренд, ідентичний тому, що спостерігається для інших звичайних індексів розмаїття, обмірюваних для угруповань риб (Hall, Greenstreet, 1998).

Перший індекс розмаїття, заснований на таксономічних відносинах між видами, був запропонований Варвіком і Кларком (Warwick, Clarke, 1995). Цей індекс таксономічного розмаїття (Δ) може розглядатися як генералізація індексу Сімпсона, що містить елементи таксономічного характеру, у той час як другий індекс (Δ^*) є мірою таксономічної розбіжності. Обидва можуть обраховуватися з використанням чисельності видів.

Якщо дані представлені у форматі присутність/відсутність видів, то Δ і Δ^* сходяться із середнім таксономічної розбіжності ($\Delta+$) (Clarke, Warwick, 1998; Warwick, Clarke, 2001) і можуть бути обчислені за формулою:

$$\Delta^+ = 2 * \frac{\sum_{i < j} w_{ij}}{S(S-1)},$$

де S – видове багатство та w_{ij} – міра таксономічної розбіжності, задана довжиною шляху, що пов'язує види i та j в ієрархічній класифікації. Трохи пізніше був запропонований новий індекс, заснований на вирівняності розподілу таксонів у межах таксономічного дерева. Цей індекс називається «варіацією таксономічної розбіжності» і може бути виражений у такий спосіб:

$$\Lambda^+ = 2 * \frac{\sum_{i < j} (w_{ij} - \bar{w})^2}{S(S-1)} = 2 * \frac{\sum_{i < j} w_{ij}^2}{S(S-1)} - \bar{w}^2,$$

$$\bar{w} = 2 * \frac{\sum_{i < j} w_{ij}}{S(S-1)}.$$

Коли види розташовані відповідно до таксономічної ієрархії на підставі лінійської класифікації на типи, класи, ряди, родини, роди та види, то середня таксономічна розбіжність ($\Delta+$) є просто середнім числом кроків, які потрібно пройти для того, щоб досягти таксономічного рангу, спільного для двох видів, обчисленим для всіх можливих пар видів в угрупованні (Clarke, Warwick, 1998; Warwick, Clarke, 2001). Таким чином, якщо два види належать до одного роду, то потрібно пройти один крок, щоб досягти спільного вузла у таксономічному ієрархічному дереві. Якщо види належать до різних родів, але однієї родини, то будуть необхідні два кроки (крок вид–рід і крок рід–родина) і т. д. З усіх отриманих таким шляхом чисел по всіх парах видів потрібно знайти середнє значення. Довжина кроків стандартизована таким чином, що розбіжність двох видів, пов'язаних тільки на найвищому таксономічному рівні, встановлена рівною 100 (Clarke, Warwick, 1999). Значення індексу $\Delta+$ змінюється в інтервалі від 0 до 100 і є позитивним числом. Якщо $\Delta+$ є середньою довжиною зв'язків між видами у таксономічному дереві, то $\Lambda+$ є просто дисперсією цих парних довжин зв'язку і може розглядатися як індекс складності ієрархічного дерева.

Властивості індексів $\Delta+$ і $\Lambda+$ показані на рисунку 64. Крім властивостей зазначених індексів з рисунка 64 видно, що розбіжність між ієрархічними рівнями таксономічної організації угруповань має однакове числове відображення. Однак інтуїтивно ясно, що розбіжність видового рівня має менший порядок значення, ніж розбіжності родові, родові, у свою чергу – менші значення, ніж розбіжності на рівні родин і т. д. Точна числова оцінка цих розходжень перебуває за межами методу таксономічного розмаїття і знаходить своє вирішення у вигляді підходів функціонального, біохімічного і філогенетичного розмаїття. Але при цих підходах замість точності втрачається важлива перевага методу таксономічного розмаїття – простота. Адже відомості про таксономічну приналежність виду набагато доступніші, ніж дані про морфологічні, біохімічні або генетичні особливості видів в угрупованні.

19.2.3. Компоненти квадратичної ентропії

Shimatani K. (2001) вивчив статистичні властивості квадратичної ентропії та її поведінку при оцінці навколишнього середовища із застосуванням матриць таксономічних і генетичних відстаней. Було показано, що квадратична ентропія є сумою індексів Сімпсона на всіх таксономічних рівнях. Виявлено, що квадратична ентропія розкриває істотні розбіжності між лісовими угрупованнями, які зазнавали різних впливів, у той час як індекс Сімпсона до цих особливостей був не чутливий. Додаткова інформація може бути отримана шляхом оцінки компонентів квадратичної ентропії. Можна оцінити індивідуальний внесок кожного виду шляхом аналізу відповідного вектора, який являє собою співвідношення суми відстаней від даного виду до загальної суми матриці відстаней. Крім того, квадратична ентропія може бути розділена таким чином, що одним з її компонентів буде видова розбіжність Q^+ , що еквівалентно показнику Δ^+ . Іншими компонентами квадратичної ентропії є індекс Сімпсона – S і фактор балансу V :

$$V = -(S * Q^+ - Q).$$

Фактор балансу використовується для оцінки відносин між пропорцією видів і їх внеском у таксономічне розмаїття угруповань. Фактор балансу стає більшим, якщо домінуючий вид таксономічно відмінний, а інші види – таксономічно близькі між собою, і навпаки.

19.2.4. Інформаційний аналог квадратичної ентропії

У той час як квадратична ентропія дає просту міру, що за своїми властивостями близька до інтуїтивного уявлення про розмаїття, у неї немає ясної інтерпретації з погляду теорії інформації. Як наслідок, квадратична ентропія не може просто бути порівняна із класичними мірами розмаїття, такими як ентропія Шеннона або індекс Сімпсона. Щоб розв'язати цю проблему, Ricotta and Avena (2003) розробили інформаційний аналог квадратичної ентропії, що називається таксономічною ентропією Шеннона. Ця міра пов'язана з вектором відносних внесків видів у таксономічне розмаїття. Таксономічна ентропія Шеннона обчислюється подібно ентропії Шеннона як негативна сума добутків частки кожного виду на логарифм її таксономічної відмінності:

$$H(K, P) = - \sum_{i=1}^s p_i * \log_2 k_i,$$

де s – число видів, p_i – частка i -виду, k_i – таксономічна відмінність i -виду. Вектор $K=(k_1, k_2, \dots, k_s)$ обчислюється шляхом підсумовування уздовж рядка матриці відстаней, у результаті чого виходить вектор $V=(v_1, v_2, \dots, v_s)$, який стандартизується шляхом розділення кожного елемента на суму всіх елементів матриці відстаней. Сума значень таксономічної розбіжності дорівнює 1.

Використання таксономічної ентропії дає приріст інформації порівняно із застосуванням індексу Шеннона за рахунок урахування таксономічних зв'язків між видами. Приріст інформації може бути кількісно оцінений як різниця між таксономічною ентропією та ентропією Шеннона, або незалежно застосовуючи вираз:

$$H(K // P) = - \sum_{i=1}^s k_i * \log_2 (k_i / p_i).$$

На відміну від фактора балансу, приріст таксономічної інформації стає більшим у випадку, якщо домінуючі види є більш таксономічно відмінними, а мінорні види є

менш таксономічно відмінними та навпаки (Ricotta, Avena, 2003). На жаль, приріст таксономічної інформації також стає малим, коли ентропія Шеннона набуває особливо великих значень (коли угруповання дуже вирівняне), і робить інтерпретацію приросту інформації не такою однозначною, як інтерпретація фактора балансу.

19.2.5. Модифікований інформаційний аналог квадратичної ентропії

Необхідно відзначити, що для обчислення таксономічної ентропії використовується таксономічна відмінність видів, що є результатом усереднення уздовж рядка матриці відстаней. При цьому втрачається істотна частина інформації, яка міститься в ієрархічній таксономічній структурі угруповання. Можна запропонувати наступний спосіб обчислення ентропії таксономічної подібності угруповань:

$$HTD = -\sum_{i,j} (z_{ij} * \log_2 z_{ij}),$$

$$\text{де } z_{ij} = \frac{1 - w_{ij}}{\sum_{i,j} (1 - w_{ij})}, \quad \sum z_{i,j} = 1.$$

Власне кажучи, якщо w_{ij} – міра таксономічної розбіжності видів i та j , то z_{ij} – міра таксономічної подібності двох видів. Таксономічна ентропія (Ricotta, Avena, 2003) являє собою ентропію розподілу мір таксономічної близькості по стовпцях (рядках). Пропонована ентропійна міра є не чим іншим як ентропією розподілу по комірках, або спільна таксономічна ентропія.

Запропонована формула обчислення ентропії таксономічної подібності угруповань збігається з ентропією угруповань, чиї елементи повністю не можуть бути розрізнені (Lin, 1996). У роботі Lin (1996) z_{ij} трактується як імовірність виявити вид i та прийняти його за вид j . Очевидно, чим вище таксономічне споріднення видів, тим імовірність помилки вища.

Таким чином, індекс HTD є мірою ентропії матриці мір таксономічної подібності видів угруповання. Цей індекс буде тим вищий, чим більше число видів утворює угруповання. Якщо всі екземпляри в угрупованні належать до одного виду, то таксономічна ентропія такого угруповання буде максимальною і дорівнюватиме $2\log_2 N$, де N – число екземплярів. Якщо кожний екземпляр в угрупованні належить до окремого виду, роду, родини і т. д. (до найвищого таксономічного рангу), то таксономічна ентропія буде дорівнювати H , де H – це видове розмаїття угруповань за Шенноном. Або, інакше кажучи, у цьому випадку таксономічне розмаїття несе в собі не більше інформації, ніж просто видове розмаїття. Очевидно, що таксономічних одиниць більш високого рангу завжди менше, ніж одиниць більш низького рангу, і у більшості реальних угруповань види потрапляють у пересічні таксономічні категорії більш високого порядку. Тому таксономічна ентропія завжди вища, ніж ентропія виду.

Можна обчислити міру таксономічної організації угруповань без урахування чисельності видів:

$$O_{HTD} = \log_2 (N^2 - N) - HTD,$$

де N – число видів в угрупованні.

Таксономічна ентропія угруповань з урахуванням чисельності видів має вигляд:

$$HTD = -\sum_{i,j} (p_i p_j z_{ij} * \log_2 p_i p_j z_{ij}).$$

Міра таксономічної організації угруповань з урахуванням чисельності видів має вигляд:

$$O_{HTD} = -\sum_{i,j} (p_i p_j * \log_2 p_i p_j) - HTD.$$

19.3. N-вимірний характер структури угруповань

Угруповання, як і будь-яке інше утворення навколишнього світу, може бути розбите на частини певною кількістю способів. Між частинами цілого можна встановити зв'язки. Частини цілого і зв'язки між ними утворюють систему. У такому випадку угруповання виступає як система. Для описання угруповань як системи може бути застосований ряд способів, кожний з яких відбиває певний аспект угруповання. Відображення угруповань відбувається в деякому просторі, що може мати кілька вимірів $- 0, 1, 2, \dots, N$.

Відбиття угруповань у просторі з розмірністю 0 є уявленням про угруповання як про ціле, без виділення частин. У такому випадку угруповання уявляється як утворення (Петрушенко, 1973). Одновимірний простір відповідає видовому розмаїттю, двовимірний простір – ієрархічному (таксономічному) розмаїттю, три- і більш вимірне – розмаїття, що виникає в мережах.

Видове розмаїття угруповань розглядається в одновимірному просторі. Це простір векторний, у ньому види можуть бути впорядковані в напрямку зростання (зменшення) чисельності. Розмаїття угруповань в одновимірному просторі залежить від числа елементів (довжини відрізка, що угруповання займає в просторі) і закономірності зміни чисельності видів уздовж виміру (вирівняності). Як відзначалося багатьма дослідниками, існує цілий ряд способів для характеристики цих двох особливостей. У межах одновимірного простору угруповання є вкладеною S -мірною множиною, де S – число видів. Але одновимірність простору відображення говорить про те, що S -мірне різноманіття може бути представлене в одновимірному просторі. Це значить, що мірою видового розмаїття може бути одне число (індекс видового розмаїття), що є координатою угруповань в одновимірному просторі.

Ієрархічний аспект розмаїття може бути відображений у двовимірному просторі. Поряд з виміром, у якому відбувається відображення видового розмаїття, для ієрархічного розмаїття необхідний ще один вимір – це вимір ієрархічних рівнів. За аналогією з видовим різноманіттям, розмаїття ієрархічних рівнів, або ієрархічна складність (так, ієрархічна піраміда складається з рівнів), залежить від числа невідроджених ієрархічних рівнів (аналог числа видів у випадку видового розмаїття) і їх значущості (аналог відносної чисельності, або ймовірності).

Ієрархічний рівень припускає, що об'єкт із множини з деяким набором якостей здобуває нову якість, що може бути застосовано для його порівняння з іншими об'єктами. Однакові якості для різних об'єктів дозволяють їх об'єднати в один об'єкт. У тому випадку, якщо на ієрархічному рівні відбувається поєднання хоча б однієї пари об'єктів в один об'єкт, такий рівень можна охарактеризувати як невідроджений рівень. Якщо на ієрархічному рівні не відбувається об'єднання об'єктів, то такий рівень є виродженим.

Ієрархічна складність визначається числом невідроджених рівнів.

Перший рівень в ієрархії завжди є невідродженим у силу того, що об'єкти, розглянуті як ціле (угруповання), виділені з навколишнього світу і тим самим відбулося їх об'єднання, що є атрибутом невідродженого рівня. Таким чином, видове розмаїття – це ієрархічне (таксономічне) розмаїття на першому невідродженому рівні. Природно, перший рівень ієрархії може бути обраний довільно, виходячи з цілей дослідження та специфіки досліджуваного об'єкта. Першим рівнем ієрархії можуть бути окремі особини в угрупованні, види, роди, родини тощо.

Максимальне число невироджених рівнів в ієрархії, якщо немає інших обмежень, що накладаються природою досліджуваної системи, може бути $S-1$, де S – число видів в угрупованні.

На ієрархічну складність впливають тільки невироджені рівні. Це значить, що коли в угрупованні є два види, то ієрархічна складність цього угруповання не залежатиме від того, чи належать ці види до одного роду, родини, ряду і т. д. Сенс статусу роду, родини і будь-якої іншої таксономічної категорії виникає тільки при наявності шкали виміру. Якщо ієрархія є таксономічною, розбіжності між таксонами мають відносний категоріальний характер і не існує абсолютної шкали для вимірювання таксономічних розходжень. Якщо ієрархія будується на основі кластеризації результатів морфометричних або біохімічних вимірів, то шкалою є міра, у якій вимірювалися дані для характеристики об'єктів. За її відсутності шкалою виступають самі об'єкти, а це значить, що розуміння специфіки ієрархічного родового рівня можливе тільки при наявності в угрупованні представників на рівні розбіжності родини, або таксона ще більш високого рівня.

Крім зміни розмаїття в градієнті двох вимірів – видового і таксономічного рівнів, має місце взаємозв'язок між цими аспектами розмаїття, що виражається в характері організації взаємозв'язку між рівнями. Видове розмаїття визначає максимально можливе число рівнів організації, ієрархічна складність визначає дозволені можливості для агломерації об'єктів. Розмаїття кожного ієрархічного рівня відбиває те, яким чином об'єкти агломеруються. Ієрархічне та видове розмаїття виникають унаслідок розбивки цілого на частини різними незалежними способами. Тому ентропія, що виникає в результаті розподілу цілого на частини, є адитивною функцією від ентропій, які виникають у першому і у другому випадку.

19.4. Аспекти ієрархічного розмаїття

Ієрархічна організація має два аспекти – інформаційний і структурний, залежно від яких можна говорити або про зменшення ентропії системи в результаті ієрархічної організації (інформаційний аспект), або про її збільшення (структурний аспект). Поведінка системи при інформаційному і при структурному підходах не є симетричною щодо нуля, що буде показано далі.

Як відомо, між ентропією та інформацією існує зв'язок. Інформація знищує ентропію, тому максимальна кількість інформації, необхідна для повного знищення ентропії (невизначеності) чисельно дорівнює самій ентропії. Після знищення ентропії система стає визначеною. Більш організовані системи є більш визначеними. Найбільш очевидним механізмом деградації інформації є збільшення подібності між видами: чим більша подібність видів, тим меншим стає інформаційний вміст угруповання (Lin, 1996).

Ієрархія є засобом організації системи, тому внаслідок ієрархічної організації відбувається зниження ентропії системи і розмаїття, як відображення ентропії. Цю тезу можна пояснити на прикладі. Припустимо, до системи входить 10 видів, повністю відмінних між собою, про взаємозв'язок між якими нічого не відомо. Така кількість інформації про систему не надає можливості скласти про неї уявлення як про ієрархічно впорядковану. У цьому випадку максимальна ентропія системи буде дорівнювати $\log_2 10$. Якщо в результаті додатково отриманої інформації стає відомо, що два види належать до одного роду, то це дає підстави розглядати систему як ієрархічно впорядковану. Подібність між двома видами на рівні роду говорить про те, що цю систему можна розглядати як таку, що складається з 10 видів (перший ієрархічний рівень), або можна зробити помилку і розглядати два види одного роду як один вид з чисельністю дві

особини. Тоді максимальна ентропія цієї системи не перевищуватиме $\log_2 9$ (ентропія другого рівня ієрархії). Тоді ентропія ієрархічно впорядкованої системи дорівнюватиме середньому значенню ентропій на двох рівнях. Різниця між ентропією системи на першому рівні і ентропією системи є ступенем ієрархічної впорядкованості системи.

Розглянемо ієрархічно впорядковане угруповання (рис. 65). Угруповання має N ієрархічних невироджених рівнів. Для кожного ієрархічного невиродженого рівня може бути обчислена ентропія $H_0 > H_1 > \dots > H_N = 0$ (для вироджених рівнів має місце рівність). На останньому невиродженому рівні ентропія дорівнює нулю, оскільки відбувається об'єднання всіх об'єктів в одне ціле. Прийнемо відстань від рівня 0 до рівня N рівною одиниці. Кожний рівень буде знаходитися на висоті $l_0, l_1, \dots, l_N \dots$. Кожний ієрархічний рівень виступає як аспект розглядання угруповань. Те, під яким аспектом відбувається розгляд угруповання, має імовірнісний характер, а внесок кожного рівня в ентропію угруповання визначається величиною $a_n = l_{n+1} - l_n$. Тоді середня на один рівень ентропія ієрархічно впорядкованого угруповання дорівнюватиме:

$$H_I = \sum_{n=1}^{N-1} a_n H_n.$$

Ієрархічна організація угруповання може бути визначена як різниця ентропій угруповань на нульовому рівні ієрархії (видове розмаїття) і середньої ентропії угруповання з урахуванням ієрархічної структури:

$$O_I = H_0 - H_I.$$

Структурний підхід до ієрархії дає точку зору, при якій угруповання одночасно існує не тільки як лінійна послідовність видів, упорядкована за ступенем зростання (зменшення) чисельності елементів, а як піраміда (дендрограма), що одночасно складається з рівнів. При інформаційному підході ієрархічні рівні розглядаються не як реально існуючі, а як інструменти, які вказують на можливість розрізнити об'єкти навколишнього світу (види в угрупованні) між собою. При структурному підході рівні утворюють реальну структуру, а ентропія такої системи дорівнюватиме добутку середньої ентропії на число невироджених рівнів:

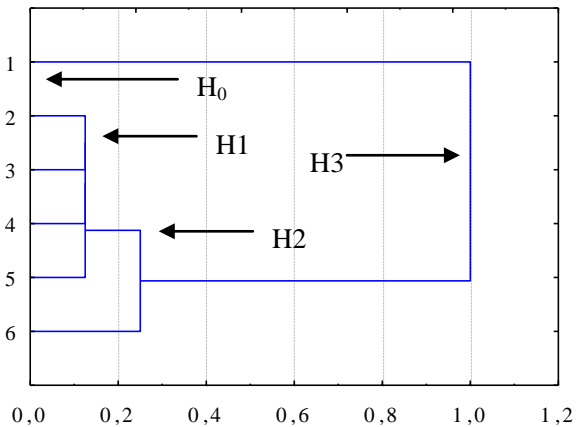


Рис. 65. Ієрархічна організація модельного угруповання з чотирма рівнями. Умовні позначки: H_0, H_1, H_2, H_3 – ентропія, відповідно, 0, 1, 2, 3, 4-го ієрархічних рівнів

$$H_S = N * H_I.$$

Слід відзначити, що величина H_I завжди менша видового розмаїття угруповання, а величина H_S – завжди більша.

Таким чином, ієрархічна впорядкованість угруповання призводить до збільшення його організації та зростання розмаїття через збільшення складності. Розмаїття залежить від кількості об'єктів, які можна розрізнити. Ієрархічна впорядкованість окрім об'єктів-видів на основі їх та об'єктів-зв'язків створює різні об'єкти-ієрархічні рівні, що є джерелом зростання розмаїття.

Але якщо ієрархічні рівні сприймаються як засоби встановлення ступеня близькості між видами, тобто зменшують ступінь, за яким відрізняються види, то в такому контексті ієрархічна структура зменшує розмаїття.

19.5. Числовий експеримент оцінки складності модельного угруповання

Розмаїття угруповань живих організмів може бути охарактеризоване рядом індексів. Для того, щоб зрозуміти їх властивості і порівняти між собою, був проведений числовий експеримент, у ході якого розраховано індекси розмаїття для гіпотетичного угруповання. Модельне угруповання було складене з шести видів. При характеристиці таксономічного розмаїття видів ураховувалися наступні таксономічні категорії: вид, рід, родина, ряд, підклас, клас, підтип і тип (усього вісім ієрархічних рівнів). У процесі експерименту таксономічна складність змінювалася від відносно простої до більш складної (рис. 66). Початковим етапом в експерименті було угруповання, що складалося з п'яти видів одного роду і виду, що відрізнявся від інших на рівні типу.

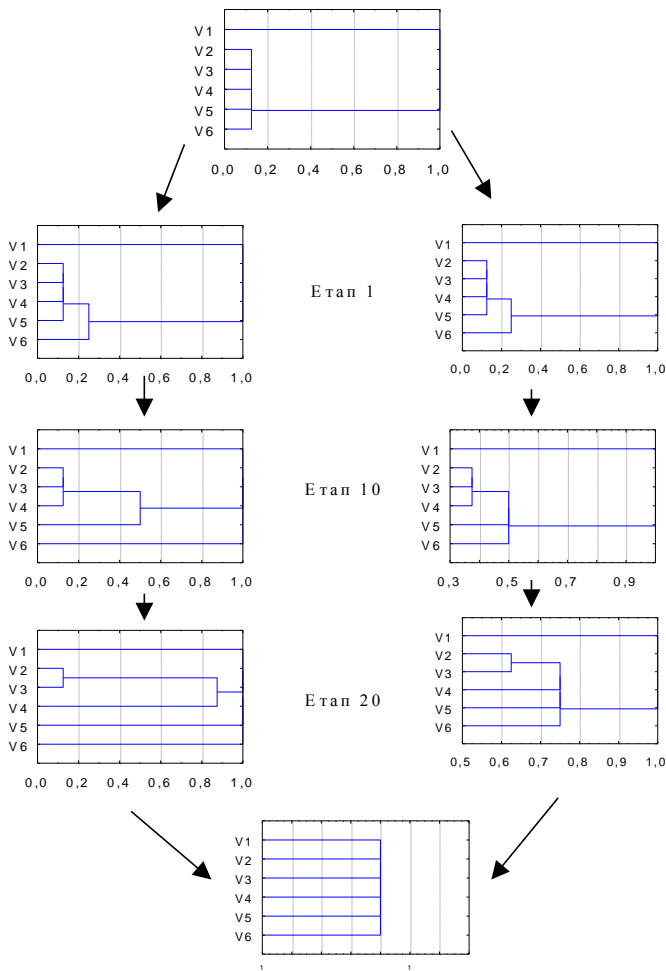


Рис. 66. Етапи ускладнення структури модельного угруповання

Ускладнення угруповань відбувалося за рахунок зміни таксономічного статусу тих п'яти видів, які з початку моделювання належали до одного роду. Цей процес здійснювався двома шляхами. Перший спосіб ускладнення (варіант 1, на рисунку 66 показаний послідовністю ліворуч) відбувався за наступним алгоритмом. Кожний вид поступово збільшував свій рівень таксономічної відмінності до рівня типу. Після досягнення рівня типу одним видом починався процес збільшення таксономічної відмінності наступного. Кінцевим етапом стало досягнення всіма видами рівня окремого типу. Варіант 1 можна назвати вертикальним способом ускладнення. При другому способі (варіант 2, на рисунку 66 – праворуч) збільшення таксономічного статусу видів відбувалося по черзі: спочатку рівня родини досягав один вид, потім другий тощо. Потім по черзі види досягали рівня ряду та наступних таксономічних рівнів. Варіант 2 можна назвати горизонтальним способом ускладнення угруповань. Два способи досягнення кінцевого етапу зайняли 29 кроків. На рисунку показані дендрограми таксономічної складності тільки деяких з етапів для того, щоб відобразити загальну тенденцію зміни угруповань. На рисунках 67, 68 показано динаміку індексів угруповань при зміні їх складності.

Перехід угруповань з кожним кроком на більш складний з погляду таксономічної ієрархії рівень у зазначеній послідовності відповідає інтуїтивним уявленням про складність і таксономічне розмаїття. При цьому число видів, що входять до угруповання, не змінюється. Тому видовий компонент розмаїття не робить ніякого внеску в зміну розмаїття розглянутого угруповання. Розмаїття угруповань в експерименті змінюється тільки за рахунок зміни відносин таксономічної подібності між видами. Модельний ряд угруповань дозволяє провести випробування властивостей різних мір таксономічного розмаїття і глибше зрозуміти особливості цих індексів. Крім формальних індексів розмаїття зазначений підхід дозволяє порівняти різні способи обчислення матриць таксономічної подібності – варіант матриці з рівними відстанями між таксономічними рівнями і варіант матриці із відстанню, що скорочується вздовж рівнів ієрархічної організації.

Чисельність видів у модельному угрупованні прийнята рівною 1, 2, 4, 8, 16 і 32. Максимальну чисельність має початково таксономічно найбільш віддалений вид.

Таксономічна ентропія угруповань, запропонована Ricotta and Avena (2003) (у роботі позначається як $H(K, P)$), демонструє загальну тенденцію збільшення своїх значень при збільшенні таксономічного розмаїття (рис. 67). Монотонне збільшення значень при зростанні складності є характерним для індексу $H(K, P)1$ у варіанті з вертикальною зміною таксономічної складності. У варіанті з горизонтальною зміною складності бачимо аркоподібні серії зі зростаючою тенденцією. До таксономічної складності (кількість ієрархічних рівнів) чутливим є індекс, обчислений для матриці з нерівною відстанню між рівнями – $H(K, P)2$. У варіанті з вертикальним збільшенням складності відбувається різке збільшення індексу $H(K, P)2$ з початку процесу ускладнення та уповільнення на наступних фазах. Практично не відбувається зростання складності при горизонтальному збільшенні (варіант 2) відповідно до індексу $H(K, P)2$ до кроку 15–17, що згодом компенсується різким стрибком.

За своїми властивостями таксономічна ентропія Рікотта–Авена (індекс $H(K, P)$) являє собою відкоректовану ентропію Шеннона–Вівера з урахуванням імовірності зустрічі виду за ступенем таксономічної близькості з іншими видами. Тому цей індекс реагує на зростання ієрархічної організації угруповань, але його відповідь на зміну складності угруповання (число ієрархічних рівнів) не є чітким. Це видно з множини варіантів динаміки при зміні властивостей системи – монотонна зміна, динаміка з кількістю екстремумів, запізнена відповідь при різних наступних компенсаторних

змінах. Така нестабільність поведінки індексу не може сприяти однозначній його інтерпретації в практичній роботі.

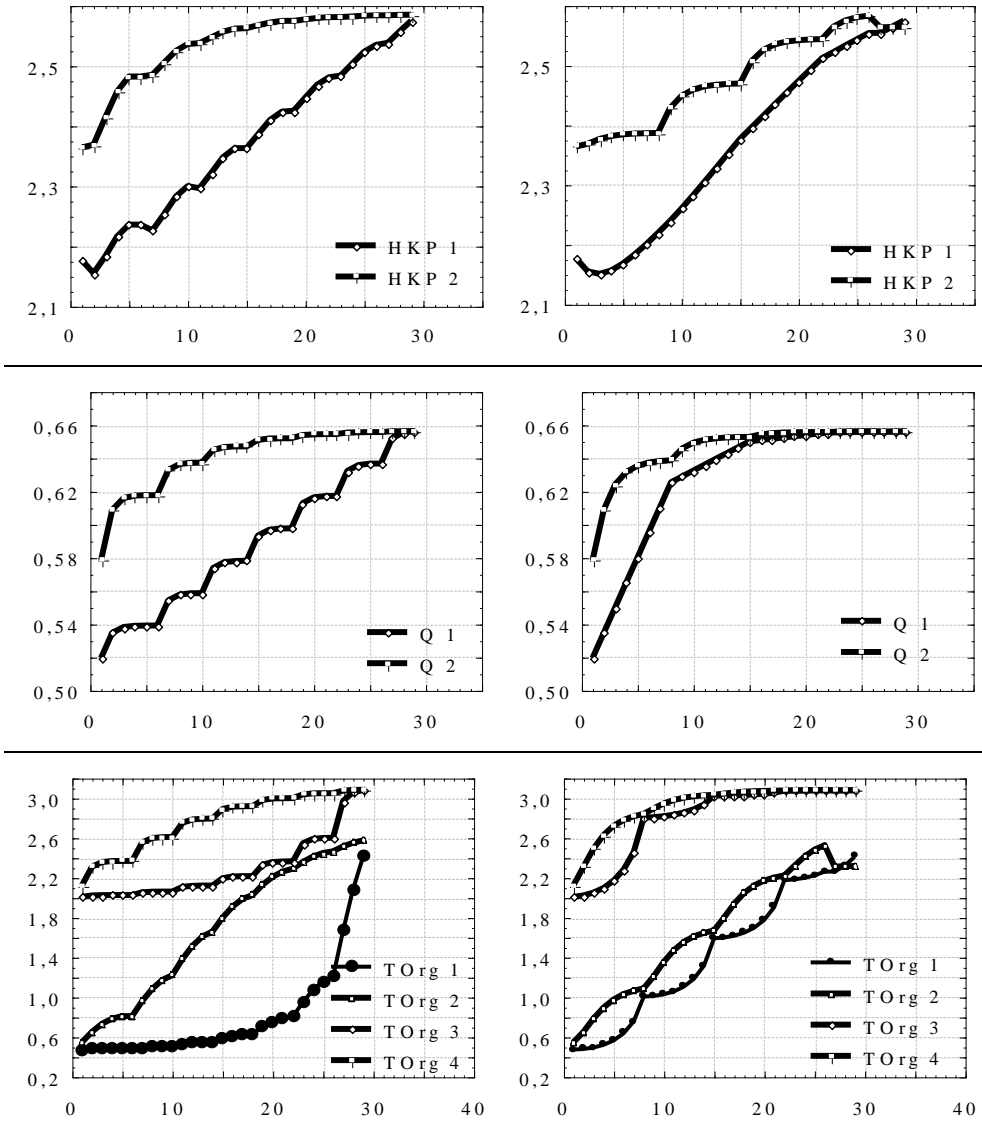


Рис. 67. Динаміка мір ієрархічного розмаїття гіпотетичного угруповання. По осі абсцис – кроки збільшення розмаїття. Ліворуч – варіант 1, праворуч – варіант 2 ускладнення угруповання

Якщо з умов модельного експерименту індекс видового розмаїття Шеннона не змінюється, то зміни індексу $H(K/P)$ (приріст інформації при урахуванні таксономічних відносин) повністю визначаються індексом $H(K, P)$.

Квадратична ентропія (Q) збільшується при зростанні таксономічного розмаїття угруповань (рис. 67). Зростання монотонне, а у варіанті 2 для матриці мір подібності з однаковими відстанями між рівнями – практично лінійне. Застосування матриці мір подібності з нерівними відстанями між ієрархічними рівнями дає можливість простежити зміну ієрархічної складності (індекс $Q2$).

Як уже відзначалося, фактор балансу використовується для оцінки відносин між пропорцією видів і їх внеском у таксономічне розмаїття угруповання. Оскільки чисельність видів в експерименті не змінюється, то фактор балансу повністю визначається квадратичною ентропією (Q) і середньою таксономічною розбіжністю ($\Delta+$).

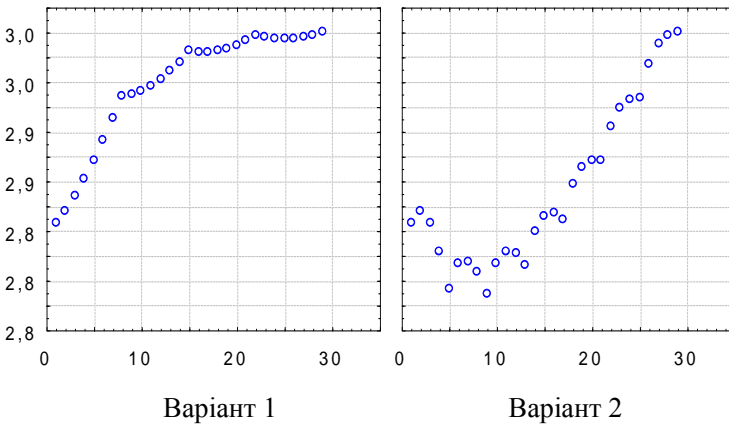


Рис. 68. Динаміка таксономічного розмаїття TD_{EZH} модельного угруповання

Індекс таксономічної організації угруповань, обчислений без урахування чисельності видів ($TOrg$ 1), відбиває зміни як таксономічного розмаїття, так і таксономічної складності. У послідовності ускладнення модельного угруповання, що пов'язано зі збільшенням таксономічного розмаїття, відбувається збільшення індексу $TOrg$ 1. При цьому у варіанті 1 точки залежності лягають практично на пряму лінію, а у варіанті 2 – на гладку С-подібну криву. Така форма залежності досить добре відбиває інтуїтивне уявлення про зміну ієрархічної організації модельного угруповання. У свою чергу, криві складаються з декількох С-подібних відрізків, що свідчить про різні кількісні закономірності зміни ієрархічної організації на різних масштабних рівнях. Урахування чисельності видів (індекс $TOrg$ 2) призводить до згладжування кривих. У варіантах 1 і 2 криві мають С-подібну форму, що наближається до прямої лінії. Різні відстані між ієрархічними рівнями підкреслює таксономічну складність угруповання (індекси $TOrg$ 3 і $TOrg$ 4). Тому залежності мають чітко виражений східчастий характер.

Динаміка індексу таксономічного розмаїття Ємельянова–Загороднюка–Хоменко (TD_{EZH}) наведена на рисунку 68. У варіанті експерименту при вертикальному збільшенні таксономічного розмаїття (варіант 1) індекс хвилеподібно збільшується, наближається до плато на кінцевих етапах ускладнення угруповань. У варіанті 2 спостерігається досить складна динаміка індексу. Загальна тенденція зміни індексу має підковоподібну форму, з гілками, спрямованими угору. Але сама крива складається з множини підків зі спрямованими вниз гілками. Безумовно, індекс TD_{EZH} відбиває певний аспект мінливості ієрархічної структури, але складність динаміки індексу істотно ускладнює його інтерпретацію в практичній роботі.

Ентропія ієрархічної організації Шеннона–Вівера в інформаційному аспекті (H_{inf}) монотонно збільшується зі збільшенням складності угруповань. Наявність

ієрархічних рівнів у структурі угруповань не відбивається різкими змінами динаміки індексу. Індекс H_{mf} можна розглядати як досить зручний інструмент для кількісної оцінки змін ієрархічного розмаїття системи.

20

МЕТОДОЛОГІЯ ЕКОМОРФІЧНИХ МАТРИЦЬ ДЛЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЕКОЛОГІЧНОГО РОЗМАЇТТЯ

**Витончуй свій розум, шукай, помічай,
думай, уявляй, розміщуй речі
на свої місця,
та посади Творця на Його престол.**

Сефер Ісцира

20.1. Розмаїття як система

При інтерпретації розмаїття ми застосували методологічний підхід Л. А. Петрушенка (1971) для визначення системи. Розмаїття відбиває досить важливу загальну властивість живої та неживої природи. Ця властивість знаходить своє відображення в інших уявленнях, близьких до уявлення розмаїття, таких як видове багатство, вирівняність, таксономічне розмаїття, ієрархічна складність, організація, екологічне розмаїття, алгоритмічна складність, чисельність, біомаса, продуктивність, екологічна місткість, екологічна ніша, функціональне розмаїття. Перелік цих уявлень можна значно розширити. Специфіку понять розмаїття можна зрозуміти, розглядаючи його в системі інших, споріднених йому понять.

Залежно від рівня абстрактності та конкретності, на якому розглядається явище, процес або об'єкт, він може з'являтися перед нами у формі системи, об'єднання, множини або утворення (Петрушенко, 1971). Кожний рівень абстракції та конкретності характеризується своїм різноманіттям. Крім визначеності відповідного рівня на специфіку розмаїття накладає свій відбиток необхідність існування та змісту утворення, множини, об'єднання та системи.

Утворення як найбільш абстрактний рівень не має розмаїття. Прикладом утворення можуть бути біологічні види, конкретні екологічні системи (ліс, луг, озеро тощо.), організм тварини, рослина, екоморфа. Всі зазначені об'єкти матеріального світу на початковому етапі сприйняття або вивчення виявляються зовсім не визначеними, тому що їх складові елементи та зв'язки ще не розрізнені. У цьому сенсі утворення не має розмаїття.

При збільшенні конкретності утворення з'являється перед нами як множина. Множина має елементи та зв'язки між ними. Прикладом множини можуть бути видові списки мешканців відповідного біотопу, колекції тварин або рослин, геоботанічні або зоологічні описання місцевостей, збори представників окремих популяцій. Відображенням у розмаїтті такої властивості множини як наявності елементів є число цих елементів. Досить популярним показником цього аспекту розмаїття є видове

багатство або чисельність населення. Чисельність населення пов'язана з видовим багатством – чим більше населення, тим більше ймовірність появи нового виду. Крім того, якщо в даній множині можуть бути розрізнені всі елементи, то його чисельність також є мірою розмаїття. У множині між елементами існують зв'язки, що в розмаїтті відбивається уявленням вирівняності. Елементи та зв'язки в множині не змінюються в просторі і у часі. Очевидно, що число елементів є властивістю саме цього описання або цієї колекції. Іншому описанню відповідатиме інше число елементів (нехай навіть чисельно вони будуть рівні, тому що ці утворення різні). Таким чином, видове багатство і вирівняність відображують розмаїття утворень, які перебувають на рівні абстракції множини, але ще не мають рівня конкретності системи. Із цього виходить, що видове багатство та вирівняність є важливими характеристиками розмаїття, але вони самі не здатні відбивати зв'язок розмаїття з багатьма важливими системними властивостями, які впливають із конкретності та внутрішньої необхідності існування системи.

В. К. Шитіков і Г. С. Розенберг у своїй роботі «Структурний аналіз екологічних систем» (2005) відзначають: «Оцінка біорізноманіття в просторі видів значною мірою некоректна, у першу чергу тому, що ніяк не враховується морфологічна, функціональна, екологічна подібність/розбіжність між самими видами. Кожний вид представляється як ізольований таксон, інформаційно рівно віддалений від усіх інших». Однак оцінка розмаїття в просторі видів коректна, тому що ця оцінка відбиває розмаїття утворення як множини.

Властивості утворення як системи і як множини різні. При переході від розгляду утворення як системи до розгляду його як множини багато властивостей системи ніби відходять на задній план, але не зникають зовсім, а з'являються властивості утворення як множини. Система та множина є різними зрізами утворення на різних рівнях абстрактності/конкретності. Тому відмовляти в коректності оцінці розмаїття множини немає причин. Безумовно, урахування морфологічних, функціональних, екологічних розбіжностей між видами є важливим для характеристики розмаїття, але ця характеристика здійснюється на рівні системи за допомогою інших мір, які, власне кажучи, також можуть ґрунтуватися на інформаційних мірах розмаїття.

Множина при збільшенні конкретності може набувати форми об'єднання. Існування множини як об'єднання обумовлене зовнішніми стосовно множини причинами. При їх усуненні об'єднання перестає існувати. Якщо існування об'єднання обумовлене внутрішніми причинами і таке об'єднання певним чином незалежне (стійке) від зовнішніх умов, то воно є системою. Множини можуть бути суб'єктивно (зовнішня причина) згруповані в об'єднання. Якщо в таких об'єднань існують внутрішні причини існування, то вони є системами. Таким чином, угруповання живих організмів, біотопів, популяцій видів тощо, які виділяються в процесі дослідження, є об'єднаннями. Якщо існують природні причини існування цих угруповань, то вони є системами і мають властивості систем.

Виділення об'єднань є змістом процедур ординації угруповань. Ординація угруповань є тим більш правомірною, чим більшою мірою виділені об'єднання мають внутрішню необхідність існування, тобто є системами.

Внутрішні причини існування мають конкретний екологічний зміст. До їх числа можна віднести функціональну розбіжність та функціональну компліментарність видів в угрупованні, екологічні взаємодії (хижацтво, мутуалізм, коменсалізм тощо), екологічну місткість. Зазначені властивості екосистеми формують додатковий аспект розмаїття, що безпосередньо пов'язаний із природою екосистеми.

А. Ф. Алімов (2000) вважає, що розмаїття угруповань може служити мірою складності структури; зростання величини індексу розмаїття вказує на збільшення невизначеності та однорідності структури. Очевидно, що індекси розмаїття, які залежать від числа видів і вирівняності їх розподілу, відбивають властивості угруповань як множини, але не як системи. Вони явно не враховують зв'язків між елементами (видами) угруповань, а характер непрямої залежності є дуже мінливим і невизначеним. Тому немає ніяких підстав намагатися встановити зв'язок між різноманіттям, обмірюваним за допомогою «класичних» індексів, і складністю структури угруповань. Складність структури припускає розмаїття елементів і розмаїття зв'язків між ними.

Міра розмаїття, що враховує як розмаїття елементів (їх число та вирівняність), так і розмаїття зв'язків в угрупованні, може бути мірою складності структури. Ця міра буде характеризувати угруповання не як множину, а як систему.

Таким чином, розмаїття – складне та багатогранне явище, що знаходить своє відбиття в багатьох аспектах екосистеми. Для виявлення і характеристики розмаїття його необхідно відобразити в системі інших, споріднених йому уявлень.

20.2. Синекологічні показники угруповань ґрунтової фауни

Для кількісної характеристики якого-небудь явища, об'єкта або процесу треба побудувати поняття особливого роду – показник. Він повинен давати кількісну характеристику явища в єдності з його якісною визначеністю (Баканов, 2000). Показник складається з моделі якісної сторони явища, що встановлює: що, де, коли і яким чином підлягає виміру (*якісний реквізит*), і числового відображення явища в конкретних умовах місця і часу (*кількісний реквізит*) (Едельгауз, 1977). Кожному екологічному поняттю повинен відповідати певний показник, тому що вводити в екологію поняття, які не можна *охарактеризувати кількісно*, навряд чи доцільно. Усяке явище або процес можуть мати багато різних сторін або аспектів. Лише порівняно просте явище можна охарактеризувати одним показником, складні явища характеризуються цілою системою показників, кожний з яких вимірює якийсь один аспект явища. На їх підставі можна будувати комплексні показники (Баканов, 2000). Екологічна матриця є таким комплексним показником.

А. І. Баканов (2000) вважає, що одним з перспективних завдань екології є одержання такої кількості показників, які всебічно характеризують водну екосистему. Для описання наземних екосистем запропонований набір, що включає понад 80 різних показників (Исаков и др., 1986). Запропоновано вектор екорозмаїття, що включає п'ять компонентів (α , β , γ , δ , η), кожний з яких являє собою специфічний компонент екорозмаїття (Roy et al., 2004). Перший компонент представляє детермінанти навколишнього середовища (довгота, широта, висота, температура та кількість опадів), що відповідає за істотні композиційні, структурні та функціональні зміни розмаїття. Компоненти з другого по п'ятий вектори являють собою множину структурних і функціональних характеристик розмаїття (індекс Шеннона, спектр життєвих форм, таксономічна мінливість, функціональний індекс) (Roy et al., 2004).

Різні показники можна класифікувати за різними підставами, наприклад: показники вимірювані (чисельність, біомаса) і розрахункові (продукція, агрегованість); показники прості (характеризують об'єкт з одного боку), комбіновані (характеризують об'єкт із різних боків) і комплексні (містять відповідні характеристики декількох компонентів екосистеми); показники окремих компонентів і системні показники, що відбивають цілісні властивості екосистеми; показники структурні та функціональні;

показники статичні і динамічні; показники, які можуть бути виражені похідною за часом (характеризують швидкість змін), і показники, що виражаються інтегралом у часі (характеризують підсумок процесу) (Федоров и др., 1980).

Показники, які характеризують в основному цілісні властивості екосистем: ступінь автономності (включеність у систему вищого рангу), цілісність (автономність елементів системи), сюди ж примикають: організованість, упорядкованість, жорсткість, ступінь централізації, емерджентність, сумативність, неідентичність (важливо при прогнозуванні за аналогією), насиченість (пов'язана з екологічною ємністю), структурність (кількість підсистем, рівнів, блоків), розмаїття і варіабельність елементів, просторове розмаїття (в тому числі ступінь сконденсованості), складність, стабільність, стійкість, живучість, надійність, чутливість, ступінь речовинної, енергетичної та інформаційної відкритості, пропускна здатність, часові характеристики – наявність тренду, період і амплітуда коливань, час затримки, ступінь консервативності, власний період коливань, час повернення у вихідний стан, швидкість і прискорення сукцесії, зрілість, швидкодія, лабільність (співвідношення стійкості структури і рухливості функцій), керованість, прогностичність, ступінь оптимальності (ефективності) функціонування, у тому числі для конкретних видів використання, ступінь адаптивності, ступінь “нормальності” або “патологічності”, показники, що характеризують взаємодію екосистеми та людського суспільства (антропогенне навантаження, здатність до самоочищення, продуктивність, рекреаційні можливості і т. д.) (Баканов, 2000).

Для характеристики розмаїття нами відібраний ряд показників екосистеми, які можна розділити на наступні групи.

1. Показники розмаїття екосистеми

1.1. Логарифм чисельності угруповань

1.2. Показники видового розмаїття

1.2.1. Число видів в угрупованні (у натуральному (Sp) і логарифмічному (Log Sp) масштабі);

1.2.2. Оцінка числа видів (E(S));

1.2.3. Оцінка числа видів за Чао (SpChao);

1.2.4. Індекс Шеннона (Shannon);

1.2.5. Індекс Сімпсона (Simpson 2);

1.2.6. Індекс Бергера–Паркера (BP);

1.2.7. Оцінка індексу Шеннона, коли число видів невідоме (ChaoH);

1.2.8. Оцінка індексу Сімпсона, коли число видів невідоме (ChaoS);

1.2.9. Еквітабільність за Шенноном (число видів, 2^{Shannon});

1.2.10. Еквітабільність за Сімпсоном (число видів, Simpson 1);

1.2.11. Логарифмічний варіант індексу Сімпсона ($-1 \cdot \log \text{Simpson}$);

1.2.12. Вирівняність 1-го порядку (за Пілоу) (Even 1);

1.2.13. Вирівняність 2-го порядку (Even 2).

1.3. Характеристики розподілу видів в угрупованні

1.3.1. Сума квадратів композиції видів (SS1);

1.3.2. Сума квадратів композиції видів (SS2) виходячи із припущення про геометричний розподіл чисельності видів;

1.3.3. Середня сума квадратів композиції видів (Var 1);

1.3.4. Середня сума квадратів композиції видів (Var 2) виходячи із припущення про геометричний розподіл чисельності видів;

1.3.5. Центроїд композиції видів (Var 1);

- 1.3.6. Центроїд композиції видів (V_{ar} 2) виходячи із припущення про геометричний розподіл видів в угрупованні;
- 1.3.7. Алгоритмічна складність угруповань (L);
- 1.3.8. Структурна ентропія ($L-H$);
- 1.3.9. Ентропія Кульбака (H_{Kulbak});

2. Функціональні показники екосистеми

- 2.1. Біомаса екосистеми (у логарифмічному масштабі)
- 2.2. Індекс продукції екосистеми (P)
- 2.3. Питома продукція екосистеми (P/B)
- 2.4. Оцінка потенціалу росту екосистеми (r)
- 2.5. Екологічна місткість місцеперебування
 - 2.5.1. Екологічна компресія (за мірою таксономічної відстані) ($CompEc$ tax);
 - 2.5.2. Екологічна місткість місцеперебування (за мірою таксономічної відстані) (Wc tax);
 - 2.5.3. Рівень засвоєння екологічної місткості угруповань (за мірою таксономічної відстані) ($Real$ tax);
 - 2.5.4. Екологічна компресія (за мірою екологічної відстані) ($CompEc$ есо);
 - 2.5.5. Екологічна місткість місцеперебування (за мірою екологічної відстані) (Wc есо);
 - 2.5.6. Рівень засвоєння екологічної місткості угруповань (екологічна відстань) ($Real$ есо).
- 2.6. Трофоморфи
 - 2.6.1. Сапрофаги (Sp);
 - 2.6.2. Фітофаги (FF);
 - 2.6.3. Зоофаги (ZF).
- 2.7. Топоморфи
 - 2.7.1. Епігейні (Ep);
 - 2.7.2. Ендогейні (End);
 - 2.7.3. Норники ($Anec$).
- 2.8. Гіроморфи
 - 2.8.1. Ксерофіли (Ks);
 - 2.8.2. Мезофіли (Ms);
 - 2.8.3. Гігрофіли (Hg);
 - 2.8.4. Ультрагігрофіли (UHg).
- 2.9. Центрофоморфи
 - 2.9.1. Оліготрофоценоморфи ($OITr$);
 - 2.9.2. Мезотрофоценоморфи ($MsTr$);
 - 2.9.3. Мегатрофоценоморфи ($MgTr$);
 - 2.9.4. Ультрамегацентрофоморфи ($UMgTr$).
- 2.10. Функціональні індекси
 - 2.10.1. Міра інтенсивності процесів гуміфікації ($Sp/(FF+ZF)$);
 - 2.10.2. Співвідношення підстилкових і норних форм до власне ґрунтових ($(Ep+Anec)/End$);
 - 2.10.3. Співвідношення підстилкових форм до норних і власне ґрунтових ($Ep/(End+Anec)$).

3. Функціональне розмаїття

- 3.1. Розмаїття за чисельністю (H_{Ab})
- 3.2. Розмаїття за біомасою (H_{Biom})

- 3.3. Спільне розмаїття за чисельністю і біомасою ($H_{Ab+Biom}$)
- 3.4. Спільна інформація розмаїття за чисельністю і біомасою ($I_{(A,B)}$)
- 3.5. Функціональна вирівняність (за біомасою) ($Func_{Ev}$)
- 3.6. Функціональна дивергенція (за біомасою) ($Func_{Div}$)
- 3.7. Середня біомаса особин (Av_{Biom})
- 3.8. Функціональне багатство (F_{Rich})

4. Мультифрактальні властивості розподілу видів

- 4.1. Кут нахилу прямої до максимуму мультифрактального спектра, проведеної з початку координат ($Fract_{Anagl}$)
- 4.2. Відстань від початку координат до максимуму мультифрактального спектра ($Fract_{Vect}$)
- 4.3. Дисперсія мультифрактального спектра ($Fract_{StDev}$)
- 4.4. Асиметрія мультифрактального спектра ($Fract_{Skew}$)

5. Індекси таксономічного розмаїття

- 5.1. Індекс таксономічної складності Ємельянова–Загороднюка–Хоменко (TD_{EZH})
- 5.2. Таксономічна ентропія Шеннона ($QW1$)
- 5.3. Приріст інформації порівняно із застосуванням індексу Шеннона за рахунок урахування таксономічних зв'язків між видами ($QE1$)
- 5.4. Спільна таксономічна ентропія ($HTD1$)
- 5.5. Спільна таксономічна ентропія з урахуванням чисельності видів ($HTD2$)
- 5.6. Таксономічна організація ($TOrg1$)
- 5.7. Таксономічна організація з урахуванням чисельності видів ($Torg2$)
- 5.8. Квадратична таксономічна ентропія (Q)
- 5.9. Фактор балансу квадратичної ентропії (B)
- 5.10. Ентропія таксономічних відстаней (N_{Entr})
- 5.11. Середня таксономічна розбіжність ($DT1$)
- 5.12. Середня таксономічна розбіжність з урахуванням чисельності видів ($DT2$)
- 5.13. Варіація таксономічної розбіжності (Var_{DT1})
- 5.14. Варіація таксономічної розбіжності з урахуванням чисельності видів (Var_{DT2})
- 5.15. Асиметрія таксономічної розбіжності (SKW)

6. Індекси екологічного розмаїття

- 6.1. Екологічна ентропія Шеннона ($QW1_{Eco}$)
- 6.2. Приріст інформації порівняно із застосуванням індексу Шеннона за рахунок обліку екологічних зв'язків між видами ($QE1_{Eco}$)
- 6.3. Спільна екологічна ентропія ($HTD1_{Eco}$)
- 6.4. Спільна екологічна ентропія з урахуванням чисельності видів ($HTD2_{Eco}$)
- 6.5. Екологічна організація ($TOrg1_{Eco}$)
- 6.6. Екологічна організація з урахуванням чисельності видів ($Torg2_{Eco}$)
- 6.7. Квадратична таксономічна ентропія (Q)
- 6.8. Фактор балансу квадратичної ентропії (B)
- 6.9. Ентропія екологічних відстаней ($N_{EntrEco}$)
- 6.10. Середня таксономічна розбіжність ($DT1$)
- 6.11. Середня таксономічна розбіжність з урахуванням чисельності видів ($DT2$)
- 6.12. Варіація екологічної розбіжності (Var_{DT1Eco})
- 6.13. Варіація екологічної розбіжності з урахуванням чисельності видів (Var_{DT2Eco})
- 6.14. Асиметрія екологічної розбіжності (SKW_{Eco}).

20.3. Екологічна матриця-оператор

Перелік зазначених характеристик являє собою екологічне описання угруповань ґрунтових безхребетних. Вхідною інформацією, на основі якої відбувається побудова екологічної матриці, є вектор-рядок з переліком видів і зазначенням їх чисельності. Інформація у векторі-стовпці повинна бути розшифрована за допомогою матриці-оператора, після чого ми одержуємо екологічну характеристику угруповань. Матрицю-оператор, за допомогою якої здійснюється перетворення інформації, ми називаємо екологічною матрицею-оператором.

Розглянемо простий приклад. Нехай вектор-стовпець містить чисельності видів a_i ; матрицею-оператором буде вектор, що містить ваги відповідних видів b_i . Тоді добуток вектора a на матрицю b дасть важливу екологічну властивість угруповання – його біомасу B (рис. 69).

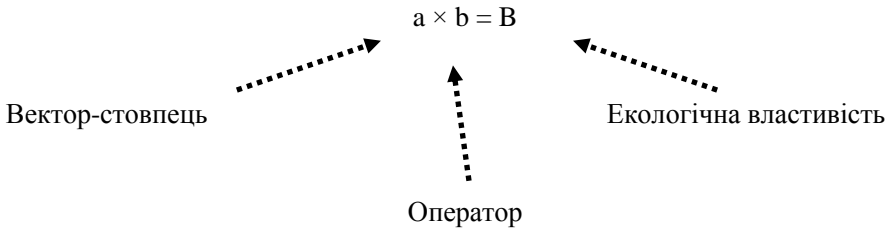


Рис. 69. Перетворення у матричній формі

Слід відзначити, що операція добутку векторів еквівалентна виразу:

$$a \times b = \sum_{i=1}^N (a_i \times b_i)$$

Якщо вектором-рядком виступатимуть частки відповідних видів p_i , а оператором буде той самий вектор, одержимо індекс Сімпсона:

$$p \times p = S.$$

Якщо оператором виступатиме логарифм частки кожного виду, одержимо індекс Шеннона:

$$- p \times \log(p) = H.$$

Якщо вхідною інформацією буде матриця, що складається із двох векторів a і p – $A(a, p)$, а оператором буде матриця $O(b, p, \log(p))$, то одержимо вектор екологічних характеристик угруповань:

$$A(a, p) \times O(b, p, \log(p)) = R(B, S, H).$$

Відповідно, матриця $R(B, S, H)$ містить відомості про біомасу, розмаїття Сімпсона та розмаїття Шеннона угруповань.

Загалом процедура має вигляд:

$$A \times O \rightarrow R.$$

Вхідна інформація про видовий склад угруповань і чисельності видів зазнає дії оператора і ми одержуємо екологічну характеристику угруповань. Якщо на вході знаходиться не вектор-стовпець, який містить інформацію про одне угруповання, а матриця, яка містить інформацію про кількість угруповань, то на виході одержимо також матрицю екологічних характеристик, або екологічну матрицю.

Конструкція екологічної матриці-оператора та кількість характеристик угруповань на виході визначаються цілями дослідження і в принципі не мають обмежень за властивостями і кількістю.

В основі методу екологічних матриць лежить ідея про те, що в списку видів як у множині міститься набагато більше інформації, ніж в аналогічному за числом елементів та їх пропорцій іншої множини неживих об'єктів. Додаткова інформація виникає в силу того, що угруповання живих організмів, що сприймається нами на першому етапі як множина видів, є системою. Виявлення системних властивостей дає нове джерело інформації.

Слід зазначити, що процедура $A \times O \rightarrow R$ замість вхідної множини A , що містить N елементів, дозволяє одержати множину R з теоретично нескінченною множиною елементів. Очевидно, що при збільшенні числа елементів множини R на певному етапі приріст інформації припиняється, а замість інформації ми одержуємо приріст інформаційного шуму. Тому для того, щоб виявити корисну інформацію, яка міститься в множині R , необхідно цю множину подати як систему, тобто встановити її структуру. Для виявлення структури множини R необхідне порівняння її елементів.

Множини A і R принципово відрізняються можливостями порівняння та інтерпретації. У множині A може бути виявлена структура, що, власне кажучи, і робиться завдяки ординаційним технікам. Але порівняти два угруповання за видовими списками, якщо в них немає загальних видів, неможливо. Крім того, результати ординації угруповань (непряма ординація) повинні бути інтерпретовані шляхом порівняння з об'єктивними екологічними змінними (пряма ординація). У кожному випадку результати ординації мають локальний характер.

Принципово те, що порівняння множини A відбувається за елементами множини, які не відбивають емерджентних властивостей множини.

Множина R містить змінні, які описують саме емерджентні властивості. Ці властивості притаманні всім угрупованням і можуть бути порівняні. Очевидно, чисельність, біомаса, продуктивність, розмаїття та інші властивості можуть бути оцінені для всіх угруповань. Головне, ці властивості відбивають особливості множини (системи) як цілого і ми порівнюємо не елементи, які досить опосередковано несуть у собі відбиток цілого, а властивості цілого (множини, системи).

Таким чином, процедура методології екологічних матриць може бути доповнена наступним етапом:

$$A \times O \rightarrow R,$$

$$R \times S \rightarrow R_s,$$

де S позначає операцію виявлення структури множини R , а R_s – структуровану множину, внутрішньо необхідну за своїм існуванням, що має властивості системи.

20.4. Структурування множини способами багатовимірною факторного аналізу

Матриця R може включати велику кількість різних характеристик угруповань, а її розмірність може прагнути до нескінченності. Однак екологічні характеристики можуть нести інформацію одна про іншу, тобто вони можуть бути скорельовані. Тому збільшення числа стовпців матриці R (включення в розгляд нових характеристик) веде до безмежного збільшення корисної інформації. Важливою є процедура виявлення структури множини R :

$$R \times S \rightarrow R_s.$$

Як процедура S може виступати багатовимірний факторний аналіз. Змістом аналізу є зниження розмірності простору, у якому розглядається об'єкт, і виявлення величин, які можуть бути змістовно інтерпретовані, – факторів.

Матриця R , що зазнала факторного аналізу, містить 87 змінних і 145 описів комплексів ґрунтових тварин степового Придніпров'я.

Перші 7 факторів пояснюють 77,5% дисперсії простору ознак. Фактор 1 описує 25,09% дисперсії, фактор 2 – 16,25%, фактор 3 – 15,24%, фактор 4 – 6,2%, фактор 5 – 7,59, фактор 6 – 3,48%, фактор 7 – 3,65% (рис. 70). Таким чином, значна частина мінливості простору ознак, сформованого 87 змінними, може бути описана за допомогою семи змінних (факторів).

У результаті факторного аналізу ми можемо одержати ортогональні фактори. Ортогональність припускає незалежність факторів, що найчастіше не відповідає дійсності. Тому інтерпретація ортогональних факторів викликає певні труднощі. Труднощі полягають у тому, що ортогональне рішення надає нам об'єднання, а не систему. Факторне вирішення зазнало варімакс-косокутного обертання.

Факторні навантаження первинних факторів (*Primary*) після косокутного обертання були повторно оброблені засобами факторного аналізу для одержання вторинних (*Second*) ортогональних факторів, що становить сутність ієрархічного факторного аналізу (Schmid, Leiman, 1957).



Рис. 70. Власні числа в порядку зменшення своїх значень

20.4.1. Фактор 1: видове багатство угруповань

Фактор 1 має високі навантаження на такі перемінні як видове багатство, індекси розмаїття Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера, алгоритмічна складність угруповань, індекс таксономічної складності Ємельянова–Загороднюка, таксономічна ентропія Шеннона, спільна таксономічна ентропія, ентропія таксономічних відстаней, екологічна ентропія Шеннона, спільна екологічна ентропія, ентропія екологічних відстаней, екологічна місткість місцеперебування (у таксономічному і екологічному аспектах) (табл. 72). Таким чином, фактор 1 можна інтерпретувати як видове багатство угруповань.

Перше, що привертає увагу при розгляді властивостей фактора 1, це те, що з усіх розглянутих функціональних характеристик зв'язок з фактором 1 має тільки екологічна місткість місцеперебування. Видове багатство та екологічна місткість місцеперебування тісно позитивно пов'язані. Природно, що чим вища екологічна місткість місцеперебування, тим більшу кількість видів у ньому можна зустріти.

Зв'язок між видовим багатством і такими функціональними властивостями угруповань як біомаса, чисельність, продуктивність і питома продуктивність, неоднозначний. За результатами факторного аналізу видове багатство (фактор 1) не пов'язане із зазначеними функціональними характеристиками. Але, з іншого боку, число видів в угрупованні (Log Sp) демонструє тісний кореляційний зв'язок із чисельністю населення ґрунтових безхребетних ($r=0,60$), біомасою ($r=0,54$), продуктивністю ($r=0,55$). Очевидно, що зв'язок, який фіксується коефіцієнтами кореляції, не є результатом прямої взаємодії між різноманіттям і функціональними характеристиками угруповань. Можна припускати, що існує третя причина, яка впливає на видове розмаїття з одного боку, і на функціональні характеристики – з іншого. Саме ця діюча причина може бути джерелом кореляційного зв'язку. Але при ієрархічному факторному аналізі кореляційний зв'язок між різноманіттям та функціональними характеристиками пояснюється різними факторами, тому між фактором 1 (видове багатство угруповань) і чисельністю, біомасою та продуктивністю достовірного зв'язку не існує.

Таблиця 72

Багатовимірний ієрархічний факторний аналіз екологічної матриці угруповань ґрунтових безхребетних степового Придніпров'я (наведені значення більші за модулем 0,3)

Параметр	Second 1	Second 2	Second 3	Primary 1	Primary 2	Primary 3	Primary 4	Primary 5	Primary 6	Primary 7
Чисельність	–	0,56	0,32	–	0,65	–	–	–	–	–
Біомаса	–	0,65	–	–	0,52	–	–	–	–	–
P	–	0,63	–	–	0,57	–	–	–	–	–
P/B	–	–0,43	–	–	–	–	0,70	–	–	–
R	–	0,37	–	–	0,70	–	–	–	–	–
CompEc tax	–0,41	–0,44	–	–	–	0,67	–	–	–	–
Wetax	0,30	–	0,60	0,51	–	–	–	–	–	–
Realtax	0,35	–0,41	–	–	0,64	–	–	–	–	–
CompEc eco	–	–	–0,60	–0,32	–	–0,58	–	–	–	–
Wseco	0,31	–	0,62	0,55	–	–	–	–	–	–
Realeco	0,32	–0,45	–	–	0,70	–	–	–	–	–
Sp	–	0,71	–	–	0,47	–	–	–	–0,27	–
FF	–	–0,55	–	–	–0,44	–	–	–	–	0,38
ZF	–	–0,62	–	–	–0,32	–	–	–	0,30	–
Ep	0,31	–	–	–	–	–0,55	–	–	0,30	–
End	–0,41	–0,60	–	–	–	0,32	–	–	–	–
Anec	–	0,54	–	–	–	–	–0,64	–	–	–
Ks	–	–0,69	–0,30	–	–0,46	–	–	–	–	0,30
Ms	–	–	0,39	–	–	–	–	–	–0,57	–
Hg	–	0,65	–	–	–	–	–0,37	–	–	–
UHg	–	–	–	–	0,38	–	–	–	–	–0,37
OITr	–	–0,58	–0,42	–	–0,43	–	–	–	0,34	–
MsTr	–	0,40	–	–	–	–	–	–	0,38	–
MgTr	–	0,37	0,40	–	–	–	–	–	–0,55	–

Параметр	Second 1	Second 2	Second 3	Primary 1	Primary 2	Primary 3	Primary 4	Primary 5	Primary 6	Primary 7
UMgTr	–	–	0,36	–	–	0,37	0,32	–	–	–
Sp/(FF+ZF)	–	0,66	–	–	0,49	–	–	–	–	–
(Ep+Anecc)/End	0,36	0,56	–	–	–	–	–	–	0,40	–0,34

Продовження таблиці 72

Параметр	Second 1	Second 2	Second 3	Primary 1	Primary 2	Primary 3	Primary 4	Primary 5	Primary 6	Primary 7
Ep/(End+Anecc)	–	–	–	–	–	–0,53	–	–	0,39	–
Sp	–	–	0,57	0,61	–	–	–	–	–	–
E(S)	–	–	0,35	0,51	–	–	–	–	–	0,38
SS1	–	0,47	–	–	0,64	–	–	–	–	–
Var1	0,74	–	–	–	–	–	–	–0,42	–	–
Var1	–	–0,60	–0,37	–	–0,59	–	–	–	–	–
2^Shannon	0,48	–	0,44	0,60	–	–	–	–	–	0,31
Chao	0,57	–	0,41	0,57	–	–	–	–	–	–
SpChao	–	–	0,37	0,52	–	–	–	–	–	0,37
Simpson 1	0,57	–	0,34	0,53	–	–	–	–	–	0,34
Chao	0,70	–	0,39	0,44	–	–	–	–	–	–
BP	0,60	–	–	0,33	–	–	–	–0,49	–	0,31
LogSp	0,32	–	0,61	0,59	–	–	–	–	–	–
Shannon	0,57	–	0,48	0,57	–	–	–	–	–	–
–1*log Simpson	0,66	–	0,37	0,50	–	–	–	–	–	–
Simpson2	0,70	–	0,39	0,43	–	–	–	–	–	–
L	0,57	–	0,48	0,57	–	–	–	–	–	–
L–H	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
H Ab	–	–	–	–	–	–	–	–0,31	–	–
H Biom	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
H Ab+Biom	–	0,33	0,34	–	–	–	–	–	–	–
I (A,B)	–	–	–0,36	–0,35	–	–	–	–0,30	–	–
FuncEv	–	–0,54	–	–	–	–	0,30	–	–	–
FuncDiv	–	–0,33	–	–	–	–	0,35	–	–	–
AvBiom	–	–	–	–	–	–0,44	–	–	–0,38	–
FRich	–	0,56	–	–	–	–	–0,49	–	–	–
HKulbak	–	–	–	–	–	–	–	0,67	–	–
Fract Angl	–	–	–	–	–0,59	–0,36	–	0,32	–	–
Fract Vect	0,37	–0,42	–	–	–0,59	–	–	–	–	–
Fract StDev	–0,52	–	–	–	–	0,44	–	0,36	–	–0,31
Fract Skew	0,45	–	–	–	–	–	–	–0,66	–	–
HEml	–	–	–0,56	–0,48	–	–0,39	–	–	–0,32	–
Even1	0,71	–	–	–	–	–0,33	–	–0,37	–	–
Even2	0,67	–	–	–	–	–	–	–0,64	–	–
QW1	0,32	–	0,60	0,60	–	–	–	–	–	–

QE1	-0,68	-	-	-	-	0,33	-	0,41	-	-
HTD1	-	-	0,64	0,57	-	-	-	-	-	-
HTD2	-	0,31	0,43	-	0,52	0,40	-	-	-	-

Закінчення таблиці 72

Параметр	Second 1	Second 2	Second 3	Primary 1	Primary 2	Primary 3	Primary 4	Primary 5	Primary 6	Primary 7
TOrg1	-	0,50	-	-	-	-0,58	-	-	-	-
TOrg2	-	0,60	-	-	0,31	-0,40	-	-	-	-
B	-	-	0,45	-	-	-	-	-	-	-0,47
NEntr	0,60	-	-	0,33	-	-0,58	-	-	-	-
SKW	-	-0,32	0,36	-	-	0,70	-	-	-	-
DT1	-	0,48	-	-	-	-0,68	-	-	-	-
VarDT1	-0,39	-	0,31	-	-	0,70	-	-	-	-
DT2	0,62	0,42	-	-	-	-0,40	-	-	-	-
VarDT2	-0,67	-	-	-	-	0,33	-	-	-	0,37
QW1Eco	-	0,30	0,61	0,59	-	-	-	-	-	-
QE1Eco	-0,66	-	-	-	0,36	0,33	-	0,39	-	-
HTD1Eco	0,34	-	0,60	0,59	-	-	-	-	-	-
HTD2Eco	-	0,41	0,44	-	0,56	-	-	-	-	-
TOrg1 Eco	-	-	0,38	-	-	0,72	-	-	-	-
TOrg2 Eco	-	-	0,39	-	-	0,55	-	-	-	-
BEco	0,42	-	-	-	-0,31	-	-	-	-	-
NEntr Eco	-	-	0,60	0,41	-	-	-	-	-	-
SKWEco	0,46	-	-	-	-	-0,61	-	-	-	-
DT1Eco	-	-	0,49	-	-	0,71	-	-	-	-
Var DT 1 Eco	-	-	-0,43	-	-	-	-	-	0,30	-0,31
DT2Eco	-	-	0,56	0,31	-	0,52	-	-	-	-
Var DT 2 Eco	-0,44	-	-0,42	-	-	-	-	-	-	-

Розглянутий неоднозначний характер взаємин між видовим багатством і функціональними характеристиками угруповань обумовлений тим, що видове багатство є характеристикою властивостей угруповання як множини, а його функціональні властивості характеризують угруповання як систему, тобто з погляду внутрішньої необхідності існування такого утворення як система. Тому що в множині віддзеркалюються тільки частково деякі властивості системи, то й характер зв'язку між функціональними властивостями системи і її видовим різноманіттям дуже неоднозначний. Виявлена неоднозначність взаємозв'язку дозволяє припускати існування третьої причини, що дозволила б пояснити характер відношень між різноманіттям і функціональними характеристиками екосистеми.

Варто відзначити, що ефект розчинення кореляційного зв'язку відносно видового багатства при ієрархічному факторному аналізі характерний і для інших функціональних властивостей угруповань ґрунтових тварин – структури трофоморф, гіроморф, топоморф і трофоценоморф. Це дозволяє ширше поставити питання як про

неоднозначний зв'язок між видовим різноманіттям і функціональними властивостями екосистеми.

При наростанні умов вологості від ксерофільних умов до більш вологих відбувається збільшення видового багатства угруповань ґрунтової мезофауни (фактор 1) (рис. 71). У мезофільних стаціях спостерігається локальний пік видового розмаїття, але в більш вологих умовах розмаїття звичайно вище. Стосовно умов мінералізації ґрунтового розчину також спостерігається закономірна динаміка видового багатства. У бідних ґрунтах видове багатство звичайно нижче.

Кількісний аспект впливу умов вологості і мінералізації едафотопу може бути показаний за допомогою регресійного аналізу. Необхідно відзначити, що градації вологості і мінералізації едафотопу є ординаційними змінними, тобто вказують, що один едафотоп більш вологий (має більше ґрунтове багатство), але не можуть вказати, наскільки. У регресійному аналізі застосовуються інтервальні змінні або змінні відношення, які дозволяють не тільки зробити висновок про те, що одна величина більша за іншу, а й вказують, наскільки. У нашому дослідженні інтерес становить можливість простого описання залежності досліджуваних факторів і умов середовища. А саме, ми шукаємо відповідь на питання: чи можна цю залежність описати лінійною моделлю, або за допомогою полінома другого ступеня? Якщо врахувати, що в основі градацій вологості та мінералізації ґрунтового розчину лежать континуальні процеси, то в рамках поставлених завдань нашим ординаційним змінним можна надати властивостей, достатніх для того, щоб бути використаними в регресійному аналізі.

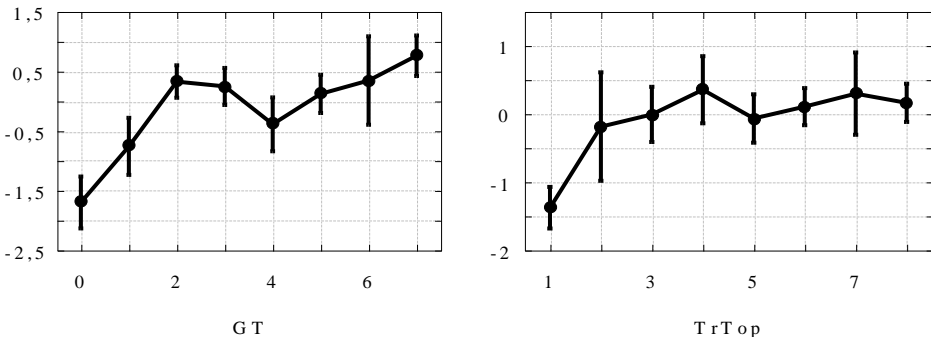


Рис. 71. Динаміка ваг фактора 1 у градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (TrTop). Гігротопи: 0 – ксерофільні; 1 – мезоксерофільні; 2 – ксеромезофільні; 3 – мезофільні; 4 – гігромезофільні; 5 – мезогірофільні; 6 – гірофільні;

7 – ультрагірофільні. Трофотопи: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_с; 5 – D_{ac}; 6 – D_а; 7 – Е; 8 – F

Як змінні, що можуть впливати на ваги факторів, виділені у ході ієрархічного факторного аналізу, розглядалися гігротоп (GT), трофотоп (TrTop), ці ж змінні, зведені у квадрат (GT², TrTop²) і їх добуток (GT*TrTop), що вказує на взаємодію вологості та мінералізації едафотопу. Регресійна модель у загальному вигляді така:

$$\text{Фактор} = \text{Int} + a_1 \text{GT} + a_2 \text{TrTop} + a_3 \text{GT}^2 + a_4 \text{TrTop}^2 + a_5 \text{GT} * \text{TrTop},$$

де *Фактор* – ваги досліджуваних факторів, *Int* – вільний член (Intercept), a_1, a_2, a_3, a_4, a_5 – регресійні коефіцієнти.

За результатами аналізу на ваги фактора 1 достовірно впливають мінералізація ґрунтового розчину ($Beta=1,51, p=0,01$) і взаємодія гігротопу та трофотопу ($Beta=-0,78,$

$p=0,02$) (табл. 73). *Beta* – стандартизований регресійний коефіцієнт, що встановлює зв'язок із шуканою величиною, якщо впливаюча змінна представлена в стандартному вигляді – в одиницях середньоквадратичного відхилення. Стандартизований коефіцієнт дозволяє порівнювати регресійний вплив змінних, які вимірюються в різних одиницях або мають різний масштаб вимірювання.

Вплив мінералізації ґрунтового розчину ґрунту (трофотоп) проявляється дуже істотно при визначенні видового багатства ґрунтових тварин. При різних комбінаціях змінних характер прояву впливу умов вологості дещо змінюється. При повній регресійній моделі (табл. 73) умови зволоження проявляють себе тільки через взаємодію з умовами мінералізації едафотопу. Якщо з моделі скасувати члени другого степеня, то лінійний член GT демонструє достовірний вплив на фактор 1:

$$\text{Фактор 1} = 0,61 * GT + 0,45 * TrTop - 0,53 GT * TrTop.$$

Таким чином, умови вологості та мінералізації едафотопу впливають на видове багатство угруповань ґрунтових безхребетних, при цьому спостерігається взаємодія між змінними, що відхиляє характер впливу від лінійного.

Багатство ґрунтової фауни може бути охарактеризоване фактором 2. Цей фактор описує зміни чисельності та біомаси тваринного населення, продукцію угруповань, рівень засвоєння екологічної місткості місцеперебування, особливості трофічної, гігморфічної і трофоценоморфічної структур. Фактор 2 свідчить, що від функціональних властивостей залежать такі показники розмаїття як сума квадратів композиції видів і розташування центроїда композиції видів, властивості мультифрактального спектра, спільна таксономічна і екологічна ентропія, таксономічна організація угруповань, фактор балансу квадратичної ентропії екологічної структури.

Таблиця 73

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на видове багатство (фактор 1) угруповань ґрунтової мезофауни (R=0,38; F(5,139)=4,7745 p<0,00047)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			-1,96	0,45	-4,38	0,00
TrTop	1,51	0,59	0,83	0,33	2,54	0,01
GT	0,00	0,40	0,00	0,25	-0,01	0,99
Tr*GT	-0,78	0,33	-0,08	0,03	-2,34	0,02
TrTop^2	-0,93	0,53	-0,05	0,03	-1,74	0,08
GT^2	0,67	0,45	0,06	0,04	1,50	0,14

Примітка: Beta – нестандартизовані коефіцієнти; Std. Err. – стандартна помилка; B – стандартизовані коефіцієнти; t(139) – рівень t-критерію Стьюдента при 139 ступенях свободи; p-level – рівень значущості

Багатство ґрунтової фауни є інтегральним виразником сукупності перебудов функціональних властивостей угруповань. Зростання багатства ґрунтових тварин (щільності їх населення та біомаси) призводить до закономірного збільшення вторинної продукції їх угруповань і зростання засвоєння екологічної місткості місцеперебувань. Цей процес пов'язаний зі зміною трофічної структури угруповань: багатство пов'язане зі збільшенням частки сапрофагів у комплексі. Топічна структура відносно інваріантна: численними можуть бути угруповання як з перевагою підстилкових форм, так і з перевагою власне ґрунтових форм. Численніші угруповання з більшою часткою ультрагігрофілів, а до

екстремальних місцеперебувань пристосовані ксерофіли. Оліготрофоценоморфи зменшують свою присутність у угрупованні при збільшенні його чисельності.

20.4.2. Фактор 2: багатство ґрунтової фауни та частка сапрофагів

Фактор 2 як відбиття функціональних властивостей угруповань має досить тісні зв'язки з деякими індексами таксономічного й екологічного розмаїття. При цьому фактор 1 (видове багатство) і фактор 2 (функціональні властивості) є ортогональними (незалежними). Цілком можливо припустити, що зв'язок між видовим багатством і функціональними властивостями угруповань ґрунтових тварин існує, але здійснюється через характеристики структурної організації угруповань в таксономічному і екологічному аспектах.

Зв'язок фактора 2 з таксономічним і екологічним різноманіттям існує, але він проявляє себе через двоїсті індикатори. Подвійність цих індикаторів насамперед полягає в тому, що вони за своєю природою чутливі до зміни як чисельності угруповань тварин, так і до зміни організаційної структури угруповань. Тому такі показники як спільна таксономічна ентропія, таксономічна організація, приріст інформації при урахуванні екологічних зв'язків залежать як від фактора 2, так і від фактора 3.

Багатство ґрунтових безхребетних збільшується в градієнті умов вологості від сухих до вологих місцеперебувань (рис. 72).

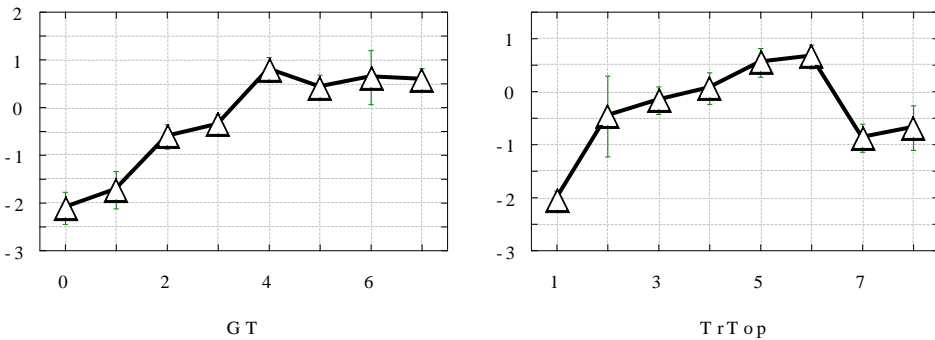


Рис. 72. Динаміка ваг фактора 2 у градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (TrTop). Умовні позначки – див. рис. 71

У градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину спостерігається пік чисельності у трофотопах D_{ac} і D_n . Регресійний аналіз показав, що стосовно впливу гігротопу сильно себе проявляє лінійний компонент, а доданок другої степені (GT^2) має рівень значущості, трохи вищий прийнятого за межу (0,06) (табл. 74). Для трофотопу дзвіноподібний характер залежності на аналітичному рівні проявляє себе у високій важливості доданка другого степеня (TrTop).

Таблиця 74

**Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на чисельність угруповань ґрунтової мезофауни (фактор 2)
(R=0,76; F(5,139)=40,21 p<0,000)**

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			-2,71	0,31	-8,74	0,00
TrTop	0,59	0,41	0,33	0,23	1,44	0,15
GT	1,14	0,28	0,71	0,17	4,09	0,00
Tr*GT	0,63	0,23	0,07	0,02	2,75	0,01
TrTop^2	-0,71	0,37	-0,04	0,02	-1,91	0,06
GT^2	-1,16	0,31	-0,10	0,03	-3,72	0,00

Примітка: див. табл. 73

Взаємодія між зволоженням і мінералізацією едафотопу при впливі на чисельність ґрунтових безхребетних також вірогідна. Таким чином, важливі типологічні особливості лісових біогеоценозів – умови зволоження і мінералізації ґрунтового розчину – здійснюють вплив на рівень чисельності та функціональні властивості угруповань ґрунтових тварин.

20.4.3. Фактор 3: таксономічне та екологічне розмаїття угруповань ґрунтової мезофауни

Фактор 3 можна інтерпретувати як організаційне розмаїття тваринного населення, що зачіпає таксономічну та екологічну структуру угруповань ґрунтових тварин. Серед кількості синекологічних величин, пов'язаних із фактором 3, переважають індекси таксономічного й екологічного розмаїття. Цей фактор відбиває різноспрямовані зміни мір таксономічної та екологічної організацій угруповань. Почасти механізм такого антагонізму може бути пояснений з того факту, що фактор 3 має також протилежні знаки зв'язку з топічними угрупованнями ґрунтових безхребетних – підстилковими та ґрунтовими формами.

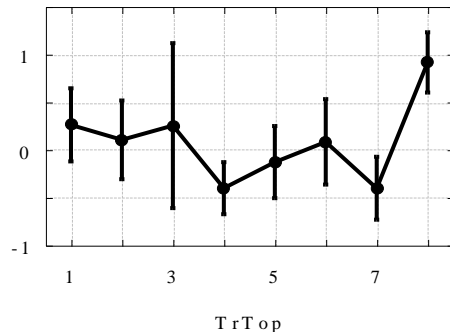
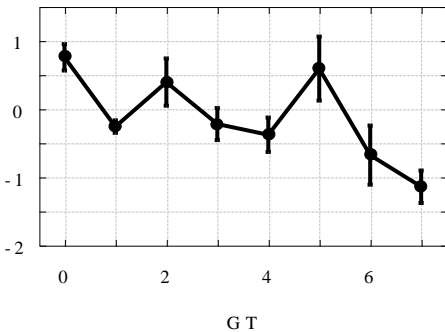


Рис. 73. Динаміка ваг фактора 3 у градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (TrTop). Умовні позначки – рис. 71

Організаційне розмаїття угруповань ґрунтової мезофауни (фактор 3) закономірно змінюється в градієнті умов вологості (рис. 73). Найбільше екологічне (і найменше таксономічне) розмаїття характерне для більш сухих гігروتопів. При збільшенні вологості екологічне розмаїття зменшується, а таксономічне – зростає.

Зростання таксономічної організації супроводжується збільшенням частки підстилкових форм, що також пов'язано зі зменшенням середньої біомаси особин угруповань тварин. Ваги частки підстилкових тварин ($E_p = -0,55$) збігаються за знаком з вагами таксономічної організації ($T_{Org1} = -0,58$; $T_{Org2} = -0,40$) і вагами середньої біомаси особин в угрупованні ($AvBiom = -0,44$).

Зростання екологічної організації пов'язане зі збільшенням частки власне ґрунтових тварин і збільшенням середньої біомаси особин угруповань. Ваги частки власне ґрунтових тварин ($End = 0,32$) збігаються за знаком з вагами екологічної організації ($T_{Org1 Eco} = 0,72$; $T_{Org2 Eco} = 0,55$) і протилежні за знаком вагам середньої біомаси особин тварин у угрупованні.

Підстилковий блок ґрунтових тварин можна віднести до числа *r*-стратегів, які відрізняються меншими розмірами тіла порівняно із власне ґрунтовими тваринами, які є здебільшого *K*-стратегами. Тварини, які є *r*-стратегами, мають короткий життєвий цикл, швидко досягають статевої зрілості та залишають численне потомство. У сприятливих умовах швидко досягають високої чисельності, але ці сприятливі умови швидкоплинні, тому успішна динаміка угруповань, що складаються з *r*-стратегів, дуже велика. Обертання видів відбувається дуже інтенсивно, тому таксономічне розмаїття у підстилковому блоці зростає порівняно з блоком власне ґрунтових тварин.

Залежність організаційного розмаїття ґрунтових тварин від умов мінералізації ґрунтового розчину має підковоподібний характер з мінімумом, що відповідає трофотопу D. У дібровних ценозах (ряд трофотопів D) спостерігається найбільша складність таксономічних відношень, мінімальний рівень екологічної організації та найбільша асиметрія екологічних розбіжностей між видами.

Регресійний аналіз вказує статистично достовірний вплив на організаційне розмаїття угруповань ґрунтових тварин лінійних трендів умов зволоження та мінералізації едафотопу, а також нелінійних складових другого степеня та фактора взаємодії зволоження та трофності (табл. 75).

Таблиця 75

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на організаційне розмаїття угруповань ґрунтової мезофауни (фактор 3) ($R=0,37$; $F(5,139)=4,48$ $p<0,00081$)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			1,11	0,45	2,47	0,01
TrTop	-2,40	0,60	-1,31	0,33	-4,01	0,00
GT	1,10	0,40	0,69	0,25	2,71	0,01
Tr*GT	0,63	0,33	0,07	0,04	1,89	0,06
TrTop^2	2,19	0,54	0,13	0,03	4,08	0,00

GT ²	-1,41	0,45	-0,12	0,04	-3,12	0,00
-----------------	-------	------	-------	------	-------	------

Примітка: див. табл. 73

20.4.4. Фактор 4: ширина ресурсної бази угруповань

Фактор 4 найбільшу вагу має зі змінної P/B (0,70), що відбиває питому продукцію угруповань. Цей фактор віддзеркалює той факт, що зі збільшенням питомої продуктивності угруповань частка норників і гігрофільних форм зменшується, а частка ультрамегаценотрофоморф – збільшується. Функціональний аспект фактора 4 підкреслює його зв'язок з функціональною вирівняністю (FuncEv) і функціональною дивергенцією (FuncDiv) угруповань ґрунтових безхребетних. Обидва ці параметри вказують на різні аспекти активізації використання існуючої ресурсної бази. З іншого боку, існує негативний зв'язок між фактором 4 і функціональним багатством угруповань (FRich), що вказує на ширину охопленої угрупованням ресурсної бази. Таким чином, фактор 4 – це ширина ресурсної бази, охопленої угрупованням, та інтенсивність її використання.

Ширина ресурсної бази угруповань тісно пов'язана з рівнем присутності в угрупованні тварин-норників. Цей феномен обумовлений екологічною природою даного функціонального угруповання. Слід зазначити, що норники включають досить малу в таксономічному відношенні групу тварин, але їх функціональне значення дуже велике. Проведений аналіз вказує, що основним функціональним призначенням норників є розширення ресурсної бази угруповань. Зволоження едафотопу сприяє збільшенню активності норників, оптимальними є гігрофільні стації. Звуження ресурсної бази призводить до збільшення питомої продукції і зростання інтенсивності її використання.

У градієнті умов вологості найбільш динамічною ділянкою для фактора 4 є діапазон від ксерофільних до мезофільних умов. У більш вологих едафотопах значення фактора 4 перебувають на одному рівні. У градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину спостерігається пік значень фактора 4 у трофотопі С (рис. 74).

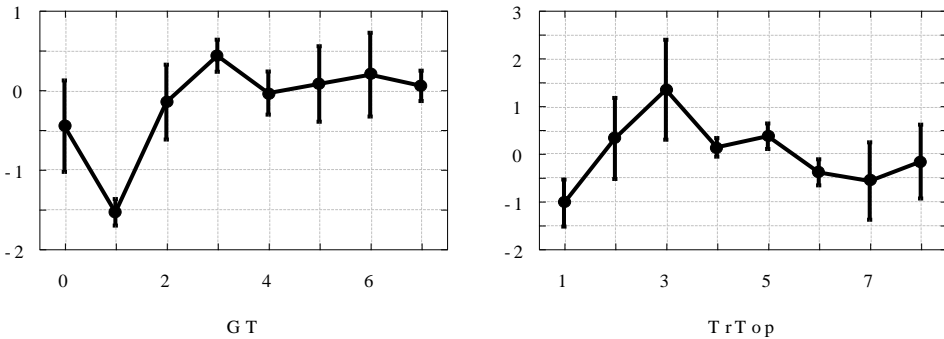


Рис. 74. Динаміка ваг фактора 4 у градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (TrTop). Умовні позначки – див. рис. 71

Регресійний аналіз впливу умов зволоження та мінералізації ґрунтового розчину едафотопу на ширину ресурсної бази угруповань ґрунтових безхребетних показав статистично достовірну лінійну залежність від мінералізації ґрунтового розчину, взаємодії цього показника та умов вологості, нелінійних складових умов

мінералізації (табл. 76). Очевидно, що умови мінералізації едафотопу відіграють чільну роль у зміні ширини ресурсної бази угруповань ґрунтових тварин.

Таблиця 76

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на ширину ресурсної бази угруповань ґрунтової мезофауни (фактор 4) (R=0,42; F(5,139)=6,11 p<0,00004)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			-1,65	0,44	-3,77	0,00
TrTop	1,41	0,58	0,77	0,32	2,41	0,02
GT	0,44	0,39	0,28	0,25	1,13	0,26
Tr*GT	-1,24	0,33	-0,13	0,03	-3,79	0,00
TrTop^2	-0,98	0,52	-0,06	0,03	-1,86	0,06
GT^2	0,57	0,44	0,05	0,04	1,30	0,20

Примітка: див. табл. 73

20.4.5. Фактор 5: вирівняність розподілу видів

Фактор 5 можна ідентифікувати як вирівняність розподілу чисельності видів у угрупованні. Така інтерпретація фактора 5 ґрунтується на високих значеннях ваг змінних Even 1 і Even 2 (вирівняності 1 і 2-го порядків). Вирівняність розподілу тісно позитивно пов'язана з асиметрією мультифрактального спектра (Fract Skew) і негативно – з дисперсією мультифрактального спектра (Fract StDev) і кутом нахилу прямої до максимуму мультифрактального спектра, проведеної з початку координат (Fract Angl). Таким чином, вирівняність розподілу видів в угрупованні тісно пов'язана з його мультифрактальними властивостями.

Фактор 5 вказує, що чим більша вирівняність угруповань, тим менша ентропія Кульбака, що у нашому випадку вказує на ступінь близькості розподілу до геометричної моделі. Крім того, вирівняність угруповань тісно пов'язана з різноманіттям за чисельністю (H Ab) і спільною інформацією розподілу за чисельністю та за біомасою (I (A,B)). Цей взаємозв'язок вказує на відношення вирівняності до функціональних властивостей угруповань.

Вирівняність має зв'язок з індексами таксономічного та екологічного розмаїття, з індексами приросту інформації порівняно із застосуванням індексу Шеннона за рахунок урахування таксономічних (QE1) і екологічних (QE1 Eco) зв'язків між видами.

В екстремально сухих умовах динаміка зміни фактора 5 (вирівняність) дуже нестабільна (рис. 75). При посиленні вологості фактор 5 збільшується, що свідчить про закономірне зменшення вирівняності розподілу чисельності видів в угрупованні та кореляційній зміні інших параметрів, пов'язаних із фактором 5.

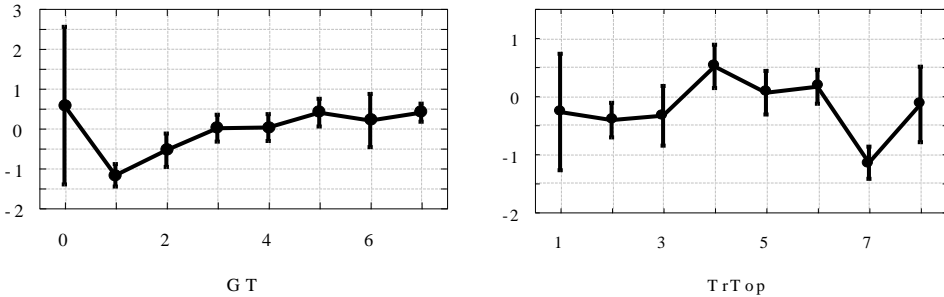


Рис. 75. Динаміка ваг фактора 5 у градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (TrTop). Умовні позначки – див. рис. 71

фактора 5, що відповідає трофотопам D_c , D_{ac} і D_n – дібровним угрупованням.

Статистично достовірна зміна вирівняності угруповань визначає умови зволоження едафотопу (табл. 77). Умови мінералізації ґрунтового розчину не здійснюють статистично достовірного впливу на фактор 5 (вирівняність).

Таблиця 77

Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на вирівняність угруповань ґрунтової мезофауни (фактор 5) ($R=0,41$; $F(5,139)=5,49$ $p<0,00012$)

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			-1,77	0,62	-2,87	0,00
TrTop	-0,03	0,55	-0,01	0,31	-0,05	0,96
GT	1,04	0,48	0,69	0,32	2,14	0,03
Tr*GT	0,29	0,32	0,03	0,03	0,90	0,37
TrTop^2	-0,05	0,52	0,00	0,03	-0,09	0,93
GT^2	-0,94	0,49	-0,08	0,04	-1,93	0,06

Примітка: див. табл. 73

20.4.6. Фактор 6: епігейні хижаки-мезотрофоценоморфи

Фактор 6 можна інтерпретувати як мінливість чисельності епігейних хижаків, які належать до мезотрофоценоморф. Фактор 6 відображає тенденцію зниження частки мезофільних сапрофагів-мегатрофоценоморф при збільшенні частки епігейних хижаків. Ця тенденція безпосередньо пов'язана з варіацією екологічної розбіжності видів ґрунтових безхребетних (Var DT 1 Eco).

У градієнті умов вологості фактор 6 демонструє чітку закономірну зміну з піком у ксеромезофільних стаціях (рис. 76). Ця тенденція знаходить свій прояв у статистично достовірному описанні мінливості значень фактора 6 за допомогою полінома другої степені, побудованого за умовами вологості як аргумент (табл. 78).

При збільшенні мінералізації ґрунтового розчину спостерігається тенденція збільшення значень фактора 6 (рис. 76), але ця тенденція не є статистично достовірною ($p=0,08$) (табл. 78).

Таблиця 78

**Регресійний аналіз впливу умов вологості (GT) і мінералізації (TrTop) едафотопу на епігейних хижаків-мезотрофоценоморф (фактор 6)
(R=0,73; F(5,139)=31,85 p<0,000)**

	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(139)	p-level
Intercept			-2,41	0,33	-7,27	0,00
TrTop	0,78	0,44	0,43	0,24	1,77	0,08
GT	1,50	0,30	0,94	0,19	5,05	0,00
Tr*GT	0,04	0,25	0,00	0,03	0,16	0,88
TrTop^2	-0,41	0,40	-0,02	0,02	-1,03	0,30
GT^2	-1,87	0,33	-0,16	0,03	-5,60	0,00

Примітка: див. табл. 73

Таким чином, група ґрунтових безхребетних, яка виділяється рядом екологічних ознак, є екологічно однорідною та демонструє синхронну динаміку мінливості своєї чисельності. До числа екологічних ознак належать трофоморфа (хижаки), топоморфа (епігейні), трофоценоморфа (мезотрофоценоморфа).

Ця група демонструє найбільшу перевагу ксеромезофільних умов. У більш сухих умовах в угрупованні ґрунтових тварин домінують фітофаги, у більш вологих – сапрофаги. Істотне домінування хижаків в угрупованні мезофауни може бути пов'язане з їх активним харчуванням тваринами меншої розмірної групи – мікрофауни. У такому випадку не порушується правило трофічної піраміди.

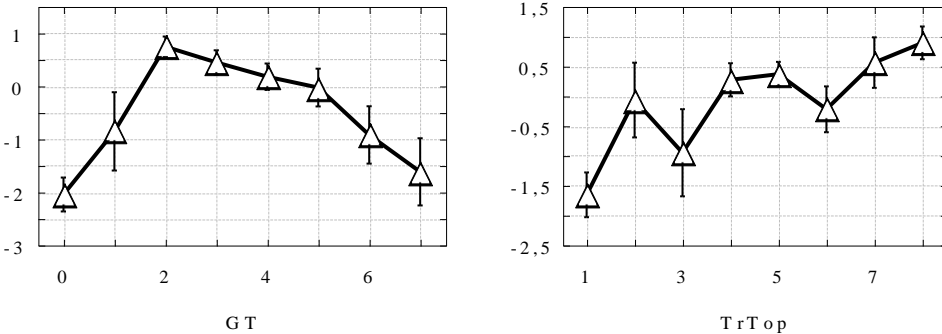


Рис. 76. Динаміка ваг фактора 6 у градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (TrTop). Умовні позначки – див. рис. 71

Незважаючи на відсутність статистичної достовірності, не можна не брати до уваги фактор трофності едафотопу в мінливості чисельності хижаків. Загальна тенденція збільшення ролі хижаків при наростанні мінералізації ґрунтового розчину є очевидною. Мінералізація ґрунтового розчину як екологічний фактор, мабуть, впливає на ґрунтових хижаків, тому викликана цим фактором динаміка може мати немонотонний характер. Градації рівнів мінералізації для тварин можуть не збігатися із градаціями, виділеними для рослинного покриву. Крім того, відсутність чіткої

монотонної залежності ґрунтових хижаків від трофотопу може бути обумовлена тим, що цей фактор у даних умовах не є лімітуючим для зазначеної групи ґрунтових тварин.

20.4.7. Фактор 7: багатство фітофагів в угрупованні ґрунтових тварин

Фактор 7 може бути ідентифікований як багатство фітофагів в угрупованні ґрунтових тварин. Цей фактор свідчить про те, що частки фітофагів і ксерофілів в угрупованні змінюються синхронно та природно, що ці групи перебувають у протилежному зв'язку із часткою ультрагірофілів.

Фактор 7 залежить також від індексів видового розмаїття – Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера. Значення фітофагів і ксерофілів зростає насамперед у степових зональних угрупованнях і тісно пов'язаних із зональними місцеперебуваннями штучних лісових насаджень. Очевидно, крім патернів розмаїття, властивих для природних азональних та інтразональних угруповань (лісових, лугових, болотних), існують патерни мінливості числа видів, пов'язаних із зональними угрупованнями. Ці патерни мають безпосереднє відношення до типових мешканців зональних угруповань – фітофагів і ксерофілів. Тому мінливість індексів видового розмаїття проявляється на двох рівнях – фактор 1 і фактор 7. Фактор 1 відбиває тенденції мінливості видового багатства для угруповань ґрунтових безхребетних степового Придніпров'я як цілого, а фактор 7 відбиває специфіку зональної динаміки.

Фактор 7 стосується мультифрактальних властивостей угруповань. Зі збільшенням в угрупованні ксерофілів і фітофагів дисперсія мультифрактального спектра зменшується. Крім того, фактор 7 пов'язаний з характеристиками організаційного розмаїття угруповань ґрунтових безхребетних у таксономічному і екологічному аспектах. Зі збільшенням значень фактора 7 збільшується фактор балансу квадратичної ентропії в екологічному аспекті, але зменшується цей показник у таксономічному аспекті. Очевидно, що зональні угруповання більш прості в таксономічному відношенні, адаптація до екстремальних степових умов відбувається на рівні угруповань шляхом ускладнення їх екологічної структури.

Ксерофільні стації відрізняються від усієї решти значним збільшенням фактора 7 (рис. 77). В інших за рівнем зволоження едафотопах фактор 7 змінюється випадковим чином і залежить від мікростаціональних особливостей. Немає чіткої закономірності в межах усього діапазону умов мінералізації ґрунтового розчину.

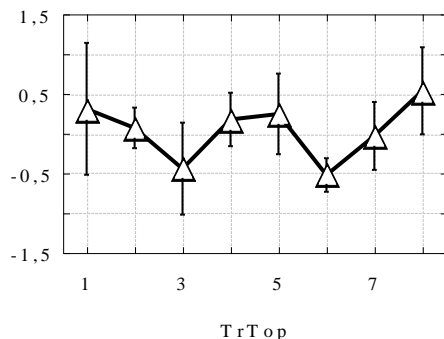
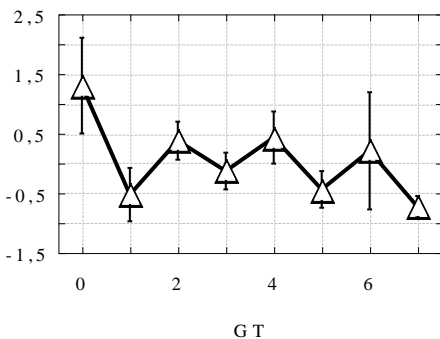


Рис. 77. Динаміка ваг фактора 7 у градієнті умов вологості (GT) і мінералізації ґрунтового розчину (ГгТор). Умовні позначки – див. рис. 71

20.5. Ієрархічний факторний аналіз

Багатовимірний факторний аналіз дозволяє диференціювати синекологічні характеристики угруповань ґрунтових безхребетних. Виділені фактори поєднують групи показників, при цьому самі фактори виступають як нові інтегральні характеристики угруповань живих організмів. На відміну від вихідних фізично вимірюваних ознак, фактори мають ряд важливих властивостей. Насамперед, фактори за рівнем інформаційної значущості можуть бути ранжирувані в порядку убування, в результаті чого виникає їх порядкова нумерація (фактор 1, фактор 2, фактор 3, ... фактор N). Число вихідних змінних і число факторів збігаються. Але якщо апіорна інформаційна значимість кожної перемінної не відома, тому в середньому дорівнює $1/N$, то в результаті факторного аналізу інформаційна значимість визначена власним числом кореляційної матриці. Для перших M факторів їх інформаційна цінність істотно вища, ніж $1/N$. Після факторного аналізу ми можемо замінити розгляд об'єкта в просторі N вимірів на розгляд у просторі M вимірів ($M \ll N$).

На першому етапі факторного аналізу виділяють ортогональні фактори. Ортогональність означає незалежність між змінними. Умова ортогональності факторів викликана необхідністю пошуку таких латентних змінних, які повністю описували б певну частину взаємозв'язку ознак об'єкта і таким чином не мали кореляції з іншими ознаками. Але ця ідеальна умова часто нездійсненна в реальності, тому іноді ортогональні фактори спотворюють реальний характер взаємодії між ознаками досліджуваного об'єкта. Відсутність ортогональності може бути обумовлена внутрішніми властивостями досліджуваного об'єкта та методичними причинами (план збору інформації сам може не бути ортогональним).

Тому після виділення ортогональних факторів відбувається процедура косокутного обертання. Критеріями для виділення нових косокутних факторів є різні вимоги, тому виділяються різні типи косокутних обертань (варімакс, біквартимакс, квартимакс, еквімакс тощо). Косокутні фактори є скорельованими між собою та можуть самі як змінні виступати результатом дії інших факторів більш високого ієрархічного рівня.

У процесі ієрархічного факторного аналізу виділяються кластери змінних і відбувається обертання осей через ці кластери (Schmid, Leiman, 1957). Далі обчислюється кореляційна матриця між цими косокутними факторами. Кореляційна матриця зазнає факторного аналізу, в результаті чого виходить сукупність ортогональних факторів, які розділяють мінливість досліджуваної сукупності змінних на компоненти, обумовлені спільною мінливістю (вторинні фактори) і унікальну мінливість кластерів подібних змінних (первинні фактори).

На підставі ієрархічного аналізу семи факторів отримано три вторинних фактори (табл. 72, 79). У табл. 72 показані факторні навантаження вихідних змінних на первинні та вторинні фактори. Ця інформація дає можливість інтерпретувати вторинні фактори у термінах вихідних змінних (синекологічних характеристик).

Три вторинних фактори (S1, S2, S3) відбивають три основні аспекти мінливості синекологічних характеристик тваринного населення ґрунту степового Придніпров'я.

20.5.1. Фактор S1 – вирівняність розподілу видів в угрупованні

Вторинний фактор S1 може бути інтерпретований як вирівняність розподілу видів в угрупованні. Він відбиває мінливість майже всіх індексів видового розмаїття, за винятком видового багатства, тому що індекси видового розмаїття (Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера) відбивають два аспекти розмаїття – видове багатство і вирівняність. Відсутність навантаження такого параметра як число видів на фактор S1 свідчить про те, що фактор S1 відбиває саме вирівняність. З вирівняністю взаємозалежні характеристики таксономічного та екологічного розмаїття (ентропія таксономічних відстаней, таксономічна ентропія, приріст інформації внаслідок урахування таксономічних зв'язків, середня таксономічна розбіжність і його варіація тощо), деякі мультифрактальні властивості розподілу та функціональні властивості угруповань (топічна структура).

20.5.2. Фактор S2 – функціональна активність угруповань

Фактор S2 може бути інтерпретований як функціональна активність угруповань. Він відбиває зміну основних функціональних властивостей угруповань (чисельність, біомаса, продуктивність, трофічна та топічна структури, структури гігоморф і трофоценоотроморф, функціональні вирівняності та дивергенції, спільна ентропія чисельності та біомаси). Функціональна активність угруповань має зв'язок з таксономічною і екологічною структурою угруповань, але ортогональна (незалежна) від видового розмаїття. Функціональні властивості угруповань пов'язані з таксономічною організацією угруповань, асиметрією таксономічної розбіжності, середньою таксономічною розбіжністю, екологічною ентропією Шеннона, спільною екологічною ентропією.

Таблиця 79

**Розширена матриця факторних навантажень.
Кореляція між кластерами змінних (косокутні фактори) і первинними (P)
та вторинними (S) факторами
(наведені значення більші за модулем 0,3)**

Фактори з їх інтерпретацією	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4	Cluster 5	Cluster 6	Cluster 7
Вторинні фактори							
Вирівняність (S1)	0,54	–	–0,43	–	–0,68	–	0,60
Функціональна активність (S2)	–	0,67	–0,32	0,67	–	–	–
Організаційна структура (S3)	0,62	–	0,33	–	–	0,54	0,32
Первинні фактори							
Видове багатство (P1)	0,51	–	–	–	–	–	–
Багатство сапрофагів (P2)	–	0,70	–	–	–	–	–
Екологічне та таксономічне	–	–	0,78	–	–	–	–

розмаїття (P3)							
Ширина ресурсної бази (P4)	–	–	–	0,69	–	–	–
Вирівняність (P5)	–	–	–	–	0,72	–	–
Епігейні хижаки– мезотрофоценоморфи (P6)	–	–	–	–	–	0,84	–
Фітофаги (P7)	–	–	–	–	–	–	0,72

20.5.3. Фактор S3 – організаційна структура угруповань

Фактор S3 може бути інтерпретований як організаційна структура угруповань. Цей фактор визначає мінливість характеристик таксономічного, екологічного та видової розмаїття, включаючи число видів. Організаційна структура угруповань екологічно обумовлена. Так, практично всі характеристики екологічного розмаїття угруповань пов'язані з фактором S3 і тільки з ним. Характеристики видового розмаїття також пов'язані як із фактором S3, так і з фактором S1. Це дає можливість говорити, що в основі мінливості індексів видового розмаїття (Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера, оцінки видового багатства за Чао тощо) лежать дві статистично незалежні причини: видове багатство та організаційне розмаїття угруповань. Для характеристик видового розмаїття ґрунтової мезофауни степового Придніпров'я можна стверджувати, що їх інформаційна цінність мала, тому що вони залежать від двох ортогональних (незалежних) причин. Тому зовсім не відомо, від мінливості якої з цих причин у конкретному випадку залежить значення відповідного індексу.

Організаційна структура угруповань (фактор S3) тісно пов'язана з його функціональними властивостями (екологічна місткість місцеперебування, структура гігроморф і трофоценоморф).

Розширена матриця факторних навантажень, що пов'язує кластери змінних (косокутні фактори) із вторинними та первинними факторами (табл. 79). Кластери в порядку убування є маркерами первинних факторів, про що свідчать високі навантаження факторів на відповідні кластери. Таким чином, зв'язок вторинних факторів із кластерами може вказувати на зв'язок вторинних факторів з первинними факторами, які нами змістовно були інтерпретовані раніше.

Вторинні та первинні фактори утворюють ієрархію діючих причин, які визначають мінливість синекологічних характеристик угруповань.

Вирівняність розподілу чисельності видів в угрупованні є важливою характеристикою, що тісно взаємопов'язано з видовим багатством, екологічним і таксономічним різноманіттям, а також із функціональними властивостями угруповань, які визначаються активністю тварин-фітофагів. Вирівняність угруповань, виражена через індекс Пілоу, може бути ознакою, яка набагато однозначніше інтерпретується, ніж, наприклад, індекси видового розмаїття Шеннона, Сімпсона або Бергера–Паркера.

Функціональна активність угруповань ґрунтових безхребетних (фактор S2) залежить від ширини ресурсної бази угруповань, чисельності та частки сапрофагів, екологічного та таксономічного розмаїття. Функціональна активність угруповань та розмаїття угруповань, виражені за допомогою видового багатства або інших індексів розмаїття, можуть показувати зв'язок, але він не є безпосереднім. Цей зв'язок, його величина та спрямованість залежать від третьої причини – таксономічної та екологічної структури угруповань.

Організаційна структура угруповань (фактор S3) знаходить своє відображення у видовому багатстві, таксономічному й екологічному розмаїтті, тісно пов'язаному з функціональними властивостями угруповань: роллю та значенням епігейних хижаків–мезотрофоценоморф і фітофагів.

Для характеристики екологічного розмаїття тваринного населення ґрунтів може бути використана матрична модель системи екоморф, що містить у собі гігоморфи, трофоморфи, трофоценоморфи, топоморфи. Матричне уявлення системи екоморф є основою для обчислення мір екологічного розмаїття. Екоморфи, ряд функціональних показників, показники видового розмаїття, характеристики мультифрактального формалізму, індекси таксономічного та екологічного розмаїття дають об'ємне уявлення про екологічне розмаїття угруповань.

Індекси видового розмаїття, які входять до складу профілю розмаїття Хілла (видове багатство, індекси Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера тощо) відбивають аспект розмаїття угруповань як множини, а не як системи, тому зв'язок цих індексів із системними властивостями угруповань – функціонуванням та стійкістю – є не прямим, а опосередкованим взаємозв'язком між видовим і екологічним різноманіттями.

Індекси екологічного розмаїття, які ґрунтуються на матричному уявленні системи екоморф, відбивають властивості угруповань як системи, тому вони безпосередньо пов'язані з функціональними властивостями угруповань. При збільшенні видового багатства угруповань стійкість його просторових агрегацій знижується. Це призводить до того, що угруповання розпадається на відносно стійкіші мікроугруповання. У цьому полягає причина того, що ґрунтові тварини у своєму просторовому розподілі часто демонструють схильність до утворення просторових скупчень. Ці скупчення, будучи стійкими та цілісними, можуть бути елементами системи більш високого порядку.

Формування складних ієрархічних взаємозв'язків в екологічних системах є шляхом вирішення парадоксу зниження просторової стійкості при збільшенні розмаїття. Порівняно прості угруповання ґрунтових безхребетних (що містять 4–7 видів) можуть демонструвати властивості реактивності. Це значить, що мале відхилення системи від рівноважного стану може значно підсилюватися, перш ніж загасне. Стійка система може поводитися контрінтуїтивно – мінливість чисельності тварин не є синонімом нестійкості (і мала мінливість – синонімом стійкості). Угруповання може бути стійким, але характеризуватися значною мінливістю кількісних характеристик своїх елементів.

Вирівняність розподілу чисельності видів в угрупованні є важливою характеристикою, що перебуває в тісному взаємозв'язку з видовим багатством, екологічним і таксономічним різноманіттям, а також з функціональними властивостями угруповань, які визначаються активністю тварин–фітофагів.

21

МЕТОДИ ОЦІНКИ ЧИСЕЛЬНОСТІ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ

У роботі Лі (Lee, 1985) наведено вичерпний огляд методів, які існують для кількісної оцінки угруповань дощових черв'яків. Ці методи можна розподілити на дві групи: пасивні та активні.

21.1. Пасивні методи

21.1.1. Промивання та просівання

Для промивання та просівання (Bouche, 1972) розроблено апарат, здатний збирати дощових черв'яків на різних фазах розвитку та в різних станах фізіологічної активності. Цей метод дозволяє враховувати нестатевозрілих особин, кокони, неактивних особин під час зимової пори та тварин у стані естивації влітку. Недоліком цього методу є дуже складне устаткування та можливість застосування лише в лабораторних умовах, що значно обмежує географію досліджень.

21.1.2. Ручне розбирання проб

Ручне розбирання проб проводиться з певної поверхні ґрунту (25 × 25 см, 50 × 50 см, 50 × 100 см, 100 × 100 см) до глибини зустрічальності черв'яків. Площа проби залежить від загального рівня чисельності тварин, чим вища щільність угруповань, тим менша площа для проби необхідна. Найчастіше у вологіших ґрунтах з більшою кількістю органічних решток знаходиться більша кількість тварин. В умовах посухи або піщаних ґрунтів розмір проби збільшують. Крім того, на мінімальний розмір проби впливають механічні властивості ґрунту. Стінка ями, з якої добувають черв'яків, повина бути вертикальною. Якщо ґрунт піщаний, то цього можна добитися при відносно великому розмірі ями. Якщо дослідження має на меті вивчення населення дощових черв'яків у межах вузького діапазону екологічних умов, то відповідно до них обирається оптимальний розмір проби. Якщо дослідження проводять у широкому діапазоні екологічних умов, то більш коректним є застосування єдиного розміру проби. Найчастіше це 50 × 50 см.

Найчастіше глибина розбирання проб обмежується 30–60 см.

Порівняно з промиванням та просіванням ручне розбирання проб дає 50% від загальної чисельності та 80% від загальної біомаси угруповання дощових черв'яків. Чим менші розміри має тварина, тим більша ймовірність того, що вона не потрапить у пробу. Це ж стосується і фізіологічно менш активних особин. Цей

метод дає незадовільні результати для особин з біомасою меншою за 160–200 мг або з меншою, ніж 2 см, довжиною тіла. З іншого боку, великі черв'яки-норники можуть швидко мігрувати в глиб ґрунту по норах та уникнути урахування при ручному розбиранні проб (Schwert, 1990).

Ручне розбирання проб має такий недолік як велика трудомісткість та значне порушення місцеперебування під час проведення дослідження.

21.1.3. Флотація

Після процедури ручного розбирання проб або промивання та просівання залишається певна кількість малих черв'яків та коконів. Їх можна зібрати методом флотації в рідині з густиною 1,2. Таку густину має концентрований розчин у воді сульфату магнію. Також для флотації можуть використовуватися розчини хлориду натрію, броміду калію або хлориду цинку. Метод потребує лабораторних умов для виконання.

21.2. Активні методи

21.2.1. Хімічні репеленти

Подразливі хімічні сполуки вносять на поверхню ґрунту у вигляді розчину (хлорид ртуті, перманганат калію, формалін, детергенти). При використанні перманганату калію багато черв'яків гинуть до того, як потраплять на поверхню ґрунту. Формалін ефективно використовувати для черв'яків-норників. Для черв'яків, які мігрують переважно в горизонтальному напрямку, цей реагент не ефективний. При застосуванні формаліну враховується 60–70% від загальної чисельності угруповання та значна частка від загальної біомаси (Schwert, 1990). Хлорацетофенон є тільки подразливим реагентом (сльозогінний препарат) і не є летальним, але його застосування порівняно з перманганатом калію та формаліном не було суттєво ефективнішим (Daniel et al., 1992). Ефективність методу залежить від вологості та структури ґрунту та щільності ґрунтового покриву. Репелентний метод корисний для порівняльних цілей, хоч далеко не всі черв'яки враховуються за його допомогою. Порівняння є більш коректним відносно подібних типів ґрунтів в один сезон року. Ефективним є використання ручного розбирання проб та репелентного методу. Неактивні дощові черв'яки (естивація, мляві особини) та кокони методом репелентної екстракції не враховуються.

21.2.2. Теплова екстракція

Якщо поверхню ґрунтового зразка полити теплою водою, це викличе активний вихід черв'яків.

21.2.3. Електричний метод

Електричний метод більш ефективний порівняно з формаліновою екстракцією для збирання великої кількості видів лямббрицид, але не для всіх. Недоліками методу є: 1) проблема співвіднесення одержаних тварин з об'ємом ґрунту; 2) чутливість до вмісту води у ґрунті; 3) чутливість до концентрації розчину; 4) чутливість до температури ґрунту.

Оригінальний електричний метод, заснований на використанні двох електродів (Thieleman, 1986), надалі був удосконалений Шмідтом (Schmidt, 2001). У так званому октетному методі головний недолік ранньої системи (кількість отриманих черв'яків не могла бути співвіднесена з відповідним об'ємом ґрунту) був усунений за допомогою використання восьми (октет) електродів, розташованих по колу. Вісім нержавіючих сталевих електродів довжиною 60 см вводять в ґрунт по колу діаметром 40 см (площа поверхні – 0,125 м²). Електронний контрольний прилад регулює напругу на протилежних електродах, вмикаючи протилежні пари по чергово по колу. Одна дія на кожній парі електродів складається з поступового зростання напруги з 200/250 В до 500/600 В. Повна процедура відбувається протягом 30 хвилин, за цей час черв'яків поступово можна зібрати. В кінці процедури ендогейні черв'яки (які не виганяються на поверхню ґрунту) можуть бути зібрані у верхньому 5 см шарі ґрунту. Джерелом електричного струму в апараті є акумуляторна батарея (12 В, 90 А). Кількість вигнаних черв'яків може бути співвіднесена з об'ємом ґрунту, обмеженого колом з електродів. Електричний метод такий же ефективний, як і формаліновий, але складніший, має більшу кількість джерел помилки та вузький діапазон відповідних умов (температура, вологість). Це означає, що даний метод може бути застосований протягом обмеженого періоду року.

21.2.4. Механічна вібрація

Цей метод не має значення для кількісного обліку черв'яків, бо деякі їх види (наприклад, *L. terrestris*) зовсім на нього не реагують.

21.2.5. Метод пасток

Облік дощових черв'яків, активних на поверхні ґрунту, може бути зроблений за допомогою пасток. Для цього черв'яки в пастці повинні бути зафіксовані та захищені від поїдання хижаками. Цього можна досягти за допомогою додавання пікринової кислоти до фіксуєчого розчину (Bouche, 1972). Але загальна ефективність методу дуже сумнівна, тому що багато тварин мають змогу втекти з пастки до того, як вони будуть вбиті фіксатором.

21.2.6. Облік копролітів

Цей метод може бути використаний для оцінки активності черв'яків за допомогою збирання та обліку копролітів протягом певного періоду часу.

ДОДАТОК 1

Контент-аналіз спільної зустрічальності термінів, пов'язаних з поняттям «структура екосистеми» («ecosystem structure») у мережі Інтернет за допомогою пошукової системи «Altavista» (www.altavista.com).

Число зустрічей терміна «ecosystem structure» 3 вересня 2007 р. – понад 113000.

<i>Категорія</i>	<i>Англійський термін</i>	<i>Український термін</i>	<i>Частота</i>
Розмаїття	biodiversity	біорізноманіття	65300
Розмаїття	biological diversity	біологічне розмаїття	11700
Розмаїття	community diversity	розмаїття угруповань	247
Розмаїття	ecological diversity	екологічне розмаїття	221
Фактори	temperature	температура	59500
Фактори	water temperature	температура води	1270
Фактори	humidity	вологість	1120
Фактори	soil temperature	температура ґрунту	424
Фактори	ecological factors	екологічний фактор	369
Фактори	soil profile	ґрунтовий профіль	238
Фактори	soil acidity	кислотність ґрунту	55
Глобальні процеси	global change	глобальні зміни	6150
Глобальні процеси	global warming	глобальне потепління	2380
Глобальні процеси	desertification	спустинення	784
Глобальні процеси	acid precipitation	кислотні опади	108
Трофічна структура	food web	харчові ланцюги	4870
Трофічна структура	predator	хижаки	2950
Трофічна структура	herbivores	травоїдні	1520
Трофічна структура	trophic groups	трофічні групи	107
Трофічна структура	saprophagous	сапрофаги	7
Охорона природи	protected area	охоронювані території	1200
Охорона природи	rare species	рідкісні види	694
Охорона природи	environment protection	захист навколишнього середовища	274
Охорона природи	diversity loss	втрата розмаїття	63
Функції	ecosystem function	екосистемна функція	2790
Функції	functional diversity	функціональне розмаїття	370
Функції	ecosystem production	продукція екосистеми	280
Функції	litter decomposition	деструкція підстилки	259
Функції	ecosystem engineers	екосистемні інженери	161
Функції	ecological groups	екологічні групи	41
Функції	epigeic	епігейні	22
Функції	endogeic	ендогейні	16
Функції	anecic	норники	11
Динаміка та стійкість	ecosystem resilience	еластичність екосистеми	384
Динаміка та стійкість	ecosystem stability	стійкість екосистеми	338
Динаміка та стійкість	stable state	стабільний стан	170

<i>Категорія</i>	<i>Англійський термін</i>	<i>Український термін</i>	<i>Частота</i>
Динаміка та стійкість	ecosystem dynamic	екосистемна динаміка	40
Динаміка та стійкість	spatial dynamic	просторова динаміка	23
Динаміка та стійкість	temporal dynamic	динаміка в часі	13
Індекси розмаїття	evenness	вирівняність	279
Індекси розмаїття	diversity index	індекс розмаїття	189
Індекси розмаїття	Shannon index	індекс Шеннона	68
Індекси розмаїття	Simpson index	індекс Сімпсона	57
Інформація	ecological indicators	екологічні індикатори	414
Інформація	ecological monitoring	екологічний моніторинг	274
Інформація	entropy	ентропія	176
Інформація	environment monitoring	моніторинг навколишнього середовища	78
Інформація	system indicators	системний індикатор	21
Інформація	ecosystem diagnosis	екосистемний діагноз	9
Інформація	ecological diagnosis	екологічний діагноз	2
Статистичні методи	cluster analysis	кластерний аналіз	184
Статистичні методи	correlation analysis	кореляційний аналіз	148
Статистичні методи	correspondence analysis	аналіз відповідностей	136
Статистичні методи	factor analysis	факторний аналіз	89
Статистичні методи	discriminant analysis	дискримінантний аналіз	60
Складність екосистем	ecological complexity	екологічна складність	203
Складність екосистем	functional complexity	функціональна складність	28
Складність екосистем	ecosystem connectivity	зв'язність екосистеми	20
Складність екосистем	community complexity	складність угруповань	18
Складність екосистем	ecosystem hierarchy	ієрархія екосистеми	12
Складність екосистем	community connectivity	зв'язність угруповань	2
Грунтові угруповання	soil community	грунтове угруповання	51
Грунтові угруповання	soil animals	грунтові тварини	35
Грунтові угруповання	soil macrofauna	грунтова макрофауна	19
Матриці	Markov chain	марковський ланцюг	55
Матриці	transition matrix	перехідна матриця	37
Матриці	ecosystem matrix	екосистемна матриця	6
Матриці	ecological matrix	екологічна матриця	3

SUMMARY

The diversity of the animal communities is the object of great interest for many ecological fields and wildlife protection specialists. Everybody understands the importance of life protection on the earth. But there is no similarity between the intuitive understanding of biodiversity concept and its scientific interpretation. The quantitative assessment of biodiversity is discussed considerably. The problem of the relations between biodiversity, stability and functional properties of the communities has to be solved.

The diversity of living organisms is complicated phenomenon that includes taxonomical, historical and ecological aspects. The basis of the ecomorphical approach of the community structure ecological analysis was founded in the investigations of Akimov (1948, 1954) and Belgard (1950). The ideas of these scientists were developed by the members of Complex expedition for investigation of Ukrainian steppe forests. The ecomorphical approach was shown to be an effective method for the investigation of the living components and their relation with the nonliving ones.

The idea of the diversity role in functional stability and ecosystem evolution was greatly developed by Emelyanov (1994, 1999). On the basis of biodiversity detailed analysis Protasov (2002) has proposed to branch in the ecology the new direction aimed to investigate the common regularities of the biotic system diversity formation. This branch was proposed to name the Conceptual Deversicology.

The quantitative aspect of biodiversity can be divided into the two components such as the number of elements and their evenness. Almost all diversity indexes in different proportion reflect these components but they are based on the assumption that all species in the community are identical. This circumstance considerably decreases ecological importance of the diversity indexes. In present work the ecological matrix concept has been proposed for ecological assessment of the species distinction.

The ecological matrix is the further development of the ideas of Akimov-Belgard ecomorphic analysis. The advanced classical approach to the community ecological analysis together with the multidimensional statistical methods allows to detect diversity components and the relations between the community functional properties.

The family of Lumbricidae has a great area including almost all the globe territory that is suitable for life. This is the convincing evidence of the considerable ecological adaptive abilities of the earthworms. At the same time there are species with the wide area and the endemics-species in the family. This shows the significant adaptive differences of the species to their life conditions.

The first investigation of Ukraine territory dealing with the earthworms has been done by Kulagin (1886, 1889). He found four species: *Lumbricus rubellus*, *Allolobophora foetida*, *Allolobophora cyanea*, and *Allolobophora carnea*.

Visotzky (1898, 1900) found in Velyko-Anadol artificial forest new earthworm species *Dendrobaena mariupoliensis*. This species is the largest in Ukraine fauna.

In Velyko-Anadol and other Ukraine regions (Charkov, Kiiv, Ekaterinoslav) Michaelsen (1900, 1901, 1903, 1910) found ten earthworm species such as *Dendrobaena mariupoliensis*, *Eisenia gordejefi*, *Allolobophora jassyensis*, *Bimastus tenuis*, *Eisenia rosea*, *Eisenia foetida*, *Eisenia skoricowi*, *Allolobophora caliginosa*, *Octolasion complanatum*, and *Lumbricus terrestris*.

Andrusov (1914) in the vicinity of Kyiv found three species of the earthworms: *Eiseniella tetraedra f. typical*, *Dendrobaena octaedra*, and *Lumbricus terrestris*.

In Morin's investigation devoted to the earthworms fauna ten species are present: *Lumbricus terrestris*, *L. rubellus*, *L. castaneus*, *L. baicalensis*, *Dendrobaena mariupoliensis*, *Eisenia (Allolobophora) gordejefi*, *E. (Allolobophora) foetida*, *E. (Allolobophora) rosea*, *Eophila oculata (Helodrilus oculatus)*.

According to Krishtal (1947) in Kaniv biogeographic reservation eleven species of the earthworms inhabit: *Eisenia rosea*, *E. nordenskioldi*, *E. foetida*, *Allolobophora caliginosa*, *Lumbricus baicalensis*, *Dendrobaena rubida*, *Octolasion transpadanum*, *O. lissaense*, *O. cyaneum*, *O. lacteum*, and *Octolasion complanatum*.

Malevich (1954, 1954a, 1955, 1957, 1959) in Ukraine found such species as *Eiseniella tetraedra f. typica*, *Eiseniella tetraedra f. hercynia*, *Eisenia rosea*, *Eisenia skoricowi*, *Allolobophora caliginosa f. trapezoides*, *Allolobophora chlorotica*, *Octolasion lacteum*, *Lumbricus baicalensis (= Lumbricus pussilus)* and he also described new species *Eisenia ukrainae Mal.* which was found in Kirovograd region.

As a result of Gilarov's (1953) investigation in the basin of river Derkul the earthworm *Eisenia nordenskioldi* was found. This species was early mentioned in the Krishtal's list.

The soil zoology and earthworms investigation development in Dnipropetrovsk University is connected with the Complex expedition activity. This expedition investigated steppe forests of Ukraine and it was founded by the professor Belgard in 1949.

The first stage of the soil zoology investigation was carried out by Topchiev during 1950–1960 years. The main efforts were aimed for studying of the soil fauna of the natural and artificial forests of Ukraine and Moldova. The tendency of the faunistic composition changes was found to be depended on the forest typological properties. The special attention was drawn to the forest pests.

The soil zoology new direction arose as a result of the Gilarov's method of the zoological soil diagnostic development. The great importance of this method was shown for the argued problems of the soil diagnostic resolving. The forest chernozem in the bayrac (ravine) ecosystems of the Ukrainian steppe belongs to the soils with difficulty diagnosed status. The correct diagnostic of this soil can be carried out only after the problem which deals with the forest podzolic effects on the soil solving. In the steppe zone forest improves the soil properties. That has been shown by Travleev (1972, 1975, 1977). This proves that there is no podzolic effect on forest soil in steppe zone. Therefore soil under steppe and under forest in steppe can be stated as chernosem. This result was confirmed by the evidence obtained by the members of Soil zoological group of the Complex expedition.

The creation of Prsamarsky biosphere investigation station gaved the soil zoology studying the new. The main aim of this direction was studying of the biogeocoenotic profile with the typical forests and soils of the regional landscape. The monitoring of several years has allowed to obtain data dealing with diversity, stability and functioning of the forest ecosystems in steppe. The relation between the structural characteristics of the soil animal community and some soil properties was found. Was shown that the changes of the soil mesofauna biomass changes are effected by hummus content and pH of the soil solution (Пилипенко, 1972). The role of the animal community biomass for the indication of ecosystem stability was investigated (Пилипенко, 1980).

In 1980-s the precision analytical methods for animal communities investigation were applied. These methods gave the possibility to determine the chemical elements contents in the soil animals bodies. The microelements concentration in the earthworms tissues was shown to be depended on ecomorphic properties of the species on the one hand and microelements concentration in the food on the other hand. The range of the elements concentration is influenced by their functional features in animal organisms (Пилипенко, Цветкова, 1978).

The earthworms adaptive mechanisms maintaining their existence in the natural and human transformed environments were revealed by means of ecophysiological analysis. Earthworms were shown to be an informative group for the level of the ecosystems technogenic transformation indication (Мисюра, Жуков, 1995; Мисюра и др., 1996; 1998).

The soil animals ceonomorphes and gygromorphes correlation analysis reveals the important aspects of the community adaptation to the environmental conditions. The trophic structure of the community indicates its adaptation to the food resources. This aspect of the ecological structure allows to understand the role of the earthworms and other invertebrates in organic matter transformation in the soil profile. Due to this the diagnostic value of the ecological spectrum is very important. Each soil type can be corresponded by the ecological groups definite correlation (Жуков, 2003).

The main diagnostic groups of the soil animal community properties can be distinguished by means of multidimensional statistic analysis.

Biodiversity preservation is the important problem of the modern ecological science because of its role in the maintaining of the functional integrity and ecosystems stability. The development of the theoretical basis of the functionally relevant measures of biodiversity is necessary for the obtaining of the explanation of the diversity and functional stability connection.

The aim of the work is the performing of the ecological and taxonomical analysis of the earthworms community diversity as the important part of the soil biota total diversity. For reaching this the methodology of the analysis of the animal community ecological diversity was worked out. This methodology consists of the following steps:

1. The system of the soil invertebrates ecomorphes development and the methodological basis of the gygromorphes, trophomorphes, trophocoenomorphes, and topomorphes extraction working out.
2. The earthworms and other soil animals communities ecological structure description by means of the ecomorphic analysis and the ecological groups diagnostic ability assessment to determine the gygrotops and trophotops of the steppe zone forests.
3. Some diversity indexes (Shannon, Simpson, Pielou, Berger-Parker and other) consideration as the additional components of the approach.
4. The communities functional properties reflection by means of such indexes as biomass, productivity, ecological compression, ecological carrying capacity, functional evenness, functional divergence.
5. The diversity analysis performing in terms of taxonomical and ecological aspects of the hierarchical complexity.
6. The multidimensional statistic analysis of the obtained ecological matrix.

The data for investigation were collected according to the accepted in soil zoology methods (Количественные методы..., 1987). The data were analyzed by means of ANOVA, Regression, Discriminant, Factor, Classification trees analysis (Stastica 6.0, SPSS 10.0). The data collection has been done during 1991–2007-s years.

ЛІТЕРАТУРА

1. Агошкова Е. Б., Ахлибининский Б. В. Эволюция понятия системы // Вопр. философии. – 1998. – № 7. – С. 170–178.
2. Акимов М. П. Биоценотическая рабочая схема жизненных форм – биоморф // Науч. зап. Днепропетр. гос. ун-та. Днепропетровск. – 1948. – С. 61–64.
3. Акимов М. П. Биоморфический метод изучения биоценозов // Бюллетень московского о-ва испыт. природы. – Т. LIX (3). – 1954. – С. 27–36.
4. Акимов М. П., Берестов А. И. Сравнительный биоценотический анализ животного населения порожистой части Днепра и Днепропетровского водохранилища в первые годы его существования // Сборник работ биолог. ф-та. Науч. зап. – 1948. – Т. XXXII. – С. 161–176.
5. Алеев Ю. Г. Экоморфология. – К.: Наукова думка. – 1986. – С. 424.
6. Алейникова М. М., Изосимов В. В. Материалы по фауне и экологии дождевых червей (Lumbricidae) Татарской АССР // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. биол. наук. 1958. № 6. – С. 143–164.
7. Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. – СПб.: Наука. – 2000. – 147 с.
8. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Гидрометеиздат. – 1989. – 152 с.
9. Андреева Р. В. Определитель личинок слепней. К.: Наукова думка. – 1990. – 172 с.
10. Андриевская Н. Ю. К экологии жука-кравчика (*Lethrus apterus* Laxm) в условиях Днепропетровской области УССР // Праці Одеського держ. ун-ту ім. Мечникова. – 1946. – Т. 3, вип. 3 (64). – С. 33–53.
11. Антощенко В. Ф. Влияние режима выпаса на комплексы дождевых червей подмосковных пастбищ // Пробл. почв. зоологии. Минск. – Наука и техника. – 1978. – С. 19–20.
12. Арефьев С. П. Признаки устойчивости леса при матричном сканировании вмещающего сообщества дереворазрушающих грибов // Проблемы взаимодействия человека и природной среды. – Тюмень: ИПОС СО РАН, 2000. – Вып. 1. – С. 93–97.
13. Арефьев С. П. Разработка экологической матрицы грибного сообщества и ее апробация при оценке состояния подтаежных лесов Западной Сибири // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Мат. итоговой науч. сессии ИПОС СО РАН, 2002. – Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2003. – Вып. 4. – С. 127–132.
14. Арнольди К. В. Жизненные формы у муравьев // Докл. АН СССР. – 1937. – Т. 20, № 16. – С. 37–59.
15. Арнольди К. В. Очерк энтомофауны и характеристика энтомокомплексов лесной подстилки в районе Деркула // Тр. ин-та леса. – 1956. – Т. 30. – С. 279–342.
16. Арнольди К. В. К выяснению зональных закономерностей образования группировок насекомых и заселения лесопосадок ксерофильными видами при степном лесоразведении // Зоолог. журн. – 1952. Т. 2. № 3. – С. 329–345.

17. Арчаков. А. И. Микросомальное окисление. – М.: Наука, 1975. – 327 с.
18. Атлавініте О. П. Екологія дощевих червей и их влияние на плодородие почвы в Литовской ССР. – Вильнюс: Моклас. – 1975. – 200 с.
19. Атлавініте О. П. Численность, биомасса дощевых червей в дубравах, смешанных лесах и влияние их на разложение опада и самоочищение почвы от химических веществ // Пробл. почв. зоологии. – Ашхабат. – 1984. – Кн. 1. – С. 19.
20. Атлавініте О. П., Зимкувене А. В. Влияние плотности почвы на деятельность дощевых червей // Пробл. почв. зоологии. – К. – 1981. – С. 17.
21. Баканов А. И. О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем // Биология внутренних вод. – 2000. – № 2. – С. 5–19.
22. Балувев В. К. Дождевые черви основных почвенных разностей Ивановской области. // Почвоведение. – 1950. Т. 4. – С. 219–227.
23. Барсов В. А., Жуков А. В., Кульбачко Ю. Л., Кисенко Т. И. Естественная и антропогенная динамика структуры населения почвенных и наземных беспозвоночных животных в некоторых биогеоценозах центрального степного Приднепровья // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. – Тез. докл. I междунаrod. науч.-практич. конфер. – Днепропетровск. – 1995. – Т. 2. – С. 39.
24. Барсов В. А., Кисенко Т. И., Кульбачко Ю. Л., Жуков А. В. Проблемы охраны энтомофауны ландшафтов Днепропетровщины, находящихся под угрозой исчезновения // Франція та Україна, науково-практичний досвід у контексті діалогу національних культур. Д. – Поліграфіст, 1997– Т. 2., Ч. 2. – С. 6–7.
25. Барсов В. А., Пилипенко А. Ф., Жуков А. В., Кульбачко Ю. Л., Кисенко Т. И. Сезонные, годовые и вызванные антропогенными факторами изменения структуры популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных в некоторых биогеоценозах центрального степного Приднепровья // Вестн. Днепропетр. ун-та. Днепропетровск. ДГУ. – 1996. – Вып. 2. – С. 24–30.
26. Барсов В. О. Оцінка сучасного стану булавовусих лускокрилих Дніпровсько-Орільського заповідника // Заповідна справа в Україні. – 2001. – Т. 7, вип. 1. – С. 39–43.
27. Бей-Биенко. Г. Я. Прямокрылые и кожистокрылые // Животный мир СССР. – М.–Л., – 1950. – Т. III.
28. Беклемишев В. Н. О классификации биогеоценологических (симфизиологических) связей // Бюллетень МОИП. – 1951. – Т. 55, Вып. 5 – С. 3–30.
29. Белова Н. А. Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины. – Д.: Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1997. – 264 с.
30. Белова Н. А., Травлев А. П. Естественные леса и степные почвы. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1999. – 346 с.
31. Белова Н. А., Травлев А. П. Ноосферология и динамика взглядов на лесное почвообразование в степи // Экология и ноосферология. – 2000. – Т. 9, № 1–2. – С. 35–43.
32. Белоусова Н. К. Дождевые черви как показатель условий сада // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 27.
33. Бельгард А. Л. Осиновый колок в долине реки Самары Днепропетровской // Сб. работ биолог. ф-та. – Днепропетровск, 1948. – Т. 32. – С. 23–27.
34. Бельгард А. Л. Об амфиценозах // Науч. записки Днепропетровского гос. ун-та. – Днепропетровск, 1948. – Т. 30. – С. 87–89.
35. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
36. Бельгард А. Л. Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.

37. *Бельгард А. Л., Травлеев А. П.* Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. – М.: Изд-во МГУ. – 1980. – С. 155–163.
38. *Бельгард А. Л., Травлеев А. П.* Изучение взаимодействий растительности с почвами в лесных биогеоценозах степной Украины в свете воззрений С. В. Зонна // Вопр. биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. – Днепропетровск, 1980. – С. 5 – 15.
39. *Бельгард О. Л.* Геоботанічний нарис Новомосковського бору // Збірник робіт біолог. ф-ту Дніпропетр. держ. ун-ту. – Дніпропетровськ, 1938. – Вип. 1. – С. 107– 133.
40. *Бердышев Г. Д.* Нуклеиновые кислоты пойкилотермных морских организмов, эволюционные и возрастные аспекты. – К.: Наукова думка, 1973. – 172 с.
41. *Бердышев Г. Д., Ханжсин Б. М.* Идея теоремы Геделя как принцип системного подхода в биологии // Пермский гос. пед. ин-т, 1991. – 54 с. Деп. в ВИНТИ. 08.05.1991, № 1882-В91.
42. *Березина О. Г., Мордкович В. Г.* Опыт морфологической классификации приводных жуков (Insecta, Coleoptera) // Сибирский экологический журнал. – 2000. – № 3. – С. 271–277.
43. *Берман Д. И., Виленкин Б. Я.* Некоторые принципы исследования сообществ // Количественные методы в экологии и биоценологии животных суши. – Л.: Наука, 1975. – С. 10–12.
44. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 478 с.
45. *Богачева И. А., Диденко Л. В.* Энергетические потребности дождевых червей и их роль в некоторых биогеоценозах тундры // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 32–33.
46. *Бригадиренко В. В.* Использование топологических спектров в зоологической диагностике почв на примере семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Екологія та ноосферологія, 2003. – Т. 13, № 1–2. – С. 119–130.
47. *Булахов В. Л.* Влияние роющей деятельности крота на физико-химические и биоценологические свойства почв лесов степной зоны УССР // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 85–88.
48. *Булахов В. Л., Пахомов О. С.* Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia). – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2006. – 356 с.
49. *Булик И. К., Травлеев Л. П.* О распределении почвенных *Protozoa* в почвогрунтах лесных биогеоценозов Присамарья в зависимости от увлажнения и глубины залегания грунтовых вод // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 90.
50. *Булик И. К., Белова Н. А.* Мат. к индикации лесных почв Присамарья с использованием видового и количественного состава раковинных амёб // Вопр. биолог. диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. – Днепропетровск, 1980. – С. 84–92.
51. *Бызова Ю. Б.* Дыхание почвенных беспозвоночных // Экология почвенных беспозвоночных. – М. – Наука, 1973. – С. 3–39.
52. *Ванагас И. Ю.* Влияние дождевых червей на химические свойства почвы // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 93–94.
53. *Ванагас Ю. И.* Влияние дождевых червей на скорость разложения соломы // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 48–49.
54. *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
55. *Викторов А. Г.* Проблема вида у партеногенетических и полиплоидных организмов на примере дождевых червей // Мат. VI совещания "Вид и его продуктивность в ареале". – СПб: Гидрометеиздат, 1993. – С. 193–194.

56. *Викторов-Набоков О. В., Вервес Ю. Г.* К изучению мух (Diptera: Calliphoridae, Sarcophagidae), паразитирующих в дождевых червях (Oligochaeta, Lumbricidae) // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 97.
57. *Винберг Г. Г.* Особенности водных экологических систем // Журн. общ. биол., 1967. – Т. 28, № 5. – С. 31–45.
58. *Воробейчик Е. Л.* Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // Экология, 1998. – №2. – С. 102–108.
59. *Всеволодова-Перель Т. С.* Дождевые черви фауны России. – М.: Наука, 1997. – 102 с.
60. *Высоцкий Г. Н.* О глубокопочвенных раскопках в Аскании-Нова // Вісті Держ. степ. заповідника "Чаплі" (кол. Асканія-Нова). – Асканія-Нова, 1929. – Т. VI. – С. 13–27.
61. *Высоцкий Г. Н.* Избранные сочинения. – М.: Изд-во АН СССР. – 1962. – 730 с.
62. *Высоцкий Г. Н.* Дождевой червь // Полная энциклопедия русского сельского хозяйства. – 1890. – Т. 11. – С. 12–39.
63. *Гальвялис А. Г.* Влияние антропогенных факторов на выживаемость, вес и регенерацию зимующих дождевых червей *Nicodrilus caliginosus* // Пробл. почв. зоологии. – Ашхабат, 1984. – Кн. 1. – С. 65.
64. *Ганин Г. Н.* Дождевые черви Приамурья, их пищевая активность и роль в детритных цепях зональных экосистем // Зоолог. журн., 1994. – Т. 73, № 7–8. – С. 8–13.
65. *Герасимов И. П.* Генетические, географические и исторические проблемы современного почвоведения. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
66. *Гиляров М. С.* Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых // Зоолог. журн. – 1957. – Т. 35. Вып. 11. – С. 1683–1693.
67. *Гиляров М. С.* Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. – М.: Наука, 1970. – 275 с.
68. *Гиляров М. С.* Диагностика и география почв в свете почвенно-зоологических исследований // Успехи соврем. биологии. – 1949. – Т. 28, вып. 3(6). – С. 339–353.
69. *Гиляров М. С.* Зоологический метод диагностики почв. – М.: Наука, 1965. – 276 с.
70. *Гиляров М. С.* Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистой почв // Почвоведение. – 1942. – № 9–10. – С. 3–15.
71. *Гиляров М. С.* Индикационное значение почвенных животных при работах по почвоведению, геоботанике и охране среды // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. – М.: Наука, 1976. – С. 9 – 18.
72. *Гиляров М. С.* Среднеевропейские виды связанных с почвой насекомых как показатели восточных пределов распространения буроземов в европейской части СССР // VII Междунар. симпозиум по энтомофауне Средней Европы. – Л.: Зоол. институт АН СССР, 1979. – С. 28–30.
73. *Гиляров М. С.* Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 279 с.
74. *Гиляров М. С.* Кивсяки и их роль в почвообразовании // Почвоведение. – 1957. – № 6. – С. 74–78.
75. *Гиляров М. С.* Беспозвоночные разрушители подстилки и пути повышения их полезной деятельности // Экология. – 1970. – № 2. – С. 8–21.
76. *Гиляров М. С.* Почвенные беспозвоночные как фактор плодородия почвы // Журн. общ. биологии. – 1960. – Т. 21, № 2. – С. 81–88.
77. *Гиляров М. С.* Животные и почвообразование // Биология почв Северной Европы. – М.: Наука, 1988. – С. 7–16.

78. *Гиляров М. С.* Почвенная фауна лесных насаждений и открытых степных пространств бассейна р. Деркул // Труды Ин-та леса АН СССР. – М., 1956. – № 30. – С. 235–278.
79. *Гиляров М. С., Стриганова Б. Р.* Животное население почвы и его роль в создании почвенного плодородия // 100 лет генетического почвоведения. – М.: Наука, 1986 – С. 96–104.
80. *Гиляров М. С., Фолкманова Б.* Губоногие многоножки (Chilopoda) степной зоны юго-востока Европейской части СССР как показатели почвенных условий в лесонасаждениях // Изв. АН СССР. – Сер. Биол. – 1957. – № 2. – С. 211–219.
81. *Гладышев М. И.* Концепция биогеоценоза с позиций общей теории систем // Экология. – 1990. – № 4. – С. 11–19.
82. *Головач С. И.* Распределение и фауногенез двупарноногих многоножек европейской части СССР // Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 92–138.
83. *Головенко Н. Я., Карасева Т. Л.* Сравнительная биохимия чужеродных соединений. – К.: Наукова думка, 1983. – 200 с.
84. *Голубець М. А., Чорнобай Ю. М.* Консорція як елементарна екологічна система // Укр. ботан. журн. – 1989. – Т. 46, № 6. – С. 23–28.
85. *Гриб А. В.* Дождевые черви – Lumbricidae // Животный мир СССР. – Т. 3. Зона степей. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 471–477.
86. *Грицан Ю. І.* Екологічні основи перетворюючого впливу лісової рослинності на степове середовище. – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2000. – 300 с.
87. *Гродзинський Д. М., Шеляг-Сосонко Ю. Р., Черевченко Т. М. та ін.* Проблеми збереження та відновлення біорізноманіття в Україні – К.: Академперіодика, 2001. – 104 с.
88. *Дідух Я. П.* Методологічні підходи до проблем фітоіндикації екологічних факторів // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47. – С. 5–12.
89. *Дідух Я. П., Немченко О. А., Сіренко І. П.* Проблема створення бази даних еколого-фітоценотичної інформації флори України // Ойкумена. – 1991. – № 4. – С. 67–71.
90. *Дідух Я. П., Плюта П. Г.* Фітоіндикація гідротермічного і едафічного режимів лучних степів // Укр. ботан. журн. – 1990. – Т. 47, № 5. – С. 41–46.
91. *Дідух Я. П., Плюта П. Г.* Градієнтний аналіз екологічних параметрів рослинних угруповань долини р. Ворскли (УРСР) // Укр. ботан. журн. – 1991. – Т. 48, № 4. – С. 18–23.
92. *Дідух Я. П., Плюта П. Г.* Применение фитоиндикации для комплексной характеристики природных режимов различных элементов склонов // Изв. АН СССР. Сер. географ. – 1991. – № 2. – С. 106–113.
93. *Дідух Я. П., Плюта П. Г.* Екологічні режими степових та лісових угруповань у підзоні північного степу // Укр. ботан. журн. – 1992. Т. 49, № 4. – С. 13–18.
94. *Дідух Я. П., Плюта П. Г.* Фітоіндикація екологічних факторів. – К.: Наукова думка, 1994. – 280 с.
95. *Добровольский Б. В.* Вредные жуки. – Ростов н-Д. – 1951. – С. 5–125.
96. *Догель В. А.* Количественный анализ фауны лугов в Петергофе // Русский Зоол. журн. – 1924. Т. 4. Вып. 1, 2. – С. 117–154.
97. *Долин В. Г.* Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР. –К.: Урожай, 1978. – 126 с.
98. *Долин В. Г.* Жуки-щелкуны Elateridae // Вредители сельскохозяйственных культур и насаждений. – К.: Урожай, 1987. – Т. 1. – С. 364–383.
99. *Долин В. Г.* Личинки жуков-щелкунов (Elateridae) Украинской СССР. Автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. – К. – 1961. – 16 с.

100. Дубина А. А. Лесная подстилка как показатель биологической продуктивности лесных биогеоценозов Присамарья // Вопр. степ. лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1972. – Вып. 3. – С. 32–37.
101. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
102. Емельянов И. Г. Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи современной биологии. – 1994. – Т. 114. Вып. 3. – С. 304–318.
103. Емельянов И. Г. Роль разнообразия в функционировании биологических систем. – К., 1992. – 64 с.
104. Емишианов Д. Г. Пограничность, амфиценотические явления в лесных экосистемах и очередные задачи их изучения // Экология и ноосферология. – Днепропетровск. – 1995. – Т. 1. Вып. 1–2. – С. 99–109.
105. Емишианов Д. Г. Мониторинговые исследования бересто-чернокленовых дубрав Приднепровья // Биомониторинг лесных экосистем степной зоны. – Днепропетровск. – 1992. – С. 89–97.
106. Емишианов Д. Г. Оценка информативности видов в исследованиях структуры лесных экосистем // Вопр. степ. лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск. – 1996. – С. 82–89.
107. Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. – 1980. – Т. 41, № 6. – С. 828–836.
108. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и таксономическое разнообразие сообществ животных // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2005. – № 3/2. – С. 96–104.
109. Жуков А. В. Своеобразие животного населения чернозема обыкновенного // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2005. – № 3/1. – С. 77–88.
110. Жуков А. В. Иерархическая организация и разнообразие животного населения почвы поймы // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. – 2006. – Вып. 10 (35). – С. 170–184.
111. Жуков А. В. Гигроморфы почвенных животных и их диагностическое значение для установления гиротопов // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2006. – Вып. 6. – С. 113–130.
112. Жуков А. В. Содержание гликогена в тканях дождевых червей из естественных и техногенных биогеоценозов // Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов. – Тез. докл. II респ. студ. науч. конф. – Донецк. – 1993. – С. 174.
113. Жуков А. В. Эколого-биохимическая характеристика дождевых червей Днепровско-Орельского заповедника // Екологічні основи оптимізації режиму охорони і використання природно-заповідного фонду. Тези доповідей міжн. наук. практичн. конф. – Рахів. – 1993. – С. 153–155.
114. Жуков А. В. Эколого-биохимические особенности дождевого червя *Nicodrillus roseus* (Savigny, 1926) как обитателя почв степных зональных сообществ // Вид и его продуктивность в ареале. – Матер. VI совещания. СПб. Гидрометеоздат, 1993. – С. 196–197.
115. Жуков А. В. Диагностика почв лесной рекультивации Западного Донбасса зоологическим методом // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. Тез. докл. I междунар. науч.-практ. конф. Т.1. Днепропетровск, 1995. – С. 118–119.
116. Жуков А. В. Продукция и разнообразие комплексов почвенной мезофауны Присамарья // Вопр. степ. лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск. – 1996. – С.142–149.

117. Жуков А. В. Экологические основы зоологической диагностики лесных почв степного Приднепровья. Диссертация на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. – Днепропетровск. – 1996. – 267 с.
118. Жуков А. В. Гипотеза альтернативного разнообразия и пространственное распределение почвенных беспозвоночных в экосистемах степной зоны Украины // Пробл. почв. зоологии. Мат. II(XII) Всероссийского совещания. – М. 1999. – С. 53–54.
119. Жуков А. В. Трофическая структура почвенной мезофауны степного Приднепровья // Друга міжнародна конференція «Наука і освіта». – Днепропетровск. – 1999. – С. 11–13.
120. Жуков А. В. Динамика почвенной фауны урочища Круглик (Днепропетровская область) // Известия Харьковского энтомологического общества. – 1999. – Т. VII. – Вып. 2. – С. 62–70.
121. Жуков А. В. Экологическое разнообразие животного населения почв пойменных биогеоценозов р. Самара // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Сер. Биология и экология. – Вып. 7. – Днепропетровск. – 2000. – С. 73–79.
122. Жуков А. В. Экологическая структура животного населения почв чернокленовых дубрав правого берега р. Самара Днепропетровская // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д. – 2001. – Вып. 5. – С. 84–93.
123. Жуков А. В. Пространственное распределение почвенных беспозвоночных в прирусловой пойме р. Самара // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д. – 2002. – Вып. 6. – С. 108–120.
124. Жуков А. В. Таксономическое разнообразие почвенной фауны в контексте типологии лесов степной зоны // Типологія лісів степової зони, їх біорізноманіття та охорона. – Тези доповідей міжнародної конференції. – Д. – 2005. – С. 142–145.
125. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и таксономическая организация сообществ животных // Тези III Міжнар. наук. конфер. “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Д.: ДНУ. – 2005. – С. 120–121.
126. Жуков А. В. Биоразнообразие и устойчивость в пространстве почвенной мезофауны // Экология и ноосферология. – 2005. – Т. 16, № 3–4. – С. 165–177.
127. Жуков А. В. Временная динамика биохимических показателей дождевого червя *Lumbricus rubellus* в условиях загрязнения почвы кадмием // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Сер. биол. и экол. – Вып. 1. – Д. – 1993. – С. 57–58.
128. Жуков А. В. Зоологическая диагностика почв степного Приднепровья: применение методов многомерной статистики // Пробл. почв. зоологии. – Ростов н/Д. – 1996. – С. 43–44.
129. Жуков А. В. Биоморфический анализ животного населения в диагностике почв // Придніпровський наук. вісн. Біологія, сільське господарство та ветеринарія. – 1998. – № 113 (180). – С. 114–120.
130. Жуков А. В. Анализ биоморфической структуры мезофауны в диагностике почв // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д. – 1999. – С. 106–114.
131. Жуков А. В. Структура и устойчивость сообществ почвенной фауны правого берега реки Самары–Днепропетровской // Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов. – Тез. докл. II респ. студ. науч. конф. – Донецк. – 1992. – С. 84.
132. Жуков А. В. Зоологическая диагностика почв на основе анализа трофической структуры почвенной мезофауны степного Приднепровья // Экология и ноосферология. – 2003. – Т. 13, №1–2. – С. 104–112.
133. Жуков А. В. Дождевые черви как компонент биогеоценоза и их роль в зооиндикации // Грунтознавство. Київ–Дніпропетровськ. – 2004. – Т. 5, № 1–2. – С. 44–57.

134. Жуков А. В., Киреева О. П. Изучение биохимической адаптации популяций дождевых червей в различных частях ареала // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. – Тез. докл. I международ. науч.-практ. конф. – Т.2. – Д. – 1995. – С. 63.
135. Жуков А. В., Жукова В. В. Экоморфические спектры комплексов дождевых червей в зоологической диагностике почв // Вестн. Днепропетр. гос. ун-та. – Д. – 1997. – Сер. биол. и экология. – Вып. 3. – С. 216–221.
136. Жуков А. В., Мисюра А. Н. Накопление тяжелых металлов почвенными беспозвоночными урбанизированных территорий // Вопр. биоиндикации и экологии. – Запорожье. – 1997. – Вып. 2. – С. 141–145.
137. Жуков А. В., Пилипенко А. Ф. Идентификация пространственных группировок почвенной мезофауны на уровне микрорельефа // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – Сер. Біологія, екологія. – Вип. 9. – Т. 2. – 2001. – С. 159–165.
138. Жуков А. В., Пилипенко А. Ф. Информационный анализ взаимосвязей элементов экологических систем: микростациональное распределение дождевого червя *Aporrectodea rosea* в пойме р. Самара // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д. – 2004. – Вип. 8 (33). – С. 161–174.
139. Жуков А. В., Пилипенко А. Ф., Барсов В. А., Смирнов Ю. Б., Кульбачко Ю. Л., Кисенко Т. И. Зоогеографический анализ почвенной и подстилочной фауны степного Приднепровья // Вопр. степ. лесоведения и лесной рекультивации земель. – Д. – 1997. – С. 89–92.
140. Жуков А. В., Пилипенко А. Ф., Киреева О. А. Биоиндикационные характеристики дождевых червей для установления степени загрязнения почвы отходами химического производства // Вопр. биоиндикации и охраны природы. – Запорожье. – 1997. – С. 162–166.
141. Жуков О. В. Визначення ступеня антропогенних змін біогеоценозів урбанізованих територій з використанням біохімічних індикаторів // Урбанізація як фактор змін біогеоценологічного покриву. – Матеріали конференції. – Львів: Академічний Експрес. – 1994. – С. 33.
142. Жуков О. В. Зоологічна індикація едафічних факторів, що визначають розподіл мезофауни в лісах степової зони України // Науковий вісн. Укр. держ. лісотехнічного ун-ту. – Львів. – 1999. – Вип. 9. – С. 131–135.
143. Жуков О. В. Просторовий розподіл мезофауни правого берега р. Самари // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – Сер. Біологія, екологія. – 2000. – Вип. 8. – Т. 2. – С. 94–100.
144. Жуков О. В. Еколого-фауністичний огляд дощових черв'яків східної України // Вісн. Запорізького держ. ун-ту. – 2004. – № 2. – Фізико-математичні науки. Біологічні науки. – С. 145–154.
145. Жуков О. В., Пилипенко О. Ф. Екологічні напрямки зоологічної дігностики лісових ґрунтів степового Придніпров'я // Нуккові записки Держ. природознавчого музею. – Львів. – 1996. – Т. 12.– С. 37.
146. Жулидов А. В., Сизова М. Г., Хачиков Э. А. Особенности накопления тяжелых металлов в теле почвенных сапрофагов при различном содержании металлов в среде обитания // Пробл. почв. зоологии. – Ашхабат. – 1984. – Кн. 1. – С. 103.
147. Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // Доповіді Нац. акад. наук України. – 1995. – № 7. – С. 145–148.
148. Залесская Н. Т. Эколого-морфологические особенности *Lithobiomorpha* основных почвенно-растительных зон СССР. – Автореф. канд. дис. – М. – 1973. – 20 с.
149. Залесская Н. Т. Определитель многоножек-костянок СССР. – М.: Наука, 1978. – 212 с.

150. Зонн С. В. Почва как компонент лесного биогеоценоза. // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – 372–457 с.
151. Зонн С. В., Травлев А. П. Географо-генетические аспекты почвообразования, эволюции и охраны почв. – К.: Наукова думка. – 1989. – 216 с.
152. Зражевский А. И. Дождевые черви как фактор плодородия почв. – К.: Изд-во АН УССР, 1957. – 272 с.
153. Исаков Ю. А., Казанская Н. С., Тишков А. А. Зональные закономерности динамики экосистем. – М.: Наука, 1986. – 150 с.
154. Иудин Д. И., Гелашивили Д. Б. Применение мультифрактального анализа структуры биотических сообществ в экологическом мониторинге // Проблемы регионального экологического мониторинга: Матер. научн. конф. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, – 2002. – С. 49–52.
155. Иудин Д. И., Гелашивили Д. Б., Розенберг Г. С. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. АН. – 2003. – Т. 389. № 2. – С. 279–282.
156. Іванців В. Продуктування яйцевих коконів лямбтрицидами і енхітреїдами (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae) західних областей України // Вісн. Львів. ун-ту. – 2003. – Сер. Біологічна. – Вип. 34. – С. 165–172.
157. Кабанов В. А. О некоторых закономерностях динамики численности особей в локальных популяциях шелкунов // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс. – 1975. – С. 163.
158. Кабанов В. А. Биология песчаного медляка (*Opatrum sabulosum* L.) в лесостепной и степной зонах европейской части СССР // Биол. науки. – 1977. – № 9. – С. 47–53.
159. Кабанов В. А. О трофических связях полевых видов жуков-чернотелок (*Tenebrionidae*) // Вестн. зоол. – 1981. – № 4. – С. 82–85.
160. Кабанов В. А. Биология *Oodescelis polita* Sturm в лесостепи и степи Европейской части СССР // Вестн. зоол. – 1978. – № 1. – С. 47–51.
161. Кабанов В. А. Экология широкого шелкуна – *Selatosomus latus* Fabry (Coleoptera, Elateridae) в Европейской части СССР // Вестн. зоол. – 1973. – № 3. – С. 24–29.
162. Калюжная С. А., Калюжный В. Г. Ориентационное поведение жука-кравчика // Пробл. почв. зоологии. – Тбилиси: Мецниереба, 1987. – С. 122–123.
163. Калюжный В. Г. О привлекающем действии лизина на почвообитающих насекомых // Мат. IX науч. конф. аспирантов (Сер. точ. и естеств. наук). – Ростов н/Д, 1969.
164. Калюжный В. Г. Методы комплексного исследования ориентационного поведения почвенных беспозвоночных // Пробл. почв. зоологии. – Ашхабат, 1984. – Кн. 1. – С. 122.
165. Калюжный В. Г. Особенности реакции личинок шелкунов на растворы аминокислот низкой концентрации // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 167–168.
166. Калюжный В. Г. Реакция почвообитающих насекомых на олеиновую кислоту // Пробл. почв. зоологии. – К., 1981. – С. 90.
167. Калюжный В. Г. Особенности трофических связей почвообитающей мезофауны // Пробл. почв. зоологии. – Тбилиси: Мецниереба, 1987. – С. 123–124.
168. Калюжный В. Г. Изучение ориентации почвенных беспозвоночных. Ростов н/Д, 1984. – 48 с.
169. Калюжный В. Г., Джумайло Н. Б., Китаева Н. Г. О реакции имаго некоторых жуков на аминокислоты // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 169–170.
170. Калюжный В. Л. Специфика пищевой ориентации почвенной мезофауны // Пробл. почв. зоологии. Ростов н/Д, 1996. – С. 56–57.
171. Карпачевский Л. О. Роль биодиагностики в почвенных исследованиях // Биологическая диагностика почв. – М.: Наука, 1976. – С. 111–112.

172. *Карпачевский Л. О.* Почва – компонент разных природных систем: Методологические вопросы // Истор. и методолог. естеств. наук. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – С. 32–45.
173. *Карпачевский Л. О.* Зеркало ландшафта. – М.: Мысль, 1983. – 107 с.
174. *Карпачевский Л. О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 327 с.
175. *Карпачевский Л. О., Перель Т. С.* Роль беспозвоночных животных в разложении лесного опада. // Пробл. почв. зоологии. – М.: Наука, 1966. – С. 66–67.
176. *Каишаров Д. Н.* Основы экологии животных. – Л.: Учпедгиз., 1945. – 383 с.
177. *Каишаров Д. Н.* Среда и общество (основы синэкологии). – М.: Медгиз., 1933. – 244 с.
178. *Каишаров Д. Н.* Основы экологии животных. – М. Л.: Медгиз., 1938. – 602 с.
179. *Кейтс М.* Техника липидологии. – М.: Мир, 1975. – 322 с.
180. *Кендалл М., Стьюарт А.* Многомерный статистический анализ и временные ряды. – М.: Наука, 1976. – 736 с.
181. *Кисенко Т. И., Жуков А. В.* Биотопическое распределение и фауна двупарноногих многоножек лесов степной зоны Украины // Вестн. Днепрпетр. ун-та. – Д. – 1998. – Вып. 4. – С. 90–94.
182. *Кисенко Т. И., Жуков А. В.* Почвенная мезофауна поймы р. Самара–Днепровская // Вестн. Днепрпетр. ун-та. – Сер. Биология и экология. – Вып. 7. – Д. – 2000. – С. 62–68.
183. *Козловская Л. С.* Почвенные беспозвоночные как фактор формирования почвенного биогеоценоза // Пробл. почв. зоологии. – Киев, 1981. – С. 101.
184. *Козловская Л. С.* Взаимоотношения почвенных беспозвоночных и микрофлоры в лесоболотных биогеоценозах // Ботан. журн. – 1967 – № 53, 2. – С. 25–34.
185. *Козловская Л. С.* Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. – Л.: Наука, 1976. – 211 с.
186. *Козловская Л. С.* Особенности взаимоотношений почвенных беспозвоночных с микроорганизмами // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. – М.: Наука, 1984. – С. 53–65.
187. *Козловская Л. С.* Биохимические изменения растительных остатков под воздействием мезофауны // Пробл. почв. зоологии. – Ашхабат, 1984. – Кн. 1. – С. 142.
188. *Козловская Л. С., Ракова Н. Н.* Ферментативная активность экскрементов почвенных беспозвоночных // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 115–116.
189. *Количественные методы в почвенной зоологии* – М.: Наука, 1987. – 288 с.
190. *Котелевцев С. И., Стволинский С. Л., Бейм А. М.* Эколого-токсикологический анализ на основе биологических мембран. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 105 с.
191. *Крамаренко С. С.* Математические методы в экологии: методы оценки обилия и пространственной структуры популяций // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга: Учеб. пособ. / Под ред. проф. Д. Б. Гелашвили. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. – С. 117–145.
192. *Криволицкий Д. А.* Почвенная фауна в экологическом контроле. – М.: Наука, 1994. – 240 с.
193. *Криволицкий Д. А., Покаржевский А. Д.* Животные в биогенном круговороте веществ. – М.: Знание – 1986. – 64 с.
194. *Криволицкий Д. А., Покаржевский А. Д., Гордиенко С. А., Забоев Д. П.* Экология трофических цепей почвенных организмов // Биология почв Северной Европы. – М.: Наука, 1988. – С. 44–54.

195. Крышталъ А. Ф. К изучению динамики энтомофауны почв и подстилки в связи с половодьем в условиях долины среднего течения р. Днепр // Зоолог. журн. – 1955. – Т. 34. Вып. 1. – С. 120–139.
196. Кудряшева И. В. Жизненный цикл *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) в дубравах южной лесостепи // Пробл. почв. зоологии. – К., 1981. – С. 113.
197. Кудряшева И. В. Вес дождевых червей в связи с гидрологическими условиями почвы // *Pedobiologia*. – 1982. – № 23. – С. 234–243.
198. Кудряшева И. В. О показателях массы тела у дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) и возможности использования в почвенно-зоологических исследованиях // Зоолог. журн. – 1988. – Т. 68, № 9. – С. 1294–1303.
199. Кудряшева И. В., Бызова Ю. Б. Энергетический бюджет популяций червей *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) // Пробл. почв. зоологии. – Ашхабат, 1984. – Кн. 1. – С. 165.
200. Кудряшева И. В., Мешкова Н. М. Изменения массы тела дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) при смене температурного режима // Экология. – 1992. – № 2. – С. 85–88.
201. Кунах О. М. Структура домінування тваринного населення ґрунту центральної заплави р. Самара в умовах експериментального забруднення важкими металами // Тези III Міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Д.: ДНУ. – 2005. – С. 195–196.
202. Кунах О. М. Трофічний аспект функціонального розмаїття тваринного населення ґрунту за умов забруднення ґрунту важкими металами // Екологічні дослідження у промислових регіонах України: Мат. Всеукр. наук.-практ. конф. – Д.: ДНУ. – 2005. – С. 109–111.
203. Кунах О. М. Структура домінування тваринного населення ґрунту центральної заплави р. Самара в умовах штучного експериментального забруднення важкими металами // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2005. – № 3/2. – С. 113–117.
204. Кунах О. Н. Животное население почвы центральной поймы р. Самары // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д. – 2006. – Вып. 10 (35). – С. 158–164.
205. Кунах О. Н. Почвенная мезофауна в условиях экспериментального загрязнения тяжелыми металлами // Мат. IV(XIV) Всерос. сов. по почв. зоолог. “Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв”. – Тюмень, 2005. – С. 78–79.
206. Кунах О. Н. Почвенная мезофауна центральной поймы р. Самара // Типологія лісів степової зони, їх біорізноманіття та охорона. – Тези доп. міжнар. конф. – Д. – 2005. – С. 159–161.
207. Кунах О. Н. Экологическое разнообразие животного населения почвы в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами // Экологія і ноосферологія. – Київ, Дніпропетровськ. – 2005. – Т. 16, № 3–4. – С. 188–201.
208. Кунах О. Н. Трофические группы почвенной мезофауны центральной поймы р. Самара // Пробл. экол. и охр. природы техноген. региона. – Донецк: ДонНУ, 2006. – Вып. 6. – С. 130–135.
209. Кунах О. Н. Динамика содержания никеля и свинца в профиле пойменной лугово-лесной почвы в эксперименте // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2005. – № 3/1. – С. 134–143.
210. Кунах О. Н. Анализ размерной структуры популяций дождевых червей г. Днепропетровска // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – IV Міжнар. наук. конф. – Д.: ДНУ. – 2007. – С. 204–207.
211. Курт Л. А. Некоторые вопросы экологии почвенных малощетинковых червей семейства *Enchytraeidae* // Вопр. экологии. – К.: Высшая школа, 1962. – Т. 7. – С. 93.

212. Курчева Г. Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. – М.: Наука, 1971. – 156 с.
213. Левич А. П. Структура экологических сообществ. – М.: Изд-во МГУ. – 1980. – 182 с.
214. Левушкин С. И. Понятие вида и экология // Матер. II Всес. совещ. “Вид и его продуктивность в ареале”. – Вильнюс, 1976. – С. 83–85.
215. Лихарев И. М., Раммельмейер Е. С. Наземные моллюски фауны СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 600 с.
216. Ловелиус Н. В., Грищан Ю. И. Лесные экосистемы Украины и тепло-влажгообеспеченность. – СПб, 1998. – 336 с.
217. Мазанцева Г. П. Рост, развитие и размножение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Sav.), (Lumbricidae, Oligochaeta) // Пробл. почв. зоологии. – Тбилиси: Мецниереба, 1987. – С. 175–176.
218. Мазанцева Г. П. Интенсивность дыхания дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Lumbricidae, Oligoch.) в процессе роста // Пробл. почв. зоологии. – Ашхабат, 1984. – Кн. 1. – С. 190.
219. Мазанцева Г. П. Весовой рост *Nicodrilus calliginosus* // Пробл. почв. зоологии. – К., 1981. – С. 126.
220. Мазинг В. В. Что такое структура биогеоценоза // Пробл. биогеоценолог. – М.: Наука, 1973. – С. 148–157.
221. Малевич И. И. Дождевые черви окрестностей Галичской биостанции // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. – Учпедгиз. – 1951. – С. 85–115.
222. Малевич И. И. К фауне малощетинковых червей Урала и Приуралья // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. – 1954. – № 28. Вып. 2. – С. 33–39.
223. Малевич И. И. Некоторые особенности распространения дождевых червей в районах полезащитного лесоразведения // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. – 1954а. – 28. Вып. 2. – С. 5–32.
224. Малевич И. И. К познанию дождевых червей Молдавской ССР // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. – 1955. – 38. Вып. 3. – С. 231–237.
225. Малевич И. И. Некоторые новые данные о распространении малощетинковых червей (Oligochaeta) в СССР // Труды Ленингр. об-ва естествоисп. – 1957. – 73. Вып. 4. – С. 81–85.
226. Малевич И. И. К изучению распространения дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta) в СССР // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. – 1959. – 104. Вып. 8. – С. 299–310.
227. Малевич И. И. Дождевые черви Крыма // Перв. научн. совещ. зоолог. педагог. интов РСФСР: Тез. докл. – М.: МГПИ им. В. И. Ленина. – 1962. – С. 42–44.
228. Малевич И. И., Качанова А. А., Сапрыкина С. П. Сравнительный анализ фауны и распределения дождевых червей в Голосеевском и Велико-Анадольском лесничествах Украины // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. – 1954–28. Вып. 2. – С. 41–54.
229. Маргалев Р. Облик биосферы. – М.: Наука, 1992. – 254 с.
230. Марков Л. В. Природные условия развития растительности в пойме // Геоботаника. – 1940. – IV. АН СССР.
231. Марченковська О. О., Гассо В. Я., Місюра А. М., Загубіженко Н. І., Жуков О. В., Кульбачко Ю. Л. Різноманітні групи тварин як біоіндикатори забруднення природного середовища важкими металами // Наук. вісн. Укр. держ. лісотехніч. ун-ту. – Львів. – 1999. – Вип. 9–11. – С. 76–79.
232. Матвеева В. Г. Дождевые черви пойменных лугов реки Онеги // Пробл. почв. зоологии. – М.: Наука, 1966. – С. 86.

233. *Медведев С. И.* Личинки пластинчатоусых жуков. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 344 с.
234. *Методы математической биологии.* – К.: Вища школа, 1982. – Кн. 5. – 240 с.
235. *Миноранский В. А.* Зависимость численности и вредоносности песчаного медляка (*Opatrum sabulosum* L.) от гидротермических условий // *Вестн. зоолог.* – 1973. – № 5. С. – 48–52.
236. *Мисюра А. Н., Жуков А. В.* Некоторые аспекты биохимического тестирования животных для контроля состояния окружающей среды // *Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность.* – Тез. докл. I международ. науч.-практич. конф. – 1995. – Д. – Т. 2. – С. 43–44.
237. *Мисюра А. Н., Гассо В. Я., Жуков А. В., Марченковская А. А., Смирнов Ю. Б., Чернышенко С. В.* Использование эколого-биохимических показателей различных групп животных для биотестирования состояния популяций в техногенных экосистемах // *Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности.* – СПб. – 1998.
238. *Мисюра А. Н., Гассо В. Я., Жуков А. В., Рева А. А., Смирнов Ю. Б., Христов О. А., Кочет В. Н.* Биохимическое тестирование как метод оценки состояния животных в условиях антропогенного воздействия // *Мат. I международ. конф. "Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность"*. – Днепропетровск: ДГУ – 1999. – С. 58–60.
239. *Мисюра А. Н., Гассо В. Я., Полоз О. В., Суханова В. Н., Жуков А. В., Кульбачко Ю. Л., Рузина Е. И.* Сравнительная характеристика содержания некоторых микроэлементов в организме беспозвоночных, земноводных и пресмыкающихся в условиях техногенного влияния // *Вестн. Днепропетр. гос. ун-та. – Сер. Биология и экология.* – Днепропетровск. – 1997. – Вып. 3. – С. 133–144.
240. *Мисюра А. Н., Жуков А. В.* Биохимическое тестирование животных в системе контроля состояния окружающей среды // *Вопр. биоиндик. и охр. природы.* – Запорожье. – 1997. – С. 113–118.
241. *Мисюра А. Н., Жуков А. В., Полоз О. В., Суханова В. Н., Гассо В. Я., Рева А. А., Кульбачко Ю. Л.* Разработка метода комплексной эколого-биохимической оценки состояния животных в условиях техногенного влияния в степном Приднпровье // *Вестн. Днепропетр. ун-та. – Биология и экология.* – Д.: ДГУ. – 1996. – Вып. 2. – С. 177–184.
242. *Михайловский Г. Е.* Специфика экологических систем и проблемы их изучения // *Журн. общ. биол.* – 1984. – Т. 45, № 1. – С. 66–77.
243. *Михайловский Г. Е.* Описание и оценка состояния планктонных сообществ. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
244. *Мордкович В. Г.* Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. – Новосибирск: Наука, 1977. – 110 с.
245. *Мордкович В. Г.* Понятие "экологическая плеяда видов" и его значение для диагностики почв // *Пробл. почв. зоологии.* – Киев, 1981. – С. 143.
246. *Нешатаев Ю. Н.* Методы анализа геоботанических материалов. – Л.: ЛГУ, 1987. – С. 123–141.
247. *Николаев В. И., Брук В. М.* Системотехника: методы и приложения. – Л.: Машиностроение, 1985. – 200 с.
248. *Новицкий Р. А., Жуков А. В.* Внутрипопуляционный полиморфизм берша *Stizostedion volgensis* Днепровского водохранилища // *Вестн. зоолог.* – 2000. – № 34. Вып. 1–2. – С. 63–70.
249. *Оглоблин Д. А., Колобова А. Н.* Жуки-чернотелки (*Tenebrionidae*) и их личинки, вредящие полеводству // *Тр. Полтав. с.-х. станции.* – 1927. – № 61. – С. 3–18.

250. Павлов Б. К., Кожова О. М. Структура, функционирование и оценка состояния экосистем // Пробл. эколог. Прибайкалья. – Иркутск. – 1982. – Вып. 1. – С. 29–30.
251. Пахомов А. Е. Влияние роющей деятельности слепыша на состав почвенных животных в байрачных лесах и искусственных плакорных насаждениях Присамарья // Вопр. степ. лесоведения, биогеоценологии и охраны природы. – Днепропетровск. – 1979. – С. 79–86.
252. Пахомов А. Е. Роющая деятельность грызунов как средообразующий фактор в степных лесах // Грызуны. – Мат. 6-го Всес. совещ. – Л.: Наука, 1983. – С. 495–496.
253. Пахомов А. Е., Байбуз О. Н., Мисюра А. Н. Сравнительная характеристика содержания микроэлементов в организме различных видов дождевых червей с урбанизированной территории и использование этих показателей для биоиндикационного картографирования городской среды г. Днепродзержинска // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2001. – Вип. 9. – Т. 1. – С. 97–101.
254. Пахомов А. Е., Байбуз О. Н., Смирнов Ю. Б. Трансформация и транслокация тяжелых металлов в системе почва – растение – животное в экспериментальных и природных условиях // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2002. – Вип. 10. – Т. 1. – С. 27–30.
255. Пахомов А. Е., Жуков А. В. Формирование почвенной мезофауны под влиянием педотурбационной активности микромаммалей // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Днепропетровск. – 1998. – Вып. 4. – С. 72–77.
256. Пахомов А. Е., Жуков А. В. Положительное и отрицательное влияние экологического инжиниринга: сравнение парадигм // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – Д. – Сер. Біологія. Екологія. – 2004. – № 1. – С. 141–146.
257. Пахомов А. Е., Кунах О. Н., Кожемяка О. Н. Изменение микробиологической активности почвы степных лесов под влиянием копролитов Lumbricidae в условиях антропогенного пресса // Тези II Міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 142–143.
258. Пахомов А. Е., Пилипенко А. Ф., Булахов В. Л. О возможности использования роющей деятельности млекопитающих для целенаправленного формирования почвенной мезофауны на участках лесной рекультивации земель // Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной зоны Украины. – Днепропетровск. – 1989. – С. 167–175.
259. Пахомов А. Е., Смирнов Ю. Б., Байбуз О. Н. Зооэкологическая и геохимическая характеристика почвенной мезофауны искусственных белоакациевых насаждений приводораздельно-балочного ландшафта Присамарья // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2000. – Вип. 7. – С. 3–7.
260. Пахомов А. Е., Тырыгина Г. И. Влияние роющей деятельности крота на микрофлору почв пойменных дубрав степной зоны юго-востока УССР // Млекопитающие. – Тез. докл. 3-го съезда Всесоюз. териол. об-ва. – М., 1982. – Т. 1. – С. 267–268.
261. Пахомов О. Є., Кунах О. М. Функціональне різноманіття ґрунтової мезофауни заплавних степових лісів в умовах штучного забруднення середовища. – Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 324 с.
262. Пахомов О. Є., Кунах О. М. Дощові черв'яки в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем та свинцем у присутності пшениці // Вісн. Запор. ун-ту. Сер. Фізико-математичні науки. Біологічні науки. – 2004. – № 2. – С. 192–196.
263. Пахомов О. Є., Смирнов Ю. Б., Байбуз О. М. Зооекологічна характеристика ґрунтової мезофауни деяких біогеоценозів Придніпров'я // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2002. – Вип. 10. – Т. 2. – С. 208–215.

264. Пенев Л. Д., Василев А. И., Головач С. И., Квавадзе Э. Ш. Зависимость показателей разнообразия дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) дубрав Русской равнины от факторов среды // Зоолог. журн. – 1994. – Т. 73. Вып. 7–8. – С. 14–21.
265. Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. – М.: Наука, 1979. – 272 с.
266. Перель Т. С. Особенности строения половой системы *Lumbricidae*, связанные с различиями в способе осеменения // Зоолог. журн. – 1980. – Т. 59. Вып. 4. – С. 507–531.
267. Перель Т. С. Географические особенности размножения дождевых червей сем. *Lumbricidae* (*Oligochaeta*). // Журн. общ. биол. – 1982. – Т. 43, № 5. – С. 649–658.
268. Перель Т. С. Жизненные формы *Lumbricidae* // Журн. общ. биол. – 1975 – Т. 36, № 2. – С. 189–202.
269. Перель Т. С., Соколов Д. Ф. Количественная оценка участия дождевых червей *Lumbricus terrestris* Linne (*Lumbricidae*, *Oligocheta*) в переработке лесного опада. // Зоолог. журн. – 1964. – Т. 43, № 11. – С. 1618–1625.
270. Петрушенко А. А. Самодвижение материи в свете кибернетики. – М.: Наука, 1971. – 292 с.
271. Пилипенко А. Ф. Некоторые вопросы зоологической диагностики почв искусственных насаждений и байрачных лесов Присамарья // Вопр. биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. – Днепропетровск. – 1980. – С. 124–131.
272. Пилипенко А. Ф. Значение показателей биомассы почвенной мезофауны для индикации устойчивости и оптимальности биологического круговорота в лесных биогеоценозах // Вопр. степ. лесоведения, биогеоценологии и охраны природы. – Днепропетровск, 1979. – С. 75–79.
273. Пилипенко А. Ф. Закономерности формирования почвенной мезофауны в искусственных насаждениях на Днепре // Вопр. степ. лесоразведения и охраны природы. – 1975. – Вып. 5. – С. 197–204.
274. Пилипенко А. Ф. Почвенная мезофауна необлесенных склонов правобережья Самары–Днепровской // Вопр. степ. лесоведения. – Днепропетровск. – 1972. – Вып. 2. – С. 8–2.
275. Пилипенко А. Ф. Почвенная мезофауна лесных биогеоценозов юго-восточной Украины. – Дис. канд. биол. наук., Днепропетровск. – 1973. – 165 с.
276. Пилипенко А. Ф. Влияние рН почвы и содержания гумуса в ней на распределение почвенной мезофауны // Вопр. степ. лесоведения. – Днепропетровск, 1972. – Вып. 3. – С. 70–74.
277. Пилипенко А. Ф., Ганин Г. Н., Смирнов Ю. Б. О положительном воздействии двупарноногих и литобиморфных многоножек на процессы трансформации микроэлементов в системе опад–подстилка–почва // Исчезающие и редкие растения, животные и ландшафты Днепропетровщины. – Д., 1983. – С. 97–102.
278. Пилипенко А. Ф., Жуков А. В. Эколого-генетические аспекты зоологической диагностики почв степной зоны Украины // Пробл. почв. зоологии. – Мат. II(XII) Всерос. сов. – М., 1999. – С. 282–283.
279. Пилипенко А. Ф., Жуков А. В. Роль комплексной экспедиции по изучению лесов степной зоны Украины в развитии почвенно-зоологических исследований в ДГУ // Экологія та ноосферологія. – 1999. – Т. 6. Вип. 1–2. – С. 151–157.
280. Пилипенко А. Ф., Жуков А. В., Киреева О. П. Животное население эдафотопов экспериментального участка лесной рекультивации в Западном Донбассе // Вопр. степ. лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск, 1997. – С. 93–98.
281. Пилипенко А. Ф., Мисюра А. Н., Смирнов Ю. Б., Жуков А. В. Почвенные беспозвоночные в условиях загрязнения среды отходами химической промышленности // Пробл. почв. зоологии. – Ростов н/Д, 1996. – С. 113–114.

282. *Пилипенко А. Ф., Смирнов Ю. Б.* Роль дождевых червей в биогенной миграции микроэлементов в лесных биогеоценозах Присамарья // Охрана и рациональное использование лесов степной зоны. – Д., 1987. – С. 98–103.
283. *Пилипенко А. Ф., Смирнов Ю. Б.* Некоторые вопросы морфоэкологической характеристики дождевых червей в лесных биогеоценозах Приднепровья // Вопр. степ. лесоведения и научные основы рекультивации земель. – Д.: ДГУ, 1985. – С. 130–137.
284. *Пилипенко А. Ф., Цветкова Н. Н.* К содержанию микроэлементов в тканях дождевых червей // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 184–185.
285. *Пилипенко О. Ф., Жуков О. В.* Роль трофічної структури ґрунтової мезофауни для зоологічної діагностики ґрунтів // Структура та функціональна роль тваринного населення в природних та трансформованих екосистемах. – Тези I міжнар. наук. конф. – Д., 2001. – С. 98.
286. *Пилипенко О. Ф., Жуков О. В., Смирнов Ю. Б.* Вплив антропогенних чинників на структуру і функціонування комплексу ґрунтових безхребетних в умовах урбанізації // Урбанізація як фактор змін біогеоценотичного покриву. – Мат. конф. – Львів: Академічний Експрес, 1994. – С. 54.
287. *Погребняк П. С.* Основы лесной типологии. – К., 1955.
288. *Покаржевский А. Д.* Популяции кивсяка *Sarmatoiulus kessleri* Lohm. в лесостепных ландшафтах Центрально-Черноземного заповедника // Вид и его продуктивность в ареале. – М.: Наука, 1983. – С. 104–115.
289. *Покаржевский А. Д., Терыце К. В.* Проблема размерности и система оценки риска загрязнения почв ксенобиотиками // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Биология и экология. – 1993. – Вып. 1. – С. 44–48.
290. *Пономаренко А. Л.* Изменение характера консортивных связей птиц в дубравах Приднепровья под воздействием техногенного пресса // Заповідна справа в Україні. – 1997. – Т. 3. Вип. 2. – С. 95–97.
291. *Пономаренко О. Л.* Птахи як елемент індивідуальних консорцій клена польового (*Ascer samprestre*) // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – IV Міжнарод. наук. конф. – Д.: ДНУ, 2007. – С. 444–445.
292. *Пономаренко О. Л.* Консортивні зв'язки птахів у дібровах степового Придніпров'я як фактор стійкості лісових екосистем: Дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16 – Д., 2004. – 216 с.
293. *Попов В. В.* Эколого-фаунистический обзор дождевых червей родов *Nicodrilus*, *Lumbricus* и *Eisenia* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) Харьковской области // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 1998. – Т. 6. – Вып. 1. – С. 120–124.
294. *Проконова Т. В.* Исследования сезонной динамики численности дождевых червей (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*) в различных природных экосистемах // Тр. Сев.-Кавк. гос. техн. ун-та. – Ставрополь, 2005. – С. 186–194.
295. *Протасов А. А.* Биоразнообразиие и его оценка. Концептуальная диверсикология. – К., 2002. – 105 с.
296. *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. – 1952. – Т. 37, №2. – С. 181–201.
297. *Савинов Н. И., Францессон В. А.* Материалы к познанию почв и лесовой толщи степи Государственного Заповедника "Чапли" (б. Аскания Нова) // Вісті Державного Степового Заповідника "Чаплі" (к. Асканія Нова). – Асканія Нова. – 1929. – Т. VI. – С. 29–114.
298. *Саймон Г.* Науки об искусственном. – М.: Мир, 1972. – 147 с.
299. *Свидерский В. И.* О диалектике элементов и структуры. – М.: Наука, 1962. – 270 с.

300. *Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978. – 352 с.
301. *Сергеева Т. К.* Методы и современное состояние изучения трофических связей хищных почвенных беспозвоночных: серологический анализ питания // Зоолог. журн. – 1982. Т. 62. Вып. 2. – С. 109–119.
302. *Сидоров В. С.* Экологическая биохимия рыб. Липиды. – М.: Наука, 1983. – 240 с.
303. *Сметана М. Г.* Едафотопи передгірських біогеоценозів Казахстану, їх зоодіагностика і закономірності просторового розподілу. – Автореф. докт. дис. – Д., 1993. – 34 с.
304. *Сметана Н. Г., Мазур А. Е., Красова О. А.* Фитодіагностика типологічних одиниць ґрунтового покриву і фітоіндикація ґрунтових процесів // Вопр. біоіндик. і охр. природи. – Запоріжжя, 1997. – С. 100–103.
305. *Сметана Н. Г., Сметана А. Н.* Екологічні функції біогеоценозів і їх компонентів // Вопр. степ. лісоведення і лісної рекультивування земель. – Дніпропетровськ, 1996. – С. 149–159.
306. *Сметана Н. М., Сметана А. Н.* Морфоекологічна і трофічна структура мезофауни ґрунв як показувач антропогенних впливів // Пробл. ґрунв. зоології. – Ростов н/Д, 1996. – С. 154–155.
307. *Сметана Н. М., Сметана О. М., Резніченко Т. І.* Структура організації угруповань мезофауни як показувач природно та антропогенно зумовлених змін в екосистемах // Вопр. біоіндик. і охр. природи. – Запоріжжя, 1997. – С. 171–175.
308. *Смирнов Ю. Б., Байбуз О. Н.* Сучасний стан біорізноманітності ґрунв мезофауни байрачних дубрав Присамар'я // Читання пам'яті А. А. Браунера. – Одеса, 2000. – С. 19–23.
309. *Смирнов Ю. Б., Кульбачко Ю. Л., Жуков А. В.* Безхребетні тварини в екологічному моніторингу навколишнього середовища // II Міжнар. конф. Франція та Україна: науково-практичний досвід. – Д., 1995. – С. 62–63.
310. *Стебаєв І. В.* Життєві форми і статевий диморфізм саранчастих Туви і Юго-Східного Алтаю // Зоол. журн. – 1970. – Т. XLIX, № 3. – С. 358–397.
311. *Стебаєв І. В.* Зоологічна діагностика в зв'язі з вивченням структури, фенологічних фаз і сукцесій ґрунв в умовах Сибіри // Проблеми і методи біологічної діагностики і індикації ґрунв. – М.: Наука, 1976. – С. 325–335.
312. *Стебаєв І. В.* Зоомікробіологічні комплекси в біогеоценозах // ґрунв. організми як компоненти біогеоценозу. – М.: Наука, 1984. – С. 40–52.
313. *Стебаєв І. В., Колпаков В. Э.* Роль екоморф в ґрунв-зоологічному ученні і перша спроба їх класифікації // Зоолог. журн. – 2003. – Т. 82, № 2. – С. 224–228.
314. *Стриганова Б. Р.* Закономірності будови органів харчування личинок жорсткокрилих. – М.: Наука, 1966 – 178 с.
315. *Стриганова Б. Р.* Локомоторна і трофічна активність тварин як фактор формування ґрунв. структури // Пробл. ґрунв. зоології. Ростов н/Д, 1996. – С. 164–166.
316. *Стриганова Б. Р., Пантош-Деримова Т. Д., Тиунов А. В.* Порівняльна оцінка активності азотфіксації в кишечнику різних видів дощових черв'яків // Изв. РАН. Сер. біол. – 1993. – № 2. – С. 257–269.
317. *Тиунов А. В.* Метабіоз в ґрунв. системі: вплив дощових черв'яків на структуру і функціонування ґрунв. біоти: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.16 / Ін-т проблем екології і еволюції ім. А.Н. Северцова РАН. – М., 2007. – 44 с.

318. *Топчиев А. Г.* Некоторые данные о распределении почвенных беспозвоночных в Рацинском лесном массиве Николаевской области // Сб. раб. биол. ф-та Днепропетр. гос. ун-та. – Днепропетровск. – 1960. – С. 3–13.
319. *Топчиев А. Г.* Зооэкологическое изучение байрачных лесов на Днепропетровщине // Вопр. степ. лесоведения. – Д., 1968. – С.141–144.
320. *Топчиев А. Г.* Животное население почв искусственных лесонасаждений в Старобердянской лесной даче (беспозвоночные) // Сб. раб биол. ф-та Днепропетр. гос. ун-та. – Днепропетровск. – 1953. – С. 83–93.
321. *Топчиев А. Г.* Животное население почв искусственных лесонасаждений в Алтагирской и Родионовских лесных дачах (беспозвоночные) // Сб. раб. биол. ф-та Днепропетр. гос. ун-та. – Д., 1953. – С. 93–101.
322. *Топчиев А. Г.* Фауна хрущей, проволочников, чернотелок и закономерности их распространения в искусственных лесах степной зоны Украины // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков, 1960. – С. 305–341.
323. *Топчиев А. Г.* Животное население мертвого покрова в искусственных лесах степной зоны Украины // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков, 1960. – С. 341–369.
324. *Топчиев А. Г.* Почвенная фауна и ее распределение в Кировском лесу Днепропетровской области // Вопр. степ. лесоведения. – Днепропетровск. – 1968. – С. 131–143.
325. *Травлев А. П.* Вопр. генезиса и свойств лесных биогеоценозов Присамарья // Вопр. степ. лесоведения. – Д., 1972. – Вып. 2. – С. 8–12.
326. *Травлев А. П.* Генетические аспекты взаимодействия лесной растительности с почвами в условиях степи // Вопр. степ. лесоведения и охраны природы – Днепропетровск. – 1977. – Вып 8.– С. 40–46.
327. *Травлев А. П.* О разложении лесной подстилки в зависимости от типологических особенностей искусственных лесов в степи // Науч. зап. Сб. работ биол. ф-та. – Харьков, 1960. – С. 63–69.
328. *Травлев А. П.* Материалы к номенклатуре и классификации лесных почв подзоны настоящих степей // Вопр. степ. лесоведения. – Днепропетровск. – 1972. – Вып. 3. – С.16–22.
329. *Травлев А. П.* Характеристика почв лесных культурбиогеоценозов настоящих степей УССР // Вопр. степ. лесоведения и охраны природы. – Днепропетровск. – 1975. – Вып. 7. – С. 8–21.
330. *Травлев А. П., Апостолов Л. Г., Булик И. К., Шимкина М. А.* Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов лесных биогеоценозов в степи // Биологическая диагностика почв. – М.: Наука, 1976. – С. 280–281.
331. *Травлев А. П., Булик И. К., Белова Н. А., Травлев Л. П.* Об использовании раковинных амёб (Testacida, Protozoa) в индикации степных и лесных почв Присамарья на Днепропетровщине // Пробл. почв. зоол. – К., 1981. – С. 230.
332. *Травлев Л. П.* К постановке лесо-гидрологических исследований Присамарья // Вопр. лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1972. – Вып. 2. – С. 16–22.
333. *Травлев Л. П.* Материалы к изучению режима грунтовых вод Присамарья // Вопр. лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1975. – С. 51–62.
334. *Травлев Л. П.* Особенности локального увлажнения почвогрунтов байрачных лесов и их геолого-гидрологическая характеристика // Вопр. лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1977. – С. 31–39.
335. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
336. *Урманцев Ю. А.* Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов того же рода? // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 5. – С. 699–718.

337. *Фатовенко М. А., Пилипенко А. Ф.* Некоторые особенности распределения мерметид и вредной почвенной энтомофауны в лесных биогеоценозах Присамарья // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 314–315.
338. *Федер Е.* Фракталы. – М.: Мир, 1991. – 214 с.
339. *Федоров В. Д., Гильманов Т. Г.* Экология. – М.: МГУ, 1980. – 464 с.
340. *Федоров В. Д., Максимов В. Н., Сахаров В. Б.* Количественный способ оценки внешних воздействий на экологические системы // Человек и биосфера. – М.: МГУ. – 1980. – Вып. 5. – С. 12–23.
341. *Фолкманова Б.* О новых формах отряда Geophilomorpha из южных областей СССР // Зоолог. журн. – 1956. – Т. XXXV, № 11. – С. – 1633–1646.
342. *Хайлов К. М.* “Жизнь” и “жизнь на Земле”: две научные парадигмы // Журн. общ. биол. – 1998. – Т. 59, № 2. – С. 137–151.
343. *Холхалева Л. С.* Дождевые черви заповедника “Каменные могилы” // Энтомологические исследования в заповедниках степной зоны. – Тез. докл. межд. симп. – Харьков, 1993. – С. 73–74.
344. *Холхалева Л. С.* Сезонная динамика численности дождевого червя *Nicodrilus caliginosus* Savigny в садах // Пробл. почв. зоологии. – Тбилиси: Мецниереба. – 1987. – С. 322–323.
345. *Холхалева Л. С.* Видовой состав и многолетняя динамика численности дождевых червей степных заповедников Левобережной Украины // Заповедники СССР. Их настоящее и будущее. Ч. III. – Новгород, 1990. – С.160–162.
346. *Холхалева Л. С.* Некоторые особенности распространения дождевых червей по типам почв Левобережной Украины // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 1993. – Т. 1. Вып. 2. – С. 125–130.
347. *Царик Й. І., Царик Й. В.* Консортивні екосистеми r-K-типів // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – IV Міжнар. наук. конф. – Україна, Д.: ДНУ, 2007. – С. 46–48.
348. *Цветкова Н. Н.* Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Днепропетровск. – ДГУ, 1992. – 238 с.
349. *Чекановская О. В.* Дождевые черви и почвообразование. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 206 с.
350. *Чернов Ю. И.* Понятие “животное население” и принципы геоэкологических исследований // Журн. общ. биол. – 1971. – Т. 32, № 4. – С. 425–438.
351. *Чернов Ю. И.* Факторы географического распространения почвенных животных // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 36–39.
352. *Чернов Ю. И.* Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
353. *Шарова И. Х.* Экология жизненных форм почвенных и наземных насекомых – М.: Изд-во Моск. пед. ин-та, 1986. – С. 3–10.
354. *Шарова И. Х.* Жизненные формы жуужелиц. – М.: Наука, 1981. – 360 с.
355. *Шарова И. Х.* Особенности биотопического распределения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов Подмосквья // Фауна и экология животных. – М., 1971. – С. 61–86.
356. *Шарова И. Х.* Жизненные формы жуужелиц как индикаторы почвенно-растительных условий // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1975. – С. 273.
357. *Шеннон К. -Э.* Работы по теории информации и кибернетике. – М.: ИЛ., 1963. – 828 с.

358. Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии (Сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова). Отв. ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг. – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – С. 91–129.
359. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны. – М., Мир, 1987. – 262 с.
360. Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечного рая.– Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2005. – 528 с.
361. Эдельгауз Г. Е. Достоверность статистических показателей. – М.: Статистика, 1977. – 278 с.
362. Эшби У. Р. Введение в кибернетику. – М., 1959. – 432 с.
363. Addison J. A., Trofymow J. A., Marshall V. G. Abundance, species diversity, and community structure of Collembola in successional coastal temperate forests on Vancouver Island, Canada // Applied Soil Ecology. – 2003 – № 24 – P. 233–246.
364. Anand M., Orloci L. Complexity in plant communities: the notion and quantification // J. Theor. Biol. – 1996. – Vol. 179. – P. 179–186.
365. Anand M., Orloci L. On hierarchical partitioning of an ecological complexity function // Ecol. Modell. – 2000. – Vol. 132. – P. 51–62.
366. Anand M., Tucker B. C. and Desrochers R. Ecological monitoring of terrestrial ecosystem recovery from man-made perturbation: assessing community complexity // Brebbia C.A. and Martin-Duque J.F. (eds). – Proceedings of the 10-th International Conference on Modelling, Monitoring and Management of Air Pollution. July 1–3 2002, Segovia, Spain. – WIT Press, Southampton, UK. – 2002. – P. 341–350.
367. Andersen C., Laursen I. Distribution of heavy metals in *Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea longa* and *A. rosea* measured by atomic absorption and X-ray fluorescence spectrometry // Ibid. – 1982. – Bd. 24. – S. 347–356.
368. Andersen C., Laursen J. Distribution of heavy metals in *Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea longa* and *A. rosea* measured by atomic absorption and x-ray fluorescence spectrometry // Pedobiologia. – 1982. – Vol. 24. – P. 347–356.
369. Anderson J. M. The organization of soil animal communities // Ecol. Bull. (Stockholm). – 1977. – №25. – P. 15–23.
370. Anderson J. M. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes // Biology and Fertility of Soils. – 1988. – Vol. 6. – P. 216–227.
371. Arrhenius O. Species and area // Journal of Ecology. – 1921. – №9. – P. 95–99.
372. Arrhenius O. Influence of soil reaction on earthworms. // Ecology. – 1921. – Vol. 2, № 4. – P. 255–257.
373. Ash C. P., Lee D. L. Lead, cadmium, copper and iron in earthworms from roadside sites // Environment Pollution. – 1980. – Vol. 22. Ser. A. – P. 59–67.
374. Babel, U., Ehrmann, O., Krebs, M. Relationships between earthworms and some plant species in a meadow // Soil Biol. Biochem. – 1992. – №24. – P. 1477–1481.
375. Balian R. From Microphysics to Macrophysics. – Heidelberg: Springer, 1991. – Vol. I. – 160 P.
376. Barker G. Phylogenetic diversity: a quantitative framework for measurement of priority and achievement in biodiversity conservation // Biological Journal of the Linnean Society. – 2002. – Vol. 76. – P. 165–194.
377. Basset Y., Aberlenc H-P., Barrios H., Curletti G., et al. Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rainforest in Gabon // Biological Journal of the Linnean Society – 2001. – № 72. – P. 585–607.

378. Baumgartner S. Measuring the diversity of what? And for what purpose? A comparison of ecological and economic biodiversity indices // Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie. – 2003. – № 33. – P. 490
379. Bayoumi B. M. Significance of the microhabitat on the distribution of oribatid mites in a hornbeam–oak mixed forest // Opuscula Zoologica Budapest. – 1978. – Vol. 15. – P. 51–59.
380. Beare M. H., Coleman D. C., Crossley D. A., Hendrix P. F., Odum E. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling // Plant and Soil. – 1995. – Vol. 170. – P. 5–22.
381. Beddington, J. R., Free C. A., Lawton J. H. . Concepts of stability and resilience in predator–prey models // Journal of Animal Ecology. – 1976. – № 45. – P. 791–816.
382. Belgrano A., Allen A. P., Enquist B. J., Gillooly J. F. Allometric scaling of maximum population density: a common rule for marine phytoplankton and terrestrial plants // Ecology Letters. – 2002. – №5. – P. 611–613.
383. Bengtsson G., Ek H., Rundgren S. Evolutionary response of earthworms to long–term metal exposure // Oikos. – 1992. – Vol. 63. – P. 289–297.
384. Bengtsson G., Nordström S., Rundgren S. Population density and tissue metal concentration of Lumbricids in forest soils near a brass mill // Environ.pollut. – (Ser.A). – 1983. – Vol. 30. – P. 87–108.
385. Bengtsson G., T. Gunnarsson, S. Rundgren. Effects of metal pollution on the earthworm *Dendrobaena rubida* (Sav.) in acidified soils // Water Soil Air Pollut. – 1986. – Vol. 28. – P. 361–383.
386. Berger W. H., F. L. Parker Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments // Science. – 1970. – № 168. – P. 1345–1347.
387. Berghout A. G., Wenzel E., Büld J., Netter K. J. Isolation, partial purification, and characterization of the cytochrome P-450–dependent monooxygenase system from the midgut of the earthworm *Lumbricus terrestris* // Comp. Biochem. Physiol. – 1991. – Vol. 100(3). – P. 389–396.
388. Beylich A., Graefe U. Annelid coenoses of wetlands representing different decomposer communities // Broll G., Merbach W., Pfeiffer E.–M. (eds) Wetlands in Central Europe Soil organisms, soil ecological processes and trace gas emissions. – Berlin: Springer, 2002. – P. 1–10.
389. Binet F., Fayolle L., Pussard M., Crawford J. J., Traina S. J., Tuovinen O. H. Significance of earthworms in stimulating soil microbial activity // Biology and Fertility of Soils. – 1998. – Vol. 27, Issue 1. – P. 79–84.
390. Blueweiss L., Fox H., Kudzma V., Nakashima D., Peters R., Sams S. Relationships between body size and some life history parameters // Oecologia (Berlin). – 1978. – № 37. – P. 257–272.
391. Bonkowski M., Schaefer M. Interactions between earthworms and soil protozoa: A trophic component in the soil food web // Soil Biology and Biochemistry. – 1997. – Vol. 29, № 3–4. – P. 499–502.
392. Bouche Á, A. Earthworm species and ecotoxicological studies. // Greig–Smith, P.W., Becker, H., Edwards, P.J., Heimbach, F. (Eds.), Ecotoxicology of earthworms. – Andover, UK: Intercept, 1992. – P. 20–35.
393. Bouche M. B. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par l'exemple de la pédobiologie des vers de terre // Pesson, P. (Ed.), La vie dans le sol. – Villars, Paris, France: Gauthier, 1971. – P. 187–209.
394. Bouche M. B. Stratégies lombriciennes // Lohm, U., Persson, T. (Eds.), Soil Organisms as Components of Ecosystems. Ecological Bulletins. – Stockholm, Sweden, 1977. – P. 122–132.

395. *Bouche M. B.* Action de la faune sur les etats de la matiere organique dans les ecosys-temes. // Kilbertus, G., Reisinger, O., Mourey, A., Cancela da Fonseca, J.A. (Eds.), Humifcation et Biodegradation. – Pierron, Sarreguemines, 1975. – P. 157–168.
396. *Brandhorst–Hubbard J. L., Flanders K. L., Mankin R. W., Guertal E. A., Crocker R. L.* Mapping of Soil Insect Infestations Sampled by Excavation and Acoustic Methods // J. Econ. Entomol. – 2001– Vol. 94(6). – P. 1452–1458.
397. *Brandon R. N.* Adaptation and Environment. – Princeton: Princeton University Press, NJ. Electron Microsc, 1991. – P. 133–157.
398. *Brown G. G.* How do earthworms effect microfloral and faunal community diversity? // Plant and Soil. – 1995. – № 170. – P. 209–231.
399. *Brown J. H., Gupta V. J., Li B.* The fractal nature of nature: power–laws, ecological complexity and biodiversity // Philos. Trans. R. Soc. B. – 2002. – Vol. 357. – P. 619–626.
400. *Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E., Lefeuvre, J. C.* Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes // Acta Oecologica. – 1998. – V. 19 – P. 47–60.
401. *Cairns, J. J., Pratt, J. R.* A history of biological monitoring using benthic macroinvertebrates // Rosenberg, D.M., Resh, V.H. (Eds.), Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates. – New York: Chapman and Hall, 1993. – P. 10–27.
402. *Callahan C. A.* Earthworms as ecotoxicological assessment Tools. // Edwards, C.A., Neuhauser, E.F. (Eds.), Earthworms in waste and environmental assessment. – SPB Academic Publishing, The Hague, 1988. – P. 295–301.
403. *Cao, Y., Bark, A. W., Williams, W. P.* Measuring the responses of macroinvertebrate communities to water pollution, a comparison of multivariate approaches, biotic and diversity indices // Hydrobiologia. – 1996. – V. 341. P. 1–19.
404. *Carpenter, S. R., C. E. Kraft, R. Wright, X. He, P. A. Soranno, J. R. Hodgson.* Resilience and resistance of alake phosphorus cycle before and after a food web manipula-tion // American Naturalist. – 1992. – № 140. – P. 781–798.
405. *Cavalieri, E. L., Rogan, E.* The approach to understanding aromatic hydrocarbon car-cinogenesis, the central role of radical cations in metabolic activation // Pharmacology and Therapeutics. – 1992. – Vol. 55. – P. 183–199.
406. *Chao A., Shen T. –J.* Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample // Environmental and Ecological Statistics. – 2003. – V. 10. – P. 429–443.
407. *Charnov E. L., Gillooly J. F.* Thermal time: body size, food quality and the 10°C rule // Evolutionary Ecology Research. – 2003. – № 5. – P. 43–51.
408. *Cheeseman, K. M.* Effects of scavengers and inhibitors on lipid peroxidation in rat liver microsomes. // MacBrin, D.C., Slater, T.F. (Eds.), Free Radicals, Lipids Peroxidation and Cancer. – New York, NY: Academic Press, 1982. – P. 196–211.
409. *Chiarucci, A., Wilson, J. B., Anderson, B. J., DeDominicis, V.* Cover versus biomass as an estimate of species abundance, does it make a difference to the conclusions? // J. Vegetation Sci. – 1999. – V. 10. – P. 35–42.
410. *Christian, E. & A. Zicsi* Ein synoptischer Bestimmungsschlüssel der Regenwürmer Österreichs (Oligochaeta: Lumbricidae) // Die Bodenkultur – 1999. – № 50. – S. 121 – 131.
411. *Clarke K. R. and Warwick R. M.* A taxonomic distinctness index and its statistical properties // J. Appl. Ecol. – 1998. – Vol. 35. – P. 523–531.

412. *Clarke K. R. and Warwick R. M.* The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Mar. // Ecol. Prog. Ser.* – 1999. – Vol. 184. – P. 21–29.
413. *Coleman, N., Gason, A. S. H., Poore, G. C. B.* High species richness in the shallow marine waters of south-east Australia. // *Mar. Ecol. Prog. Series.* – 1997. – V. 154. – P. 17–26.
414. *Cottingham, K. L., S. R. Carpenter.* Predictive indices of ecosystem resilience in models of north temperate lakes // *Ecology.* – 1994. – Vol. 75. – P. 2127–2138.
415. *Cusson, M., Bourget, E.* Influence of topographic heterogeneity and spatial scales on the structure of the neighbouring intertidal endobenthic macrofaunal community // *Mar. Ecol. Prog. Series.* – 1997. – V. 150. – P. 81–193.
416. *Damuth J.* Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use // *Biological Journal of the Linnean Society.* – 1987. – №31. – P. 193–246.
417. *Daniel O., Jager P., Cuendet G., Bieri M.* Sampling of *Lumbricus terrestris* (Ologchaeta, Lumbricidae) // *Pedobiologia.* – 1992. – Vol. 36. – P. 213–220.
418. *Dash M. C., Satpathy B., Behera N., Dei C.* Gut load and turnover of soil, plant and fungal material by *Drawida calebi*, a tropical earthworm // *Rev. Ecol. Biology Soil.* – 1984. – Vol. 21. – P. 387–393.
419. *De Benedictis P. A.* On the correlations between certain diversity indices // *American Naturalist.* – 1973. – № 107. – P. 295–302.
420. *de Bethizy, J. D., Hayes, J. R.* Metabolism: a determinant of toxicity. // Hayes, A.W. (Ed.), *Principles and Methods of Toxicology*, 3rd ed. – New York, NY: Raven Press, 1994. – P. 101–148.
421. *DeAngelis, D. L.* Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience // *Ecology.* – 1980. – № 61. – P. 764–771.
422. *DeAngelis, D. L., S. M. Bartell, A. L. Brenkert.* Effects of nutrient recycling and food chain length on resilience // *American Naturalist.* – 1989. – Vol. 134. – P. 778–805.
423. *Decaens T., Dutoit T., Alard D., Lavellea P.* Factors influencing soil macrofaunal communities in post-pastoral successions of western France // *Applied Soil Ecology* – 1998. – № 9. – P. 361–367.
424. *Desrochers R. E., Anand M.* The use of taxonomic diversity indices in the assessment of perturbed community recovery // Brebbia C.A. (ed.), *Proceedings of the 4-th International Conference on Ecosystems and Sustainable Development.* – June 4–6, Siena, Italy. – Southampton, UK : WIT Press, 2003. – P. 111–122.
425. *Diaz S., M. Cabido* Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes // *Trends in Ecology and Evolution.* – 2001. – Vol. 16. – P. 646–655.
426. *Diaz, S., Symstad, A. J., Chapin, F. S. III, Wardle, D. A. & Huenneke, L. F.* Functional diversity revealed by removal experiments // *Trends of Ecology and Evolution.* – 2003. – Vol. 18. – P. 140–146.
427. *Doak D. F., Bigger D., Harding E. K. et al.* The statistical inevitability of stability diversity relationships in community ecology // *Am. Nat.* – 1998. – Vol. 151. – P. 264–276.
428. *Doube B. M., Styan C.* The response of *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides* (Oligochaeta: Lubricidae) to moisture gradients in three soil types in the laboratory // *Biology and Fertility of Soils.* – 1996. – Vol. 23, Issue 2. – P. 166–172.
429. *Dukes J. S.* Biodiversity and invasibility in grassland microcosms // *Oecologia.* – 2001. – Vol. 126. – P. 563–568.
430. *Economio E. P., Kerkhoff A. J., Enqui B. J.* Allometric growth, life-history invariants and population energetics // *Ecology Letters.* – 2005. – 8 (in print.)

431. *Edwards C. A., Fletcher K. E.* Interactions between earthworms and microorganisms in organic-matter breakdown // *Agric. Ecosyst. Environ.* – 1988. – Vol. 24. – P. 235–247.
432. *Edwards C. A., Lofty J. R.* Effect of earthworm inoculation upon the root growth of direct drilled cercals // *J. Appl. Ecol.* – V 17, № 3. – P. 533–543.
433. *Ellenberg H, Weber HE, Dull R, Wirth V, Werner W, Paulissen D* Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // *Scripta Geobotanica.* – 1992. – Vol. 18.
434. *Elton C. S.* Ecology of Invasions by Animals and Plants. – London, UK: Chapman & Hall, 1958. – 360 p.
435. *Ernest M. S. K., Enquist B. J., Brown J. H., Charnov E. L., et. al.* Thermodynamic and metabolic effects on the scaling of production and population energy use // *Ecology Letters.* – 2003. – Vol. 6. – P. 990–995
436. *Etienne, R. S. & Olff, H.* A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory // *Ecology Letters.* – 2004. – Vol. 7. – P. 170–175.
437. *Faith D. P.* Conservation evaluation and phylogenetic diversity // *Biological Conservation.* – 1992. – Vol. 61. P. 1–10.
438. *Fenchel T.* Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size // *Oecologia (Berlin).* – 1973. – № 14. –P. 317–326.
439. *Frank D. A., McNaughton S. J.* Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought // *Oikos.* – 1991. – № 62. – P. 360–362.
440. *Friederichs K.* Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. – Berlin: Parey, 1930. – Bd. 1. – 417 S.; Bd. 2 – 463 S.
441. *Frouz J.* Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators: a review of ecological requirements and response to disturbance // *Agriculture, Ecosystems and Environment.* – Vol. 74. – 1999. – P. 167–186.
442. *Funke W.* Arthropodengesellschaften mitteleuropäischer Walder – Abundanz und Biomasse – Eklektorfauna // *Ver. Ges. Okol.* – 1983. – № 11. – S. 11–128.
443. *Gams H.* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Bergiffsklarung und Methodik der Biocoenologie // *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich.* – 1918. – № 63. – S. 293–493.
444. *Gaston K. J.* What is biodiversity? // *Gaston K.J. (ed.), Biodiversity: A Biology of Numbers and Differences.* – London, UK: Blackwell Science Ltd, 1996. – P. 1–9.
445. *Gaston K. J.* Global patterns in biodiversity // *Nature.* – 2000. – № 405. – P. 220–227.
446. *Gisin H.* Okologie und Lebensgemeinschaft der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels // *Rev. Suisse Zool.* – 1943. – Vol. 50, № 4. – S. 198–224.
447. *Goats, G. C., Edwards, C. A.* Prediction of field toxicity of chemicals to earthworms by laboratory methods. // *Edwards, C.A., Neuhauser, E.F. (Eds.), Earthworms in waste and environmental assessment.* – Academic Publishing, The Hague, 1988. – P. 283–294.
448. *Goerres J. H., Savin M. C., Amador J. A.* Dynamics of carbon and nitrogen mineralization, microbial biomass, and nematode abundance within and outside the burrow walls of anecic earthworms (*Lumbricus terrestris*) // *Soil Science.* – 1997. – Vol. 162, № 9. – P. 666–671.
449. *Good I. J.* The population frequencies of species and the estimation of population parameters // *Biometrika.* – 1953. – Vol. 40. – P. 237–264.
450. *Grace J. B.* The factors controlling species density in herbaceous plant communities, an assessment // *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* – 1999. – V. 2. – P. 1–28.

451. *Graefe U, Schmelz R* Indicator values, strategy types and life forms of terrestrial Enchytraeidae and other microannelids // Newsletter on Enchytraeidae. – 1999. – Vol. 7. – P. 59–67.
452. *Graefe U.* Die Gliederung von Zersetzergesellschaften für die standortsökologische Ansprache // Mittlgen Dtschen Bodenkundl Ges. – 1993. – № 69. – S. 95–98.
453. *Graff O.* Der Einfluss verschiedener ulchmaterialien auf den Nahrelementgehalt von Regenwurmrohren im Unterboden. // Pedobiologia. – 1970. – Vol. 10. – P. 305–319.
454. *Gray J. S.* The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2000. – Vol. 250. – P. 23–49.
455. *Griffiths D.* Local and regional species richness in North American lacustrine fish // J. Anim. Ecol. – 1997. – Vol. 66. – P. 49–56.
456. *Gupta M. L., Sakal R.* Role of earthworms on availability of nutrients in garden and cultivated soils // Journal of the Indian Society of Soil Science. – 1967. – Vol. 15. – P. 149–151.
457. *Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin* Community structure, population control, and competition // American Naturalist. – 1960. – Vol. 94. – P. 421–425.
458. *Hall A. D., Fagen R. E.* Definition of system // General Systems. – 1965. – Vol. 1. – P. 18–28.
459. *Hall, S. J., Greenstreet, S. P.* Taxonomic distinctness and diversity measures, responses in marine fish communities // Mar. Ecol. Prog. – 1998. – Ser. 166. – P. 227–229.
460. *Hanski, I.* Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations // Biological Journal of the Linnean Society – 1991. – 42. – P. 17–38.
461. *Harding J. P.* The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1949. – V. 28. – P. 141–153.
462. *Harrison, G. W.* Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence, and variability // American Naturalist. – 1979. – № 113. – P. 659–669.
463. *Harte J., Kinzig A. P., Green, J.* Self-similarity in the distribution and abundance of species // Science. – 1999. – Vol. 284. – P. 334–336.
464. *Harwell, M. A., H. L. Ragsdale* Eigengroup analyses of linear ecosystem models // Ecological Modelling. – 1979. – № 7. – P. 239–255.
465. *Harwell, M. A., W. P. Cropper, H. L. Ragsdale.* Nutrient recycling and stability: a reevaluation // Ecology. – 1977. – № 58. – P. 660–666.
466. *Hazen A.* Storage to be provided in impounding reservoirs for municipal water supply // Proc. Am. Soc. Civil. Engin. – 1913. – V. 39. – P. 1943–2044.
467. *He F.* Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics // Functional Ecology. – 2005. – № 19. – P. 187–193.
468. *He F., X. –S. Hu* Hubbell’s fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index // Ecology Letters. – 2005. – Vol. 8. – P. 386–390.
469. *Heatwole H.* The concept of the econe, a fundamental ecological unit // Trop. Ecol. – 1989. – Vol. 30, № 1. – P. 13–19.
470. *Hennemann W. W.* Relationships among body mass, metabolic rate, and the intrinsic rate of natural increase in mammals // Oecologia (Berlin). – 1983. – № 56. – P. 104–108.
471. *Hill M. O.* Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // Ecology. – 1973. – P. 427–431.
472. *Holling, C. S.* Resilience and stability of ecological systems // Annual Reviews of Ecology and Systematics. – 1973. – № 4. – P. 1–23.
473. *Holmstrup M., Simonsen V.* Genetic and physiological differences between two morphs of the lumbricid earthworm *Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1826) // Soil Biology and Biochemistry. – 1996. – Vol. 28, № 8. – P. 1105–1107.

474. *Hooper D. U.* The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity // *Ecology*. – 1998. – Vol. 79. – P. 704–719.
475. *Hooper D., Bignell D., Brown V., Brussaard L. et al.* Interactions between Above-ground and Belowground Biodiversity in Terrestrial Ecosystems: Patterns, Mechanisms, and Feedbacks // *BioScience*. – 2000. – Vol. 50, № 12. – P. 1049–1061.
476. *Hooper, D. U., and P. M. Vitousek.* The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. // *Science*. – 1997. – Vol. 277. – P. 1302–1305.
477. *Hooper, D. U., and P. M. Vitousek.* Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. // *Ecological Monographs*. – 1997. – Vol. 68. – P. 121–149.
478. *Hooper, D. U., et al.* Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning // *M. Loreau, S. Naeem, and P. Inchausti, editors. Biodiversity and ecosystem functioning: syntheses and perspectives*. – Oxford, UK: Oxford University Press, 2002. – P. 195–208.
479. *Horvitz D. G., Thompson D. J.* A generalization of sampling without replacement from a finite universe // *Journal of the American Statistical Association*. – 1952. – Vol. 47. – P. 663–685.
480. *Hovemeyer K.* The study of dipterous populations and communities in European terrestrial ecosystems // *Weismann, L., Orszagh, I., Pont, A.C. (Eds.), Proc. of the 2-nd Int. Congr. Of Dipterology, held in Bratislava, Czechoslovakia, 27 August – 1 September 1990*. – SPB Academic Hague. – P. 99–110.
481. *Hovemeyer K.* Die Dipterengemeinschaft eines Buchenwaldes auf Kalkstein: Production an Imagines, Abundanz und raumliche Verteilung insbesondere der Larven // *Pedobiologia*. – 1984. – Vol. 26. – P. 1–15.
482. *Hubbell, S. P.* *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001. – 540 p.
483. *Hugla J. L., Thomé J. P.* Effects of polychlorinated biphenyls on liver ultrastructure, hepatic monooxygenases, and reproductive success in the barbel // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 1999. – Vol. 24(3). – P. 265–273.
484. *Hulot F. D., Lacroix G., Lescher-Moutoué, F. O., et al.* Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment // *Nature*. – 2000. – № 405. – P. 340–344.
485. *Hunt, H. W., D. C. Coleman, E. R. Ingham, R. E. Ingham, E. T. Elliott, J. C. Moore, S. L. Rose, C. P. P. Reid, and C. R. Morley* The detrital food web in a shortgrass prairie // *Biology and Fertility of Soils*. – 1987. – Vol. 3. – P. 57–68.
486. *Hunter, M. D., and P. W. Price* Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities // *Ecology*. – 1992. – Vol. 73. – P. 724–732.
487. *Hurlbert S. H.* The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters // *Ecology*. – 1971. – № 52. – P. 577–86.
488. *Hutchinson G. E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* – 1958. – Vol. 22. – P. 415–427.
489. *Ireland M. P.* Metal content of *Dendrobaena rubida* in base metal mining area. // *Oikos*. – 1975. – Vol. 26, № 1.
490. *Ireland M. P., Richards K. S.* The occurrence and localisation of heavy metals and glycogen in the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrobaena rubida* from a heavy metal site // *Histochemistry*. – 1977. – Vol. 4, 51(2–3). – P. 153–66.
491. *Ives, A. R.* Measuring resilience in stochastic systems // *Ecological Monographs*. – 1995. – № 65. – P. 217–233.
492. *Izsak J. and Papp L.* Application of the quadratic entropy indices for diversity studies of drosophilid assemblages // *Environ. Ecol. Stat.* – 1995. – Vol. 2. – P. 213–224.

493. *Izsak J. and Papp L.* A link between ecological diversity indices and measures of bio-diversity // *Ecol. Modell.* – 2000. – Vol. 130. – P. 151–156.
494. *Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M.* Organisms as ecosystem engineers // *Oikos.* – 1994. – Vol. 69. – P. 373–386.
495. *Jordan, C. F., J. R. Kline, D. S. Sasser* Relative stability of mineral cycles in forest ecosystems // *American Naturalist.* – 1972. – № 106. – P. 237–253.
496. *Khalil M. A., Abdel-Lateif H. M., Bayoumi B. M., Van Straalen N. M., Van Gestel C. A. M.* Effects of metals and metal mixtures on survival and cocoon production of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* // *Pedobiologia.* – 1996. – Vol. 40, № 6. – P. 548–556.
497. *Kiewiet A. T., Ma W. C.* Effect of pH and calcium on lead and cadmium uptake by earthworms in water // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 1991. – Vol. 21(1). – P. 32–37.
498. *Kinzig A. P., J. Harte* Implications of endemics–area relationships for estimates of species extinctions // *Ecology.* – 2000. – Vol. 81(12). – P. 3305–3311.
499. *Kinzig, A. P., Pacala, S. W., Tilman, D.* The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions. – Princeton: Princeton University Press, 2002. – 256 p.
500. *Kirsch S., Sreit B.* Cadmium Konzentration und akkumulation bei *Lumbricus rubellus* in Abhängigkeit von verschiedenen Bodenparametren in Waldebeiten // *Verh. Ges. Okol.* – 1988. – Bd. 18. – S. 403–407.
501. *Klerks, P. L.* Adaptation to metals in animals. // Shaw, A.J. (Ed.), *Heavy Metal Tolerance in Plants: Evolutionary Aspects.* – Boca Raton, Florida, USA: CRC Press, 1990. – P. 313–321.
502. *Krausse A.* Zur terminologie der adaptischen Biozonosen // *Int. Entomol.* – 1928. – Z. 22. – S. 110–111.
503. *Kretzschmar A.* Quantification ecologique des galeries de lombriciens. Technique et premieres estimations // *Pedobiologia.* – 1978. – Vol. 18. – P. 31–38.
504. *Kullback S.* *Information Theory and Statistics.* – New York: John Wiley & Sons, 1959.
505. *Kvalseth T. O.* Note on biological diversity, evenness, and homogeneity measures // *Oikos.* – 1991. – № 62 – P. 123–137
506. *Lande R.* Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. // *Oikos.* – 1996. – Vol. 76. – P. 5–13.
507. *Lavelle Ch.* Burrowing activity of *Aporrectodea rosea* // *Pedobiologia.* – 1998. – Vol. 42, № 2. – P. 97–101.
508. *Lavelle P.* Earthworm activities and the soil system // *Biology and Fertility of Soils.* – 1988. – Vol. 6. – P. 237–251.
509. *Lawton, J. H.* What do species do in ecosystems? // *Oikos.* – 1994. – № 71. – P. 367–374.
510. *Lawton, J. H.* Population dynamic principles // *Extinction Rates* (eds Lawton, J.H. & May, R.M.). – Oxford: Oxford University Press, 1995 – P. 147–163.
511. *Lawton, J. H., and V. K. Brown.* Redundancy in ecosystems // E. Schulze and H. Mooney, editors. *Biodiversity and ecosystem function.* – Berlin, Germany : Springer-Verlag, 1993. – P. 255–270.
512. *Lee K. E.* Earthworms: their ecology and relationships with soil and Land use. – London: Acad. Press, 1985. – 411 p.
513. *Lee, J. J., D. L. Inman.* The ecological role of consumers—an aggregated systems view // *Ecology.* – 1975. – № 56. – P. 1455–1458.
514. *Lehman, C. L., D. Tilman* Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities // *The American Naturalist.* – 2000. – № 156. – P. 534–552.

515. *Lewontin R. C.* The apportionment of human diversity // *Evolutionary Biology*. – 1972. – Vol. 6. – P. 381–398.
516. *Li B. –L.* Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics // *Ecol. Model.* – 2000. – Vol. 132. – P. 33–50.
517. *Lin S. –K. J.* Molecular Diversity Assessment: Logarithmic Relations of Information and Species Diversity and Logarithmic Relations of Entropy and Indistinguishability after Rejection of Gibbs Paradox of Entropy of Mixing // *Molecules*. – 1996. – № 1. – P. 57–67.
518. *Livingstone, D. R.* Review Biotechnology and pollution monitoring: use of molecular biomarkers in the aquatic environment // *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*. – 1993. – Vol. 57. – P. 95–211.
519. *Loksa I.* Mikrohabitate und ihre Bedeutung fur die Verteilung der Collembolengermeinschaften in einem HainbuchenßEichenbestand // *Opuscula Zoologica Budapest*. – 1978. – Vol. 15. – P. 93–117.
520. *Loreau M.* Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances // *Oikos*. – 2000. – Vol. 91. – P. 3–17.
521. *Loreau, M.* Material cycling and the stability of ecosystems // *American Naturalist*. – 1994. – Vol. 143. – P. 508–513.
522. *Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., et al.* Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges // *Science*. – 2001. – Vol. 294. – P. 804–808.
523. *Lunt H. A., Jacobson H. G. M.* The chemical composition of earthworm casts // *Soil Science*. – 1944. – Vol. 58. – P. 367–375.
524. *Lydy, M. J., Crawford, C. G., Frey, J. W.* A comparison of selected diversity, similarity, and biotic indices for detecting changes in benthic–invertebrate community structure and stream quality // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* – 2000. – Vol. 39. – P. 469–479.
525. *Ma W. C.* The influence of soil properties and worm–related factors on the concentration of heavy metals in earthworms // *Pedobiologia*. – 1982. – Bd. 24. – S. 109–119.
526. *Ma W. C., Edelman Th., Beersum I. van, Jans Th.* Uptake of Cd.Zn.Pb, and Cu by earthworms near a zinc–smelting complex: influence of soil pH and organic matter // *Bull. Environm. Contam. Toxicol.* – 1983. – Vol. 30. – P. 424 –427.
527. *MacArthur R. H.* Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // *Ecology*. – 1955. – Vol. 36. – P. 533–536.
528. *MacArthur R. H., Wilson E. O.* *The Theory of Island Biogeography*. – Princeton: Princeton University Press, 1967. – 360 p.
529. *MacArthur, R., R. Levins.* The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // *American Naturalist*. – 1967. – Vol. 101. – P. 377–385.
530. *MacKay A. D., Kladvko E. J.* Earthworms and rate of breakdown of soybean and maize residues in soil // *Soil Biology & Biochemistry*. – 1985. – Vol. 17. – P. 851–857.
531. *Mackey, R. L., Currie, D. J.* The diversity–disturbance relationship. Is it generally strong and peaked? // *Ecology*. – 2001. – Vol. 82. – P. 3479– 3492.
532. *Magurran A. E.* *Ecological diversity and its measurement*. – Princeton: University Press, 1988. – 240 p.
533. *Magurran, A. E. & Henderson, P. A.* Explaining the excess of rare species in natural species abundance distribution // *Nature*. – 2003. – Vol. 422. – P. 714–716.
534. *Malecki, M. R., E. F. Neuhauser, R. C. Loehr* The effect of metals on the growth and reproduction of *Eisenia foetida* (Oligochaeta, Lumbricidae) // *Pedobiologia*. – 1982. – Vol. 24. – P. 129–137.
535. *Mandelbrot B. B.* *The fractal geometry of nature*. – San Francisco: Freeman, 1982.

536. *Maraun M., Alpehi J., Bonkowski M., Buryr R., Migge S., Peter M., Schaefer M., Scheu S.* Middens of the earthworm *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae): microhabitats for micro- and mesofauna in forest soil // *Pedobiologia*. – 1999. – Vol. 43. No. 3. – P. 276–287.
537. *Marino F., Morgan A. J.* Equilibrated body metal concentrations in laboratory exposed earthworms: can they be used to screen candidate metal-adapted populations? // *Applied Soil Ecology*. – 1999. – Vol. 12. – P. 179–189.
538. *Marino F., Morgan A. J.* The time-course of metal (Ca, Cd, Cu, Pb, Zn) accumulation from a contaminated soil by three populations of the earthworm, *Lumbricus rubellus* // *Applied Soil Ecology*. – 1999. – Vol. 12. – P. 169–177.
539. *Marinussen M. P., Van der Zee S. E., de Haan F. A.* Cu accumulation in *Lumbricus rubellus* under laboratory conditions compared with accumulation under field conditions // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 1997. – Vol. 36(1). – P. 17–26.
540. *Marinussen M. P., van der Zee S. E., de Haan F. A.* Effect of Cd or Pb addition to Cu-contaminated soil on tissue Cu accumulation in the earthworm, *Dendrobaena veneta* // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 1997. – Vol. 38(3). – P. 309–15.
541. *Mason N. W. H., Mouillot D., Lee W. G., Wilson, J. B.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. // *Oikos*. – 2005. – Vol. 111. – P. 112–118.
542. *May R. M.* Patterns of species abundance and diversity // M.L. Cody and J.M. Diamond (eds). *Ecology and Evolution of Communities*. – Harvard University Press: Harvard, 1975. – P. 81–120.
543. *May R. M.* *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. – Princeton: Princeton University Press, 1974. – 240 p.
544. *May, R. M., J. H. Lawton, N. E. Stork* Assessing extinction rates // R.M. May and J.H. Lawton (eds.), *Extinction rates*. – Oxford, UK: Oxford University Press, 1995. – P. 1–24.
545. *McCann K. S.* The diversity–stability debate // *Nature*. – 2000. – № 405. – P. – 228–233.
546. *McCarty, L. S., and Mackay, D.* Enhancing ecotoxicological modeling and assessment, body residues and modes of action // *Environ. Sci. Technol.* – 1993. – Vol. 27. – P. 1719–1728.
547. *McGill, B. J.* Strong and weak tests of macroecological theory // *Oikos*. – 2003. – Vol. 102. – P. 679–685.
548. *McKane, A. J., Alonso, D. & Sole, R.* Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics // *Theoretical Population Biology*. – 2004. – Vol. 65. – P. 67–73.
549. *McRae, G., Camp, D. K., Lyons, W. G., Dix, T. L.* Relating benthic infaunal community structure to environmental variables in estuaries using nonmetric multidimensional scaling and similarity analysis // *Environ. Monit. Assessment*– 1998. – Vol. 51. – P. 233–246.
550. *Mele P. M., Carter M. R.* Species abundance of earthworm in arable and pasture soils in south-eastern Australia // *Applied Soil Ecology*. – 1999. – Vol. 12. – P. 129–137.
551. *Mittelbach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., Willig, M. R., Dodson, S. I., Gough, L.* What is the observed relationship between species richness and productivity? // *Ecology*. – 2001. – Vol. 82. – P. 2381–2396.
552. *Morgan A. J.* The elemental composition of the chloragosomes of nine species of British earthworms in relation to calciferous gland activity // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1982. – Vol. 73A. – P. 207–216.
553. *Morgan A. J., Morris B.* The accumulation and intracellular compartmentation of cadmium, lead, zinc and calcium in two earthworm species (*Dendrobaena rubida* and *Lumbricus rubellus*) living in highly contaminated soil // *Histochemistry*. – 1982. – Vol. 75(2). – P. 269–85.

554. *Morgan J. E., Morgan A. J.* Earthworms as biological monitors of cadmium, copper, lead and zinc in metalliferous soils // *Environment Pollution*. – 1988 – Vol. 54. – P. 123–138.
555. *Morgan J. E., Morgan A. J.* Differences in the accumulated metal concentrations in two epigeic earthworm species (*L. rubellus* and *D. rubidus*) living in contaminated soils // *Bull. Environ. Contain. Toxicol.* – 1991. – Vol. 47. – P. 296–301.
556. *Morgan J. E., Morgan A. J.* Calcium–lead interactions involving earthworms. Part 1. The effects of exogenous calcium on lead accumulation by earthworms under field and laboratory conditions // *Environment Pollution*. – 1988. – Vol. 54. – P. 41–53.
557. *Morgan J. E., Norey C. G., Morgan A. J., Kay J.* A comparison of the cadmium-binding proteins isolated from the posterior alimentary canal of the earthworm *Dendrodrilus rubidus* and *Lumbricus rubellus* // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1989. – Vol. 92. – P. 15–21.
558. *Mouillot D., Wilson J. B.* Can we tell how a community was constructed? A comparison of five evenness indices for their ability to identify theoretical models of community construction // *Theor. Popul. Biol.* – 2002. – Vol. 61. – P. 141–151.
559. *Naeem, S., K. Hakansson, J. H. Lawton, M. J. Crawley, and L. J. Thompson.* Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species // *Oikos*. – 1996. – Vol. 76. – P. 259–264.
560. *Needham A. E.* Components of nitrogenous excreta in the earthworm *L. terrestris* and *E. fetida* // *J. Exp. Biology*. – 1957. – Vol. 34. – P. 425–446.
561. *Neubert, M. G., Caswell H.* Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbation // *Ecology*. – 1997. – Vol. 78 (3). – P. 653–665.
562. *Neuhauser, E. F., R. C. Loehr, D. L. Milligan, M. R. Malecki* Toxicity of metals to the earthworm *Eisenia fetida* // *Biology and Fertility of Soils*. – 1985. – № 1. – P. 149–152.
563. *Neuhauser E. F., Malecki M. R., Loehr R. C.* Growth and reproduction of the earthworm *Eisenia fetida* after exposure to sublethal concentrations of metals // *Soil Biology and Biochem.* – 1984. – Vol. 16, № 5. – P. 521–523.
564. *O'Neill, R. V.* Ecosystem persistence and heterotrophic regulation // *Ecology*. – 1976. – № 57. – P. 1244–1253.
565. *Odum E.* *Fundamentals of Ecology*. – Philadelphia: Saunders, 1953. – 386 p.
566. *OECD Guidelines for the testing of chemicals*. – 1984, № 207, Earthworm Acute Toxicity Test. Adopted 4/4/1984. OECD, Paris, France.
567. *Orloci L., Anand M. and Pillar V. D.* Biodiversity analysis: issues, concepts, techniques // *Commun. Ecol.* – 2002. – Vol. 3(2). – P. 217–236.
568. *Paoletti M. G.* The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. – 1999. – Vol. 74. – P. 137–155.
569. *Paoletti M. G., Hassall M.* Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. – 1999. – Vol. 74. – P. 157–165.
570. *Parkin T. B., Berry E. C.* Microbial nitrogen transformations in earthworm burrows // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – Vol. 31. – P. 1765–1771
571. *Parle J. N.* A microbiological study of earthworm casts // *Journal of General Microbiology*. – 1963. – Vol. 31. – P. 13–22.
572. *Peijnenburg W. J. G. M., Baerselman R., de Groot A. C., Jager T., Posthuma L., Van Veen R. P. M.* Relating Environmental Availability to Bioavailability: Soil-Type-Dependent Metal Accumulation in the Oligochaete *Eisenia andrei* // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 1999. – Vol. 44. – P. 294–310.

573. *Perel-Vsevolodova T. S.* The nature of eurytopy in polyploid earthworm species in relation to their in biological soil amelioration // *Biology Fert. Soils.* – 1987. – Vol. 3. – P. 103–105.
574. *Petchey, O. L., K. J. Gaston* Functional diversity (FD), species richness, and community composition // *Ecology Letters.* – 2002. – Vol. 5. – P. 402–411.
575. *Petchey, O. L., Morin, P. J., Hulot, F. D., Loreau, M., McGrady-Steed, J. & Naeem, S.* Contributions of aquatic model systems to our understanding of biodiversity and ecosystem functioning // *The Functional Consequences of Biodiversity* (eds Kinzig, A.P., Pacala, S.W. & Tilman, D.). – Princeton: Princeton University Press. – 2002. – P. 127–138.
576. *Petrovskaya N., Petrovskii S., Bai-Lian Li* Biodiversity measures revisited // *Ecological complexity* – 2006– Vol. 3. – P. 13 – 22.
577. *Pickett S. T. A., Bazzaz F. A.* Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient // *Ecology.* – 1978. – Vol. 59. – P. 1248–1255.
578. *Pearce T. G.* The calcium relations of selected Lumbricidae // *J. Anim. Ecol.* – 1972. – Vol. 41. – P. 167–188.
579. *Pearce T. G.* Guy contents of some Lumbricid earthworms // *Pedobiologia* – 1978. – Bd. 18, H. 2. – S. 153–157.
580. *Pielou E. C.* Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse // *American Naturalist.* – 1966. – № 100. – P. 463–465.
581. *Pielou E. C.* *Ecological Diversity.* – New York: Wiley, 1975. – 420 p.
582. *Pimm S. L., Raven P.* Extinction of numbers // *Nature.* – 2000. – № 403. – P. 843–845.
583. *Pimm, S. L.* The structure of food webs // *Theoretical Population Biology.* – 1979. – № 16. – P. 144–158.
584. *Pimm, S. L.* The complexity and stability of ecosystems // *Nature.* – 1984. – № 307. – P. 321–326.
585. *Pimm, S. L., J. H. Lawton* On feeding on more than one trophic level // *Nature.* – 1978. – № 275. – P. 542–544.
586. *Pires, A. M., Cowx, I. G., Coelho, M. M.* Benthic macroinvertebrate communities of intermittent streams in the middle reaches of the Guadiana Basin (Portugal) // *Hydrobiologia.* – 2000. – V. 435. – P. 167–175.
587. *Pitkaenen J., Nuutinen V.* Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* Sav. in the soil profile // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1997. – Vol. 29, № 3–4. – P. 463–467.
588. *Pontegnie M., du Bus de Warnaffe G., Lebruna Ph.* Impacts of silvicultural practices on the structure of hemi-edaphic macrofauna community // *Pedobiologia* – 2005. – № 49 – P. 199–210.
589. *Posthuma, L., Van Straalen, N. M.* Heavy-metal adaptation in terrestrial invertebrates: a review of occurrence, genetics, physiology and ecological consequences // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1993. – Vol. 106C. – P. 11–36.
590. *Power M. E.* Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? // *Ecology.* – 1992. – Vol.73 – P. 733–746.
591. *Prento P.* Metals and phosphate in the chloragosomes of *Lumbricus terrestris* and their possible significance // *Cell. Tiss. Res.* – 1979. – Vol. 196. – P. 123–134.
592. *Preston, F.* The canonical distribution of commonness and rarity // *Ecology.* – 1962. – № 43. – P. 185–215.
593. *Price M.* Water storage and climate change in Great Britain — the role of groundwater // *Proc. Inst. Civ. Eng. Water, Maritime and Energy.* – 1998. – Vol. 130. – P. 42–50.
594. *Purvis A., Hector A.* Getting the measure of biodiversity // *Nature.* – 2000. – № 405. – P. 212–219.

595. Rao C. R. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach // *Theor. Popul. Biol.* – 1982. – Vol. 21. – P. 24–43.
596. Raunkier C. The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford: Clarendon Press, 1934. – 632 p.
597. Relyea R. A., Yurewicz K. L. Predicting community outcomes from pairwise interactions: integrating density- and trait-mediated effects // *Oecologia*. – 2002. – Vol. 131. – P. 569–579.
598. Renyi A. On measures of entropy and information // J. Neyman (ed.), *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*. – Berkeley: University of California Press, 1961. – Vol. I. – P. 547–561.
599. Ricklefs R. A comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model // *Oikos*. – 2003. – Vol. 100, № 1. – P. 185–192.
600. Ricotta C. Additive partition of parametric information and its associated b-diversity measure // *Acta Biothor.* – 2003. – Vol. 51 (2). – P. 91–100.
601. Ricotta C. and Avena G. C. An information-theoretical measure of taxonomic diversity // *Acta Biotheor.* – 2003. – Vol. 51 (1). – P. 35–41.
602. Rida A. M. A. Les vers de terre et l'environnement // *La Recherche*. – 1994. – 25. – P. 260–267.
603. Rogers J. E., S. W. Li. Effect of metals and other inorganic ions on soil microbial activity: Soil dehydrogenase assay as a simple toxicity test // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* – 1985. – Vol. 34. – P. 858–865.
604. Rogers, S. I., Clarke, K. R., Reynolds, J. D. The taxonomic distinctness of coastal bottom-dwelling fish communities of the North-east Atlantic // *J. Anim. Ecol.* – 1999. – Vol. 68. – P. 769–782.
605. Roots B. I. The water relations of earthworms II. Resistance to desiccation and immersion, and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment // *J. Exp. Biol.* – 1956. – Vol. 33. – P. 29–44.
606. Rosenzweig M. L. *Species Diversity in Space and Time*. – Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995. – 386 p.
607. Roy A., Basu S. K., Singh K. P. Modeling vegetation development on blast-furnace slag dumps in a tropical region // *Simulation*. – 2002. – Vol. 78, № 9. – P. 531–542.
608. Roy A., Tripathi S. K., Basu S. K. Formulating diversity vector for ecosystem comparison // *Ecological Modelling*. – 2004 – Vol. 179. – P. 499–513.
609. Rozen A., Mazur L. Influence of different levels of traffic pollution on haemoglobin content in the earthworm *Lumbricus terrestris* // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, № 3–4. – P. 709–711.
610. Saint-Denis M., Narbonne J. F., Arnaud C., Thybaud E., Ribera D. Biochemical responses of the earthworm *Eisenia fetida andrei* exposed to contaminated artificial soil: effects of benzo(a)pyrene // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – Vol. 31. – P. 837–846.
611. Salmon S., Ponge J. –F. Distribution of *Heteromurus nitidus* (Hexapoda, Collembola) according to soil acidity: interaction with earthworm and predator pressure) // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – Vol. 3. – P. 1161–1170.
612. Sankaran M., McNaughton S. J. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities // *Nature*. – 1999. – № 401. – P. 691–693.
613. Scheu S. The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil // *Oecologia*. – 1987. – Vol. 72. – P. 192–196.

614. *Scheu S., Schaefer M.* Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources // *Ecology*. – 1998. – Vol. 79, 5. – P. 1573–1585.
615. *Schmid, J., Leiman, J. M.* The development of hierarchical factor solutions // *Psychometrika*. – 1957. – Vol. 22. – P. 53–61.
616. *Schmidt O.* Appraisal of the electrical octet method for estimating earthworm populations in arable land // *Ann. Appl. Biol.* – 2001. – Vol. 138. – P. 231–241.
617. *Schrader S.* Influence of earthworms on the pH conditions of their environment by cutaneous mucus secretion // *Zoologischer Anzeiger*. – 1994. – № 233. – P. 211–219.
618. *Schrader S., Zhang H.* Earthworm casting: Stabilization or destabilization of soil structure? // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, № 3–4. – P. 469–475
619. *Schwert D. P.* Oligochaeta: Lumbricidae // D.L. Dindal, *Soil Biology Guide*. – New York : John Wiley & Sons, – 1990. – P. 341–356.
620. *Scott-Fordsmann J. J., Weeks J. M., Hopkin S. P.* Toxicity of nickel to the earthworm and the applicability of the neutral red retention assay // *Ecotoxicology*. – 1998. – Vol. 7, № 5. – P. 291–295.
621. *Shannon C.* A mathematical theory of communication // *Bell System Technology Journal*. – 1948. – № 27. – P. 379–423.
622. *Shannon, C. E., W. Weaver* *The Mathematical Theory of Communication*. – Urbana : University of Illinois Press, 1949. – 360 p.
623. *Shaw C., Puwluk S.* The development of soil structure by *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* in parent materials belonging to different textural classes // *Pedobiologia*. – 1986. – Bd. 29, № 5. – S. 327–339.
624. *Sheppard, S., Evenden, W. G., and Cornwell, T. C.* Depuration and uptake kinetics of I, Cs, Mn, Zn, and Cd by the earthworm (*Lumbricus terrestris*) in radiotracer-spiked litter // *Environ. Toxicol. Chem.* – 1997. – Vol. 16. – P. 2106–2112.
625. *Shimatani K.* On the measurement of species diversity incorporating species differences // *Oikos*. – 2001. – Vol. 93. – P. 135–147.
626. *Simberloff, D., and T. Dayan.* The guild concept and the structure of ecological communities // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1991. – Vol. 22. – P. 115–143.
627. *Simpson E. H.* Measurement of diversity // *Nature*. – 1949. – № 163. – P. 688.
628. *Slobodkin, L. B., F. E. Smith, and N. G. Hairston* Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature // *American Naturalist*. – 1967. – Vol. 101. – P. 109–124.
629. *Smith B., J. B. Wilson* A consumer's guide to evenness indices // *Oikos*. – 1996. – № 76 – P. 70–82.
630. *Somerfield, P. J., Olsgard, F., Carr, M. R.* A further examination of two new taxonomic distinctness measures // *Mar. Ecol. Prog. Series*. – 1997. – Vol. 154. – P. 303–306.
631. *Southwood T., May R., Hassell M., Conway G.* Ecological strategies and population parameters // *American Naturalist*. – 1974. – № 108. – P. 791–804.
632. *Spurgeon D. J.* Comparison of cadmium, copper, lead, and zinc kinetics in the earthworm (*Eisenia fetida*) // *Abstracts of the 2-nd Int. Workshop on Earthworm Ecotoxicology*. – Amsterdam, 1997. – P. 40.
633. *Spurgeon D. J., Hopkin S. P.* The effects of metal contamination on earthworm populations around a smelting works: quantifying species effects // *Applied Soil Ecology*. – 1996. – Vol. 4. – P. 147–160.
634. *Spurgeon D. J., Hopkin S. P.* Tolerance to Zinc in Populations of the Earthworm *Lumbricus rubellus* from Uncontaminated and Metal-Contaminated Ecosystems // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* – 1999. – Vol. 37, № 3. – P. 332–337.

635. *Spurgeon D. J., Hopkin S. P.* Effects of metal-contaminated soils on the growth, sexual development, and early cocoon production of the earthworm *Eisenia fetida*, with particular reference to zinc // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 1996. – Vol. 35(1). – P. 86–95.
636. *Spurgeon, D. J., S. P. Hopkin* Extrapolation of the laboratory-based OECD earthworm toxicity test to metal-contaminated field sites // *Ecotoxicology.* – 1995. – Vol. 4. – P. 190–205.
637. *Spurgeon, D. J., S. P. Hopkin, D. T. Jones* Effects of Cadmium, Copper, Lead, and Zinc on Growth, Reproduction, and Survival of the Earthworm *Eisenia fetida* (Savigny): Assessing the Environmental Impact of Point-source Metal Contamination in Terrestrial Ecosystems// *Environment Pollution.* – 1994. – Vol. 84. – P. 123–130.
638. *Stevens M. H. H., O. L. Petchey, Peter E. S.* Stochastic relations between species richness and the variability of species composition // *Oikos.* – 2003. – Vol. 103. – P. 479–488.
639. *Stirling G., B. Wilsey, Stirling G., B. Wilsey.* Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity // *American Naturalist.* – 2001. – № 158. – P. 286–299.
640. *Sugihara, G., Bersier, L. -F., Southwood, T. R. E., Pimm, S. L. & May, R. M.* Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100, 2003. – P. 5246–5251.
641. *Syers J. K., Sharpley A. N., Keeney D. R.,* Cycling of nitrogen by surface-casting earthworms in a pasture ecosystem // *Soil Biology & Biochemistry.* – 1979. – Vol. 11. – P. 181–185.
642. *Tanara V.* L'economia del cittadino in villa. – 10-th ed. – Venezia: G. Bortoli, 1644. – 525 p.
643. *Thielemann U.* Elektrischer Regenwurmfang mit der Oktett Methode // *Pedobiologia.* – 1986. – Vol. 29. – P. 296–302.
644. *Thorpe I. S., Prosser J. I., Glover L. A., Killham K.* The role of the earthworm *Lumbricus terrestris* in the transport of bacterial inocula through soil // *Biology and Fertility of Soils.* – 1996. – Vol. 23, Is. 2 – P. 132–139.
645. *Tilman D.* Functional diversity // S. A. Levin, editor. *Encyclopedia of biodiversity.* – San Diego, California, USA: Academic Press, 2001. – P. 109–120.
646. *Tilman, D.* Biodiversity: population versus ecosystem stability. // *Ecology.* – 1996. – Vol. 77. – P. 350–363.
647. *Tilman, D., and J. A. Downing.* Biodiversity and stability in grasslands. // *Nature.* – 1994. – Vol. 367. – P. 363–365.
648. *Tilman, D., C. Lehman, and K. Thompson.* Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. // *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA).* – 1997. – Vol. 94. – P. 1857–1861.
649. *Tilman, D., D. Wedin, and J. Knops.* Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. // *Nature.* – 1996. – Vol. 379. – P. 718–720.
650. *Tilman, D., Knops, J., Wedin, D. & Reich, P.* Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands // *Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives* (eds Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P.). – Oxford: Oxford University Press, 2002. – P. 21–35.
651. *Tiunov A. V., Scheu S.* Microbial respiration, biomass, biovolume and nutrient status in burrow walls of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae) // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1999. – № 33. – P. 2039–2048.

652. Tomlin A. D., Shipitalo M. J., Edwards W. M., Protz R. Earthworms and their influence on soil structure and infiltration. // Hendrix, P.F. (Ed.), Earthworm ecology and biogeography in North America. – Boca Raton: CRC Press, 1995. – P. 159–183.
653. Tsallis C. Possible generalization of Boltzmann–Gibbs statistics // J. Stat. Phys. – 1988. – Vol. 52. – P. 479–487.
654. Vallade, M. & Houchmandzadeh, B. Analytical solution of a neutral model of biodiversity // Physical Review. – 2003. – E 68. P. 061902–0061905.
655. Van Rhee J. A Effects of soil pollution on earthworms // Pedobiologia. – 1977. – Bd. 17, H. 3. – S. 509–512.
656. Van-Gestel C. A. Validation of earthworm toxicity tests by comparison with field studies: a review of benomyl, carbendazim, carbofuran, and carbaryl // Ecotoxicol. Environ. Safety; – 1992. V. 23, Is. 2 – P. 221–236.
657. Veech J. A., Summerville K. S., Crist T. O. and Gering J. C. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea // Oikos. – 2002. – Vol. 99. – P. 3–9.
658. Vincent, T. L., L. R. Anderson. Return time and vulnerability for a food chain model // Theoretical Population Biology. – 1979. – № 15. – P. 217–231.
659. Visser S. Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. // Ecological Interactions in Soil. – Oxford: Blackwell, 1985. – P. 297–317.
660. Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P. & Maritan, A. Neutral theory and relative species abundance in ecology // Nature. – 2003. – Vol. 424. – P. 1035–1037.
661. Waide, R. B., Willig, M. R., Steiner, C. F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S. I., Juday, G. P., Parmenter, R. The relationship between productivity and species richness // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1999. – Vol. 30. – P. 257–300.
662. Walker B. H. Biodiversity and ecological redundancy // Conservation Biology. – 1992. – Vol. 6. – P. 18–23.
663. Walker, B., A. Kinzig, and J. Langridge Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species // Ecosystems. – 1999. – Vol. 2. – P. 95–113.
664. Wallwork J Dispersion and diversity of soil fauna. – London, 1976. – 206 p.
665. Warwick R. M. and Clarke K. R. New ‘biodiversity’ measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1995. – Vol. 129. – P. 301–305.
666. Warwick R. M. and Clarke K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment // J. Appl. Ecol. – 1998. – Vol. 35. – P. 532–543.
667. Warwick, R. M., Ashman, C. M., Brown, A. R., Clarke, K. R., Dowell, B., Hart, B., Lewis, R. E., Shillabeer, N., Somerfield, P. J., Tapp, J. F. Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional environmental events // Mar. Ecol. Prog. Series. – 2002. – Vol. 234. – P. 1–13.
668. Warwick, R. M., Clarke, K. R. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species // Oceanography Mar. Biol. – 2001. – Vol. 39 (39). – P. 207–231.
669. Warwick, R. M., Light, J. Death assemblages of molluscs on St Martin’s Flats, Isles of Scilly, a surrogate for regional biodiversity? // Biodiversity Conserv. – 2002. – Vol. 11. – P. 99–112.
670. Weiher, E., Keddy, P. A. Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients // Oikos. – 1999. – V. 87. – P. 355–361.
671. West G. B., Brown J. H. & Enquist, B. J. A general model for ontogenetic growth // Nature. – 2001. – Vol. 413. – P. 628–631.

672. *Whitmore, T. C., J. A. Sayer (eds.)* Tropical deforestation and species extinction. – London, UK: Chapman & Hall, 1992. – 180 p.
673. *Whittaker R. H.* Vegetation of the siskiyou mountains, Oregon and California // *Ecological Monographs*. – 1960. – № 30. – P. 279–338.
674. *Whittaker R. H.* Evolution and measurement of species diversity // *Taxonomy*. – 1972. – № 21. – P. 213–251.
675. *Wickenbrock L., Heisler C.* Influence of earthworm activity on the abundance of *Collembola* in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, № 3–4. – P. 517–521
676. *Wielgus–Serafinska E., Kawka E.* Accumulation and localization of lead in *Eisenia foetida* (Oligochaeta) tissues // *Folia Histochem. Cytochem. (Krakow)*. – 1976. – Vol. 14(4). – P. 315–20.
677. *Wiener N.* Cybernetics. – Cambridge: MIT Press, 1961. – 540 p.
678. *Willems J. J. G. M., Marinissen J. C. Y., Blair J.* Effects of earthworms on nitrogen mineralization // *Biology and Fertility of Soils*. – 1996. – Vol. 23, Is. 1. – P. 57–63.
679. *Wilson M. V., Shmida A.* Measuring beta diversity with presence–absence data // *J. Ecol.* – 1984. – Vol. 72. – P. 1055–1064.
680. *Wilson, D. E., Cole, F. R., Nichols, J. D., et al.* Measuring and Monitoring Biodiversity: Standard Methods for Mammals, 1-st ed. – Washington, DC: Smithsonian Institute Press, 1996. – 424 p.
681. *Winding A., Rønn R., Hendriksen N. B.* Bacteria and protozoa in soil microhabitats as affected by earthworms // *Biology and Fertility of Soils*. – 1997. – Vol. 24, Is. 2. – P. 133–140.
682. *Yin S., Yang L., Yin B., Mei L.* Nitrification and denitrification activities of zinc–treated soils worked by the earthworm *Pheretima* sp. // *Biology and Fertility of Soils*. – 2003. – Vol. 32, № 3. – P. 176–180.
683. *Zebe E., Heiden T.* Erdwurmer unter O₂–Mangel: Untersuchungen uber die Anaerobiose bei *Eisenia fetida* // *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* – 1983. – S. 221.
684. *Zhang Q. L., Hendrix P. F.* Earthworm (*Lumbricus rubellus* and *Aporrectodea caliginosa*) effects on carbon flux in soil // *Soil Science Society of America Journal*. – 1995. – № 59. – P. 816–823.

АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ ТВАРИН

- Allolobophora caliginosa*, 4, 5, 28, 40, 323
Allolobophora carnea, 4
Allolobophora chlorotica, 5, 32, 62, 323
Allolobophora foetida, 4, 322
Allolobophora jassyensis, 4, 323
Allolobophora leoni, 63, 64
Aporrectodea caliginosa, 32, 35, 36, 39, 41, 52, 54, 55, 56
Aporrectodea dubiosa, 59
Aporrectodea georgii, 60, 61
Aporrectodea jassyensis, 60, 61
Aporrectodea longa, 58
Aporrectodea rosea, 33, 56, 58, 183, 273, 274, 275, 276
- Bimastus tenuis**, 4, 323
- Criodrilus lacuum*, 15
- Dendrobaena auriculata**, 75
Dendrobaena mariupoliensis, 74, 75, 199
Dendrobaena mariupoliensis, 4, 5, 323
Dendrobaena octaedra, 4, 5, 15, 32, 51, 72, 73, 105, 114, 115, 116, 117, 122, 130, 133, 134, 159, 199, 211, 239, 240, 250, 276, 323
Dendrobaena schmidti, 73
Dendrobaena veneta, 72, 105, 130, 211
Dendrodrilus rubidus, 32, 76, 77, 105, 114, 116, 211, 240, 250
- Eisenia balatonica*, 70
Eisenia fetida, 48, 50, 51, 52, 66, 105, 114, 130, 211
Eisenia foetida, 4, 240, 323
Eisenia gordejefi, 4, 68, 69, 323
Eisenia nordenskioldi, 5, 67, 68, 114, 211
Eisenia skoricowi, 4, 5, 323
Eisenia uralensis, 71
Eiseniella tetraedra, 4, 5, 32, 65, 116, 250, 323
- Lumbricus baicalensis*, 4, 5, 84, 323
Lumbricus castaneus, 4, 84
Lumbricus rubellus, 4, 16, 39, 40, 46, 50, 51, 52, 83, 105, 115, 116, 117, 130, 240, 322
Lumbricus terrestris, 4, 21, 25, 26, 27, 28, 30, 34, 35, 37, 38, 39, 40, 41, 52, 82, 83, 105, 130, 133, 211, 323
- Octodrilus transpadanus*, 79, 80, 105, 116, 130, 133, 159, 183, 198, 211, 239, 240, 250
Octolasion cyaneum, 78
Octolasion lacteum, 35, 77, 78, 105, 114, 115, 116, 130, 133, 210, 211, 239, 240
Octolasion complanatum, 4, 5, 323
- Proctodrilus tuberculatus**, 80, 81, 211

ЗМІСТ

1. АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНИЙ НАРИС ТА ЛОКОМОЦІЯ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ.....	12
1.1. Зовнішня морфологія.....	12
1.1.1. Розміри та форма тіла	12
1.1.2. Пігментація.....	13
1.1.3. Простоміум.....	13
1.1.4. Щетинки (хети) та їх пропорції	13
1.1.5. Генітальні (копулятивні) щетинки	14
1.1.6. Спинні (дорсальні) пори.....	14
1.1.7. Статеві отвори	15
1.1.8. Отвори сім'яприймачів	15
1.1.9. Пасок (клітелюм)	16
1.1.10. Пубертатні валики.....	16
1.1.11. Папіли (генітальні пухлини)	16
1.1.12. Нефропори.....	17
1.1.13. Дисепіменти.....	17
1.1.14. Травна система	17
1.1.15. Вапнякові залози	17
1.1.16. Тифлозоль.....	18
1.1.17. Статева система.....	18
1.1.18. Видільна система та нефридіальні міхури.....	19
1.1.19. Структура поздовжніх м'язових волокон	20
1.2. Гідростатичний скелет дощового черв'яка	21
1.2.1. Гіпотези масштабування	21
1.2.2. Геометрична подібність.....	22
1.2.3. Подібність статичної напруги.....	22
1.2.4. Подібність динамічної напруги	25
1.2.5. Застосування гіпотези масштабування у випадку з <i>Lumbricus terrestris</i>	26
1.2.6. Гравітація та масштабування функцій гідростатичного скелета.....	27
1.2.7. Масштабування форми сегментів.....	27

2. ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ.....	29
2.1. Морфоекологічні типи Lumbricidae, пов'язані з характером харчування	29
2.2. Морфоекологічні групи Lumbricidae, пов'язані з вертикальним розподілом у ґрунті.....	31
2.3. Підгрупи амфібіотичних форм	33
3. ЕКОЛОГІЧНЕ ОТОЧЕННЯ ТА ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ.....	35
3.1. Вплив зовнішнього середовища на розподіл дощових черв'яків	35
3.2. Вплив дощових черв'яків на розподіл ґрунтових тварин.....	35
3.3. Вплив дощових черв'яків на властивості ґрунту і мікрофлору	38
4. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ ПРИРОДНИХ І ТЕХНОГЕННИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ	45
4.1. Біохімічні властивості дощових черв'яків у біомоніторингу навколишнього середовища	45
4.1.1. Вміст білка в організмах дощових черв'яків	46
4.1.2. Вміст нуклеїнових кислот в організмах дощових черв'яків	46
4.1.3. Цитохром P-450	47
4.1.4. Фракційний склад ліпідів	48
4.2. Експериментальне вивчення токсикогенної динаміки біохімічних показників	49
4.2.1. Накопичення кадмію дощовими черв'яками	49
4.2.2. Токсикогенні зміни вмісту нуклеїнових кислот.....	49
4.2.3. Вплив кадмію на вміст білка.....	50
4.2.4. Динаміка цитохрому P-450	50
4.2.5. Динаміка ліпідів	50
4.3. Біохімічні зміни в організмах дощових черв'яків в умовах забруднення ґрунту.....	50
4.3.1. Співвідношення між присутністю важких металів у ґрунті та їх концентрацією в тканинах дощових черв'яків	51
4.3.2. Фактори, які впливають на накопичення важких металів дощовими черв'яками.....	53
5. ТАКСОНОМІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ (LUMBRICIDAE)	57
5.1. Рід Aporrectodea Orley, 1885.....	58
5.1.1. Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826)	58

5.1.2. <i>Aporrectodea rosea</i> (Savigny, 1826).....	60
5.1.3. <i>Aporrectodea longa</i> (Ude, 1826).....	62
5.1.4. <i>Aporrectodea dubiosa</i> (Orley, 1880).....	62
5.1.5. <i>Aporrectodea jassyensis</i> (Michaelsen, 1891).....	63
5.1.6. <i>Aporrectodea georgii</i> (Michaelsen, 1899).....	64
5.2. Під <i>Allolobophora Eisen, 1873</i>	66
5.2.1. <i>Allolobophora chlorotica chlorotica</i> (Savigny, 1826).....	66
5.2.2. <i>Allolobophora leoni</i> Michaelsen, 1891	66
5.3. Під <i>Eiseniella Michaelsen, 1900</i>	68
5.3.1 <i>Eiseniella tetraedra tetraedra</i> (Savigny, 1826)	69
5.4. Під <i>Eisenia Malm, 1877</i>	70
5.4.1. <i>Eisenia fetida</i> (Savigny, 1896)	70
5.4.2. <i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen, 1879).....	71
5.4.3. <i>Eisenia gordejffi</i> Michaelsen, 1899	73
5.4.4. <i>Eisenia balatonica</i> (Pop, 1943).....	75
5.4.5. <i>Eisenia intermedia</i> (Michaelsen, 1901).....	75
5.4.6. <i>Eisenia uralensis</i> Malevič, 1950.....	76
5.5. Під <i>Dendrobaena Eisen, 1873</i>	76
5.5.1. <i>Dendrobaena veneta</i> (Rosa, 1896)	77
5.5.2. <i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	77
5.5.3. <i>Dendrobaena schmidti tellermanica</i> Perel, 1966.....	78
5.5.4. <i>Dendrobaena mariupolienis mariupolienis</i> (Wyssotzky, 1893)	79
5.5.5. <i>Dendrobaena auriculata</i> (Rosa, 1897).....	80
5.6. Під <i>Dendrodrilus Omodeo, 1956</i>.....	81
5.6.1. <i>Dendrodrilus rubidus</i> (Eisen, 1874)	81
5.7. Під <i>Octolasion Örley, 1885</i>.....	83
5.7.1 <i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	83
5.7.2. <i>Octolasion cyaneum</i> (Savigny, 1826)	84
5.8. Під <i>Octodrilus Omodeo, 1956</i>	85
5.8.1. <i>Octodrilus transpadanus</i> (Rosa, 1884)	85
5.9. Під <i>Proctodrilus Zicsi, 1985</i>	86
5.9.1. <i>Proctodrilus tuberculatus</i> (Cernosvitov, 1935).....	87
5.10. Під <i>Lumbricus Linnaeus, 1758</i>	88
5.10.1. <i>Lumbricus terrestris</i> Linnaeus, 1758.....	88
5.10.2. <i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	89
5.10.3. <i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny, 1826)	90
5.10.4. <i>Lumbricus baicalensis</i> Michaelsen, 1900.....	90

**6. КОНЦЕПЦІЯ ЕКОМОРФ ЯК ОСНОВА УЯВЛЕНЬ
ПРО ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ УГРУПОВАНЬ..... 91**

6.1. Система, організація і розмаїття.....	91
6.2. Біоценотична робоча схема життєвих форм – біоморф М. П. Акімова	94
6.3. Екоморфи О. Л. Бельгарда.....	97
6.4. Життєва форма та тваринне населення	99
6.5. Матричний підхід для описання розмаїття	102

7. ГІГРОМОРФИ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ ТА ГРУНТОВИХ ТВАРИН І ЇХ ДІАГНОСТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ДЛЯ ВСТАНОВЛЕННЯ ГІГРОТОПІВ..... 106

7.1. Гігротопи та їх роль у типології лісів степової зони	106
7.2. Концепція гігроморф О. Л. Бельгарда: взаємозв'язок організму і умов зволоження	107
7.3. Міра гігрофільності й гігроморфи ґрунтових тварин.....	109
7.3.1. Визначення та алгоритм обчислення міри гігрофільності ґрунтових тварин	109
7.3.2. Дискретизація міри гігрофільності виду: гігроморфа	111
7.3.3. Гігроморфа як зоосоціологічна категорія	116
7.3.4. Зоологічна діагностика гігротопів.....	117
7.3.5. Ключ для діагностики гігротопів лісів степової зони України за гігроморфічною структурою тваринного населення ґрунтів (мезофауна)	120
7.3.6. Ґрунтово-зоологічна характеристика гігротопів лісів степової зони України	120

8. ТРОФОЦЕНОМОРФИ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ І ГРУНТОВИХ ТВАРИН ТА ЇХ ДІАГНОСТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ДЛЯ ВСТАНОВЛЕННЯ ТРОФОТОПІВ 125

8.1. Трофотоп і його роль у типології лісів степової зони.....	125
8.2. Типологічні властивості лісового біогеоценозу	127
8.3. Рослинні трофоморфи О. Л. Бельгарда. Трофоценоморфи тварин.....	128
8.4. Алгоритм обчислення міри трофоценоморфічності: врахування взаємодії трофотопу та гігротопу	128
8.5. Зоологічна діагностика трофотопів.....	136
8.6. Ключ для діагностики трофотопів лісів степової зони України за екологічною структурою мезофауни	139
8.7. Ґрунтово-зоологічна характеристика трофотопів лісів степової зони України ...	140

9. ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ В ТРОФІЧНІЙ СТРУКТУРІ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН	142
9.1. Участь ґрунтових безхребетних у трансформації органічної речовини	142
9.2. Трофічна структура у градієнті екологічних факторів	143
10. ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ В ТОПІЧНІЙ СТРУКТУРІ ҐРУНТОВОЇ ФАУНИ	147
10.1. Екологічні особливості генетичних горизонтів ґрунту як середовища існування тварин.....	147
10.2. Система топоморф ґрунтових тварин.....	150
10.3. Топічна структура тваринного населення ґрунтів у градієнті екологічних факторів.....	152
11. СТРУКТУРНИЙ АСПЕКТ РІЗНОМАНІТТЯ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН	155
11.1. Уявлення про структуру екологічних систем	155
11.2. Стохастичні відносини між видовим багатством і мінливістю видової композиції	157
11.3. Принципи теорії нейтрального розмаїття.....	158
11.3.1. Метаугруповання і локальне угруповання	158
11.3.2. Описання розподілу видів з погляду теорії нейтральності	159
11.3.3. Фундаментальний параметр розмаїття Хубелла	160
11.3.4. Характеристики динаміки угруповань ґрунтових тварин: α , β , x , LS	162
11.4. Властивості індексів видового розмаїття	171
11.5. α -, β - γ -розмаїття	171
11.6. Профіль розмаїття Хілла.....	172
11.7. Порядок a генералізованої ентропії.....	174
11.8. Індекс Шеннона, коли число видів в угрупованні не відоме.....	175
11.9. Вирівняність розподілу видів в угрупованні.....	177
11.10. Особливості індексів видового розмаїття	177
11.11. Ентропія Кульбака	177
11.12. Алгоритмічна складність угруповань	178

11.13. Мультифрактальний аналіз структури угруповань	180
--	-----

12. ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ АСПЕКТ РІЗНОМАНІТТЯ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН

12.1. Показники багатства – чисельність і біомаса угруповань.....	186
12.2. Розмаїття за чисельністю та розмаїття за біомасою.....	189
12.3. Екологічна місткість угруповань	192
12.4. Функціональне розмаїття, функціональна вирівняність і функціональна дивергенція.....	199

13. ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ТА ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ ПРИВОДОДІЛЬНО- БАЛКОВОГО ЛАНДШАФТУ

13.1. Екологічні умови привододільно-балкового ландшафту.....	205
---	-----

13.2. Своєрідність тваринного населення чорнозему звичайного і чорнозему лісополіпшеного

13.2.1. Дощові черв'яки (Lumbricidae) та енхітреїди (Enchytraeidae)	207
13.2.2. Сапрофаги – первинні руйнівники підстилки: двопарноногі багатоніжки (Diplopoda) і мокриці (Isopoda).....	208
13.2.3. Личинки жуків-коваликів (Elateridae) – дротянки	209
13.2.4. Несправжньодротянки: личинки чорнотілок (Tenebrionidae) і пилкоїдів (Alleculidae)	212
13.2.5. Личинки пігульників (Byrrhidae) жуків-вусанів (Cerambycidae), жуків-слоників (Curculionidae) і лускокрилих (Lepidoptera).....	213
13.2.6. Молюски (Mollusca).....	213
13.2.7. Хижаки: павуки (Aranea), кістянки (Lithobiomorpha) і землянки (Geophilomorpha).....	214
13.2.8. Личинки двокрилих (Diptera).....	215
13.2.9. Личинки пластинчастовусих жуків (Scarabaeidae).....	215

13.3. Своєрідність тваринного населення байрачних чорноземів лісових (байрак Глибокий)

13.3.1. Дощові черв'яки (Lumbricidae)	220
13.3.2. Двопарноногі багатоніжки (Diplopoda) і мокриці (Isopoda).....	221
13.3.3. Кістянки (Lithobiomorpha) і землянки (Geophilomorpha)	221
13.3.4. Личинки жуків-коваликів (Elateridae) – дротянки	223
13.3.5. Личинки чорнотілок (Tenebrionidae).....	224
13.3.6. Личинки пластинчастовусих жуків (Scarabaeidae).....	225
13.3.7. Личинки двокрилих (Diptera).....	225
13.3.8. Молюски (Mollusca).....	226

**14. ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ТА ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ
ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ ПРИДОЛИННО-
БАЛКОВОГО ЛАНДШАФТУ 228**

14.1. Екологічні умови придолинно-балкового ландшафту 228

**14.2. Своєрідність тваринного населення чорнозему лісового у пристіні
(схил правого берега р. Самара) 228**

- 14.2.1. Кільчасті черв'яки Enchytraeidae і Lumbricidae..... 229
- 14.2.2. Двопарноногі багатоніжки (Diplopoda) і мокриці (Isopoda)..... 230
- 14.2.3. Губоногі багатоніжки – Scolopendromorpha, Lithobiomorpha і Geophilomorpha . 231
- 14.2.4. Личинки жуків-коваликів (Elateridae) 233
- 14.2.5. Личинки жуків-чорнотілок (Tenebrionidae) 235
- 14.2.6. Личинки пластинчастовусих жуків (Scarabaeidae) 235
- 14.2.7. Молюски (Mollusca)..... 236
- 14.2.8. Личинки двокрилих (Diptera)..... 237
- 14.2.9. Інші мешканці ґрунту 238

**15. ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ТА ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ
ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ
ДОЛИННО-ТЕРАСОВОГО ЛАНДШАФТУ 239**

15.1. Екологічні умови долинно-терасового ландшафту 239

15.2. Короткозаплавні ліси (заплава р. Самара) 239

- 15.2.1. Структура мезофауни прируслової заплави 240
- 15.2.2. Структура мезофауни центральної заплави..... 242
- 15.2.3. Структура мезофауни притерасної заплави..... 243
- 15.2.4. Структура домінування комплексів мезофауни заплави..... 244
- 15.2.5. Типи лісу й ґрунтова фауна заплави р. Самара 245

**15.3. Особливості розподілу основних груп ґрунтової мезофауни
в заплаві р. Самара..... 250**

- 15.3.1. Дощові черв'яки (Lumbricidae) 250
- 15.3.2. Сапрофаги підстилки – диплоподи (Diplopoda) та ізоподи (Isopoda) 251
- 15.3.3. Губоногі багатоніжки – кістянки (Lithobiomorpha)
і землянки (Geophilomorpha)..... 252
- 15.3.4. Молюски (Mollusca)..... 252
- 15.3.5. Личинки жуків-коваликів (Elateridea) 253
- 15.3.6. Личинки пластинчастовусих жуків (Scarabaeidae)..... 255
- 15.3.7. Личинки двокрилих (Diptera)..... 256

**16. ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ТА ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ
ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ АРЕННИХ ЛІСІВ..... 258**

16.1. Екологічні умови аренних лісів 258

16.2. Дощові черв'яки в угрупованнях ґрунтів арени..... 259

16.2.1. Тваринне населення дерново-степових ґрунтів псамофільних степових ділянок арени	259
16.2.2. Тваринне населення ґрунтів Самарського бору	263
16.2.3. Еколого-фауністичні комплекси ґрунтів арени р. Самара	265

17. РОЗМАЇТТЯ І СТІЙКІСТЬ У ПРОСТОРІ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ

268

17.1. Стійкість, еластичність і реактивність систем

268

17.2. Динамічні властивості екологічних систем

270

17.3. Просторова складова динаміки угруповань ґрунтових тварин.....

271

17.3.1. Алгоритм визначення просторової стійкості угруповання

271

17.3.2. Аналіз стійкості модельного угруповання.....

272

17.3.3. Стійкість угруповань ґрунтових безхребетних чорнокленової діброви

273

17.3.4. Стійкість і масштабування

275

17.3.5. Стійкість і видове багатство

277

17.3.6. Еластичність і реактивність системи

278

18. ІНФОРМАЦІЙНИЙ АНАЛІЗ ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКІВ ЕЛЕМЕНТІВ ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ.....

281

18.1. Теорія інформації як основа аналізу взаємозв'язків

281

18.2. Інформаційний аналіз мікростаціонального розподілу дощового черв'яка *Aporrectodea rosea* у прирусловій заплаві р. Самара

285

19. АНАЛІЗ ІЄРАРХІЧНОЇ СТРУКТУРИ УГРУПОВАНЬ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ ТА ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ.....

290

19.1. Екологічна організація угруповань тварин

290

19.2. Міри ієрархічного розмаїття угруповань

291

19.2.1. Квадратична ентропія

291

19.2.2. Модифіковані індекси таксономічного розмаїття.....

293

19.2.3. Компоненти квадратичної ентропії

294

19.2.4. Інформаційний аналог квадратичної ентропії

294

19.2.5. Модифікований інформаційний аналог квадратичної ентропії

295

19.3. N-вимірний характер структури угруповань

296

19.4. Аспекти ієрархічного розмаїття.....

297

19.5. Числовий експеримент оцінки складності модельного угруповання

299

**20. МЕТОДОЛОГІЯ ЕКОМОРФІЧНИХ МАТРИЦЬ
ДЛЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЕКОЛОГІЧНОГО РОЗМАЇТТЯ 304**

20.1. Розмаїття як система..... 304

20.2. Синекологічні показники угруповань ґрунтової фауни 306

20.3. Екологічна матриця-оператор 310

20.4. Структурування множини способами багатовимірного факторного аналізу 311

20.4.1. Фактор 1: видове багатство угруповань..... 312

20.4.2. Фактор 2: багатство ґрунтової фауни та частка сапрофагів 318

20.4.3. Фактор 3: таксономічне та екологічне розмаїття угруповань ґрунтової мезофауни..... 319

20.4.4. Фактор 4: ширина ресурсної бази угруповань 321

20.4.5. Фактор 5: вирівняність розподілу видів..... 322

20.4.6. Фактор 6: епігейні хижаки-мезотрофоценоморфи 323

20.4.7. Фактор 7: багатство фітофагів в угрупованні ґрунтових тварин 325

20.5. Ієрархічний факторний аналіз 326

20.5.1. Фактор S1 – вирівняність розподілу видів в угрупованні 327

20.5.2. Фактор S2 – функціональна активність угруповань 327

20.5.3. Фактор S3 – організаційна структура угруповань 328

21. МЕТОДИ ОЦІНКИ ЧИСЕЛЬНОСТІ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ.... 330

21.1. Пасивні методи..... 330

21.1.1. Промивання та просівання 330

21.1.2. Ручне розбирання проб..... 330

21.1.3. Флотація..... 331

21.2. Активні методи..... 331

21.2.1. Хімічні репеленти 331

21.2.2. Теплова екстракція..... 331

21.2.3. Електричний метод 331

21.2.4. Механічна вібрація 332

21.2.5. Метод пасток 332

21.2.6. Облік копролітів..... 332

ДОДАТОК 1 333

SUMMARY 335

ЛІТЕРАТУРА 338

**АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК
ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ ТВАРИН 374**

Наукове видання

Жуков Олександр Вікторович
Пахомов Олександр Євгенійович
Кунах Ольга Миколаївна

**БІОЛОГІЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ УКРАЇНИ.
ДНІПРОПЕТРОВСЬКА ОБЛАСТЬ.
ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ (*LUMBRICIDAE*)**

Монографія

Редактор В. Д. Маловик
Технічний редактор В. А. Усенко
Коректор В. Д. Маловик
Оригінал-макет виготовив О. В. Жуков

Свідоцтво державної реєстрації № ДК 289 від 21.12.2000 р.

Підписано до друку 25.12.2007. Формат 70x108 ¹/₁₆. Папір друкарський. Друк плоский.
Ум. друк. арк. 32,55. Ум. фарбовідб. 33,25. Обл.-вид. арк. 35,36. Тираж 300 пр. Вид. № 1308.
Зам. № .

Видавництво Дніпропетровського університету, пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010
Друкарня ДНУ, вул. Наукова, 5, м. Дніпропетровськ, 49050