

О. В. Жуков

**Екоморфічний аналіз
консорцій
грунтових тварин**

Дніпропетровськ, 2009

УДК 502.7:591(075)
ББК 28.080:28.66.я73
Ж86

Рецензенти:

Провідний науковий співробітник
лабораторії захисту рослин
Інституту зернового господарства УААН,
доктор біологічних наук О. М. Сумароков

Завідувач кафедри зоології
Донецького національного університету,
доктор біологічних наук, професор М. М. Ярошенко

Рекомендовано до друку вченою радою
Дніпропетровського державного аграрного університету

Жуков О. В.

Ж86 Екоморфічний аналіз консорцій ґрунтових тварин: моногр. – Д.: Вид-во “Свідлер А. Л.”,
2009. – 239 с.

Показана можливість аналізу функціональної структури угруповань ґрунтових тварин за допомогою методології екологічних матриць. Запропоновано бачення консорції як функціонального скупчення в екологічному гіперпросторі. Екологічний гіперпростір утворений вимірами, які відповідають трофоморфам, топоморфам, гігроморфам, трофоценоморфам та іншим екологічним групам ґрунтових тварин. Уведено поняття про фоморфи та розроблена їх класифікація стосовно тварин – мешканців ґрунту. Наведена структурна та динамічна характеристика консорцій ґрунтових тварин угруповань лісових біогеоценозів степової зони України. Показано зв'язок між типами кругообігу речовин у біогеоценозах і ценоморфічною структурою та консортивною організацією комплексів ґрунтової мезофауни.

ISBN 978-966-8490-62-0

Іл. 52. Табл. 39. Бібл. 329.

ББК 28.080:28.66.я73

© О. В. Жуков, 2009

ISBN 978-966-8490-62-0

Вступ

Методологія екологічних матриць є розвитком концепції екоморф-біоморф Акімова–Бельгарда (Акімов, 1948; Бельгард, 1950) і створює основу аналізу екологічного різноманіття, структури та стійкості угруповань живих організмів.

Екоморфи відбивають ставлення живих організмів до екологічних факторів. За Вільямсом (1939), до космічних факторів належать світло та тепло, а до наземних – вода та їжа. Відношення до космічних факторів відбивають кліматоморфи, термоморфи, геліоморфи рослин і тварин (Бельгард, 1950, 1973; Бельгард, Травлев, 1980), а також трофоценоморфи та топоморфи тварин. Ставлення до наземних факторів відбивають трофоморфи та гігоморфи.

Гігоморфи характеризують преференції організмів до градацій режиму зволоження ґрунту (Жуков, 2006), а трофоморфи (трофоценоморфи тварин) – до градацій трофності едафотопу (Жуков, 2007; Жуков та ін., 2007). Гігоморфи та трофоценоморфи виділяються за допомогою вивчення горизонтальної диференціації живого покриву. З боку вертикальної диференціації тваринного населення ґрунтів можуть бути виділені топоморфи – підстилкові, ґрунтові та норні форми. Топоморфи вказують на ярус, якому віддається перевага екологічною групою, а також на зосередження функціональної активності тварин.

Трофоморфи диференціюють тваринне населення за ознакою способу харчування та особливості трофічного впливу на середовище існування (Жуков, 1999).

Спектри гігоморф, трофоценоморф, топоморф і трофоморф дозволяють одержати уявлення про екологічне розмаїття угруповання. Ці ознаки дозволяють установити стосунки розбіжності/подібності між видами тварин, що становлять угруповання. Міри квадратичної або інформаційної ентропії надають інтегральну оцінку екологічного розмаїття угруповань.

Сукупність таких характеристик угруповання як спектри екоморф, індекси екологічного розмаїття та організації, індекси видового розмаїття та функціональні ознаки угруповань становлять основу екоморфічної матриці. До функціональних ознак можна віднести сумарну чисельність і біомасу угруповання, індекси продуктивності, екологічну ємність місцеперебування та екологічну компресію угруповань, функціональні розмаїття, вирівняність і дивергенцію.

Об'єкт навколишнього світу як одинична цілісність – утворення – не проявляє властивості різноманіття (Петрушенко, 1973). Утворення може бути розподілене на частини, при цьому кількість засобів розвитку цілого на частини може бути досить значною. Залежно від засобу розвитку та характеру відносин між частинами цілого отримані об'єкти виступають як множина, об'єднання або система. Множина та об'єднання, як і система, володіють властивістю розмаїття. Але тільки розмаїття системи стосується таких системних властивостей утворення як функціонування або стійкість. Система – найбільш конкретна форма утворення. На відміну від множини чи об'єднання, система є внутрішньо необхідною, тобто внутрішні зв'язки відіграють вирішальну роль у підтримці структури та функціонування системи.

Екосистемі притаманне розмаїття у двох площинах – як множині та як системі. Розмаїття екосистеми як множини найнаочніше можна відобразити за допомогою ряду відомих індексів розмаїття (Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера та ін.). Це розмаїття має два аспекти: воно залежить від кількості елементів і вирівняності їх чисельності. Співвідношення цих аспектів становить предмет розбіжностей між багатьма індексами видового розмаїття. Множина певним чином відбиває властивості цілого як системи. Але це відбиття не є

повним та конкретним, тому що властивість конкретності повною мірою притаманна лише системі. Тому індекси розмаїття, які щодо екологічних систем частіше називаються індексами видового розмаїття, є неповним відбиттям такої загальної властивості екосистеми як екологічне розмаїття, тобто розмаїття екологічного утворення як системи.

Останнім часом набув популярності мультифрактальний підхід для описання розмаїття, який дозволяє комплексно відобразити інформацію, котру несуть цілий ряд індексів розмаїття. Теорія нейтрального розмаїття дозволяє одержати додаткову інформацію з даних про розподіл чисельностей видів. Однак сама концепція нейтрального розмаїття залишається дискусійною, а кількість фактичних даних, що підтверджують концепцію, ще недостатня (Кунах, Жуков, 2007; Кунах, 2008).

Індекси видового розмаїття не враховують факт різного рівня відмінності або подібності між особинами (видами) угруповань живих організмів. Усі вони вважаються рівною мірою різними або подібними між собою. Урахування цих розбіжностей дозволяє знайти міру екологічного розмаїття угруповань.

Відносини розбіжності/подібності між екземплярами (видами) угруповання можуть бути встановлені різними способами. Залежно від обраного способу можна одержати таксономічний, філогенетичний, морфологічний, біохімічний і т. д. аспекти розмаїття. Вибір екологічних критеріїв для визначення відносин подібності/розбіжності дозволяє одержати екологічний аспект розмаїття, або екологічного розмаїття угруповання. Різні способи структурування угруповань можуть давати спряжені результати, у той час як один аспект розмаїття може виступати як деяка оцінка (індикатор) іншого аспекту. Наприклад, морфологічне розмаїття угруповань може мати екологічну складову і, таким чином, виступати як оцінка екологічного розмаїття. Може існувати зв'язок між таксономічним та екологічним розмаїттям. Цей зв'язок тим міцніший, чим більш однорідними в екологічному відношенні є певні таксономічні групи. Так, усі павуки в трофічному відношенні є хижаками, всі дощові черв'яки – мешканцями ґрунту, а всі риби – мешканцями водного середовища. Такий зв'язок дає можливість непрямой оцінки екологічного розмаїття через розмаїття таксономічне, морфологічне або біохімічне. Але така можливість не знімає необхідності прямої оцінки екологічного розмаїття угруповань.

Екологічне розмаїття може бути кількісно оцінене на основі принципів екоморфічного аналізу Акімова–Бельгарда.

Екологічні угруповання та екологічне розмаїття мають ієрархічну організацію. Екоморфічна матриця дозволяє відобразити ієрархічний характер організації угруповань.

Для розуміння сутності екологічних процесів необхідне розглядання угруповання на різних рівнях (на зональному, ландшафтному, на рівні біогеоценозу, парцели або консорції).

Спектри екоморф дають можливість провести діагностику істотних властивостей біогеоценозів, таких як режим зволоження (гігротоп) і рівень мінералізації ґрунтового розчину (трофотоп).

Характеристика угруповань за структурою екоморф, індексами видового різноманіття, функціональними властивостями, індексами екологічного та таксономічного різноманіття у часовому та просторовому аспектах становить екоморфічну матрицю.

Екоморфічна матриця дозволяє надати повну та об'ємну характеристику угруповань живих організмів як системи. Тому вона дозволяє встановити зв'язок між екологічним розмаїттям та функціональними властивостями угруповання, а також стійкістю.

Просторова, структурна та функціональна організація угруповання живих організмів є способом підвищення його стійкості. Таким чином, екологічне розмаїття як основа організації угруповання має безпосередній зв'язок зі стійкістю.

Матриця як спосіб подання екологічної інформації дозволяє застосовувати інструменти математичного аналізу даних.

Багатовимірний факторний аналіз екоморфічної матриці встановив структуру взаємозв'язків між характеристиками угруповань. Ця структура має ієрархічний характер. Можна виділити три групи ознак, які перебувають на найвищому ієрархічному рівні. Ці групи можна ідентифікувати як вирівняність розподілу видів в угрупованні, функціональну активність угруповання та його організаційну структуру. Виділяються сім груп ознак нижчого ієрархічного рівня. Взаємозв'язок між групами ознак різних ієрархічних рівнів дозволяє змістовно визначити сенс відповідних ознак угруповань, таких як функціональна активність та організаційна структура.

Таким чином, методологія екоморфічних матриць дозволяє встановити сенс та змістовно інтерпретувати досить загальні емерджентні властивості екологічних угруповань. Так, із вирівняністю взаємозалежні характеристики таксономічного та екологічного розмаїття (ентропія таксономічних відстаней, таксономічна ентропія, приріст інформації за рахунок обліку таксономічних зв'язків, середнє таксономічних розбіжностей та його варіація і т. д.), деякі мультифрактальні властивості розподілу та функціональні властивості угруповань (топічна структура). Функціональна активність угруповань має зв'язок із таксономічною та екологічною структурою угруповань, але ортогональна (незалежна) від видового розмаїття. Функціональні властивості угруповань пов'язані з таксономічною організацією угруповань, асиметрією таксономічної розбіжності, середнім таксономічних розбіжностей, екологічною ентропією Шеннона, спільною екологічною ентропією. Організаційна структура угруповань екологічно обумовлена. В основі мінливості індексів видового розмаїття (Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера, оцінки видового багатства Чао і т. д.) 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 угруповання тісно пов'язана з його функціональними властивостями (екологічна ємність місцеперебування, структура гігроморф і трофоценоморф).

Конструкція екоморфічної матриці може змінюватися залежно від цілей дослідження та специфіки досліджуваного об'єкта. Пластичність підходу дозволяє застосовувати його для виконання різних завдань. Ключовим є дотримання принципів методу Акімова–Бельгарда для диференціації живих організмів на екологічні групи.

Автор вдячний своїм учителям А. П. Травлеєву, О. Ф. Пилипенку, В. О. Барсову, Г. М. Ганіну, А. М. Мисюрі, Ю. Б. Смирнову, зоологам О. М. Сумарокову, М. М. Ярошенку, О. В. Прокопенко, О. М. Кунах, О. Л. Пономаренку, О. В. Косьяненко, а також редактору В. Д. Маловик за допомогу й підтримку в роботі.

1 Вчення про консорції

1.1. Виникнення та розвиток учення про консорції

Як подальший розвиток уявлень про взаємодію організмів між собою і середовищем існування в межах біогеоценозу виникло вчення про консорцію. Біогеоценоз – це біокосна система, яка складається із косного середовища (екотопу) та організмів, які утворюють біоценоз (Сукачев, 1964). Взаємодія між біоценозом та екотопом супроводжується кругообігом хімічних елементів і потоком енергії (Царик, Царик, 2002).

Термін консорцій уперше був запропонований ботаніком Грізенбахом (1872 – цит. за Яхонтов, 1969) для позначання спільного існування синьо-зелених водоростей з деякими трав'янистими рослинами чи водоростей та грибів, що формують лишайники.

Елементарною одиницею функціональної структури біогеоценозу є консорція. Засновниками вчення про консорцію стали В. М. Беклемішев (1951) та Л. Г. Раменський (1952). У своїй роботі Беклемішев відзначав, що кожен організм входить до складу БГЦ не сам по собі, а в складі якого-небудь консорція (автор застосовує даний термін у чоловічому роді). Важливо відзначити, що коли суб'єктом екологічних взаємодій, на погляд цього дослідника, є особина, то як центр консорції визначається не популяція, а особина домінуючого виду (рослини чи тварини).

В. М. Беклемішев розглядає консорцію під час обговорення тієї групи зв'язків між організмами, яку він називає прямими топічними зв'язками типу 1-а. Під прямими топічними зв'язками вчений розуміє «створення однією видовою популяцією субстрату або середовища перебування, необхідних або хоча б сприятливих для життя іншої видової популяції». При цьому субстратом для насельника можуть служити: а) живе тіло організму – творця субстрату; б) його виділення; в) його мертві залишки; г) його спорудження. Таким чином, за В. М. Беклемішевим, консорція є сукупністю насельників живого тіла організму. Він пише: «За своїм поширенням у природі зв'язки типу 1-а – використання живого організму як субстрату для поселення іншого організму – незлічимі; огляд їх потребує цілого тому». Справді, кожен організм входить до складу біоценозу не сам по собі, а в складі якого-небудь консорцію, що складається з однієї особини виду – едифікатора консорцію й цілого ряду особин епібіонтів і ендобіонтів, що поселяються на тілі або в тілі едифікатора.

За В. М. Беклемішевим, консорція включає не популяції видів, а особини, кожен центральний вид консорції: едифікатор консорції за термінологією Беклемішева утворює в угрупованні стільки консорцій, скількима екземплярами він представлений. Консорція обмежена (за В. М. Беклемішевим) прямими топічними зв'язками з живим організмом, тому до складу консорції не входять організми, що харчуються мертвими едифікаторами, їхніми виділеннями й т. ін., хоча харчування органами й тканинами живого едифікатора консорції може мати місце, але не обов'язково (паразити харчуються його живими тканинами, а епіфіти – ні) (Воронов, 1974).

Е. М. Лавренком та Н. В. Дилісом (1968) був унесений ще один аспект у розуміння консорції, а саме що тільки популяція може виконувати функцію детермінанта. Завдяки працям М. І. Селіванова (1974), М. А. Голубця, Ю. М. Чернобая (1983) ці суперечності усунуто.

Сучасні погляди полягають у тому, що детермінантом консорції можуть бути як гетеротрофні, так і автотрофні організми. Консорції можна розділити на дві групи: гетеротрофно детерміновані та автотрофно детерміновані. Якщо ядром консорції є особина, то таку консорцію називають індивідуальною. Індивідуальні консорції об'єднують у популяційні або інші (видові, родові, біоморфні). За походженням консорції можуть бути первинними та вторинними, а за складом консортів (організмів, які пов'язані з детермінантом) – повно- і неповночленними (Царик, Царик, 2002).

Розглядаючи крім прямих і непрямих зв'язків різних типів – топічних, трофічних, фабричних і форичних, В. М. Беклемішев указує: «Розглянуті нами непрямі зв'язки являють окремих випадок більш широкого поняття – ланцюгових зв'язків». Він вважає, що дотепер щодо цього зверталася увага тільки на трофічні зв'язки – ланцюги харчування Д. Н. Кашкарова. Таким чином, ланцюгові зв'язки В. М. Беклемішев чітко відмежовує від консортивних (Воронов, 1974).

Важливою особливістю роботи В. М. Беклемішева є концепція біоценотичних зв'язків. У своїй роботі він виділив чотири типи подібного роду взаємодій: 1) трофічні (прямі й непрямі); 2) топічні (прямі й непрямі); 3) фабричні (прямі й непрямі); форичні (прямі й непрямі).

Л. Г. Раменський (1952) пропонує визначення консорції як «сукупність різнорідних організмів, тісно пов'язаних між собою у своїй життєдіяльності певною спільністю долі». Особливістю визначення є вказівка на спільну еволюцію (спільність долі) різнорідних організмів у складі консорції. Як приклад такої консорції автор наводить консорції деревних порід (ялина, береза, липа, дуб). На відміну від В. М. Беклемішева, Л. Г. Раменський вважав, що центром консорції може бути тільки автотрофна неепіфітна рослина. Також цей дослідник розглядав консорції під кутом взаємодій популяцій, тобто фактично заклав підвалини популяційного рівня дослідження консорцій.

Найчітше підкреслив характер міжпопуляційних відносин у своїй праці Е. М. Лавренко (1959). Він вважав консорцію сполученням популяції виду вищої рослини у даному рослинному угрупованні з пов'язаними з цією вищою рослиною популяціями нижчих рослин та тварин. Таким чином, у склад консорції цей дослідник не ввів мікроорганізми – деструктори мертвої речовини. Він також запропонував термін «консорція» замість «консорцій», який використовувався у роботі Беклемішева.

Відмінність в інтерпретації В. М. Беклемішева від поглядів Е. М. Лавренка полягає в тому, що перший автор розуміє консорцію як конкретну одиницю біоценозу (подібно поняттю фітоценозу в геоботаніці), а другий – як типологічну одиницю (подібно поняттю «асоціація» в геоботаніці).

Консорція визначається К. В. Арнольдї та Л. В. Арнольдї (1963) як угруповання синузального типу, яке демонструє наявність прямих зв'язків між організмами, як результат спільного історичного розвитку та їх пристосування одне до одного. Таким чином підтримується точка зору Раменського щодо досить вузького кола організмів, які беруть участь у консорції, а також про популяційний рівень взаємодії між організмами.

Л. В. Арнольдї та І. В. Борисова (1963) вважають, що тільки в межах одного біоценозу, тобто під впливом обмеженого, тривалий час більш або менш постійного набору супутніх видів можуть формуватися стійкі зв'язки центрального виду консорції та її компонентів.

Докладно розроблену методику вивчення консорції було запропоновано Л. В. Арнольдї зі співавторами (Арнольдї, 1960; Арнольдї, Лавренко, 1960; Арнольдї, Борисова, 1966; Арнольдї и др., 1969). Ця методика спрямована на вивчення консортивних зв'язків комах. У процесі досліджень визначалася специфіка консортів рідкісних і звичайних рослин різних таксонів.

Якщо основою консорції є вища рослина, яка є «енергетичним пристроєм біоценозу», то така консорція вважається головною. Основою другорядної консорції є ґрунтові гриби, водорості, бактерії, якщо вони не є компонентами головної консорції (Арнольдї, Лавренко, 1960).

Також було запропоновано основи класифікації консортів за їх просторовим розподілом та, частково, за участю у мероконсорціях окремих органів трав'янистих рослин степів Казахстану, дано характеристику зв'язків консортів із центральними видами. Оскільки коло організмів у консорції з погляду цих авторів досить вузьке, то і зв'язки не відрізнялися великою різноманітністю. Виділялися трофічні, механічні (епіфітизм) та симбіотичні зв'язки. Другий тип є фактично топічним зв'язком із центральним видом (Арнольди и др., 1969).

За основу при вивченні консортивних зв'язків безхребетних із рослинами у працях Л. В. Арнольді використовується життєва форма. Комахи розподіляються залежно від трофічної спеціалізації, місця, яке вони займають у ярусній структурі біоценозу. Екологічні особливості визначалися з урахуванням фази життєвого циклу (для личинкових та імагінальних стадій окремо). У межах ярусних екологічних груп визначаються відповідні трофічні режими членів консорцій.

У цей же час з'являються спроби класифікації консорцій за роллю їх центральних видів у формуванні рослинного покриву, а також за шириною спектра живлення консортів (Емельянов, 1961, 1965). А. Ф. Ємельянов у своїх працях розрізняє такі ступені консортивних зв'язків: 1 – консортивні зв'язки монофагів; 2 – вузьких олігофагів; 3 – широких олігофагів; 4 – поліфагів. Також він розрізняє консорції домінантів, асектаторів.

Класифікація консорцій І. Л. Селіванова (1968) враховує просторове розташування консортів, а також характер взаємодії з детермінантом консорції. Автор вважав, що консортами можна назвати тільки організми, безпосередньо пов'язані з автотрофом. Ця класифікація певною мірою дає змогу охарактеризувати також і хребетних тварин, що беруть участь у роботі консорції. Важливим аспектом цієї роботи стало також визначення основних напрямків у дослідженні консорцій: флористично-фауністичного, морфолого-структурного, функціонально-структурного, еколого-ценотичного, походження й еволюції консорцій.

В індивідуальній консорції відбувається елементарний акт біотичного кругообігу і перетворення енергії. Трансформації речовин та енергії в індивідуальній консорції досягаються завдяки двом процесам: синтезу речовин та енергії і деструкції мертвої органіки. Якщо перший процес залежить від біологічних особливостей детермінанта і діяльності консортів (паразитів, симбіонтів, фітофагів), то другий – переважно від роботи сапротрофів. Крім того, на рівні індивідуальної консорції відбувається взаємоадаптація детермінанта і консортів та зміна мікросередовища (Царик, Царик, 2002).

Ідея багатоступінчастості консортивних зв'язків була запропонована Б. А. Биковим (1967, 1970). Цей автор дійшов висновку про існування, крім консорцій автотрофних рослин, ще й консорцій з гетеротрофним ядром, які є складовими частинами більших консорцій автотрофних рослин. Такі консортивні угруповання належать до консорцій другого розряду. Важливим аспектом стало також описання принципів формування біогеоценозу із сукупності окремих популяцій та консорцій.

Б. А. Биковим була запропонована також класифікація консорцій. Ним виділялися такі класи:

- консорції автотрофних видів із підкласами:
 - консорції вищих рослин – домінантів рослинних угруповань суходолу;
 - великих водоростей – домінантів рослинного покриву морського шельфу;
- консорції геміавтотрофних рослин (зелені рослини, які мають елементи гетеротрофії, наприклад, комахоїдні);
- консорції гетеротрофів (у розумінні Бикова ними є великі організми, які домінують за біомасою, чисельністю та значенням у ценозах) із підкласами:
 - консорції морських рослиноїдних тварин (в основному фітопланктонофагів) та морських хижаків;
 - наземних тварин (фітофагів та поліфагів).

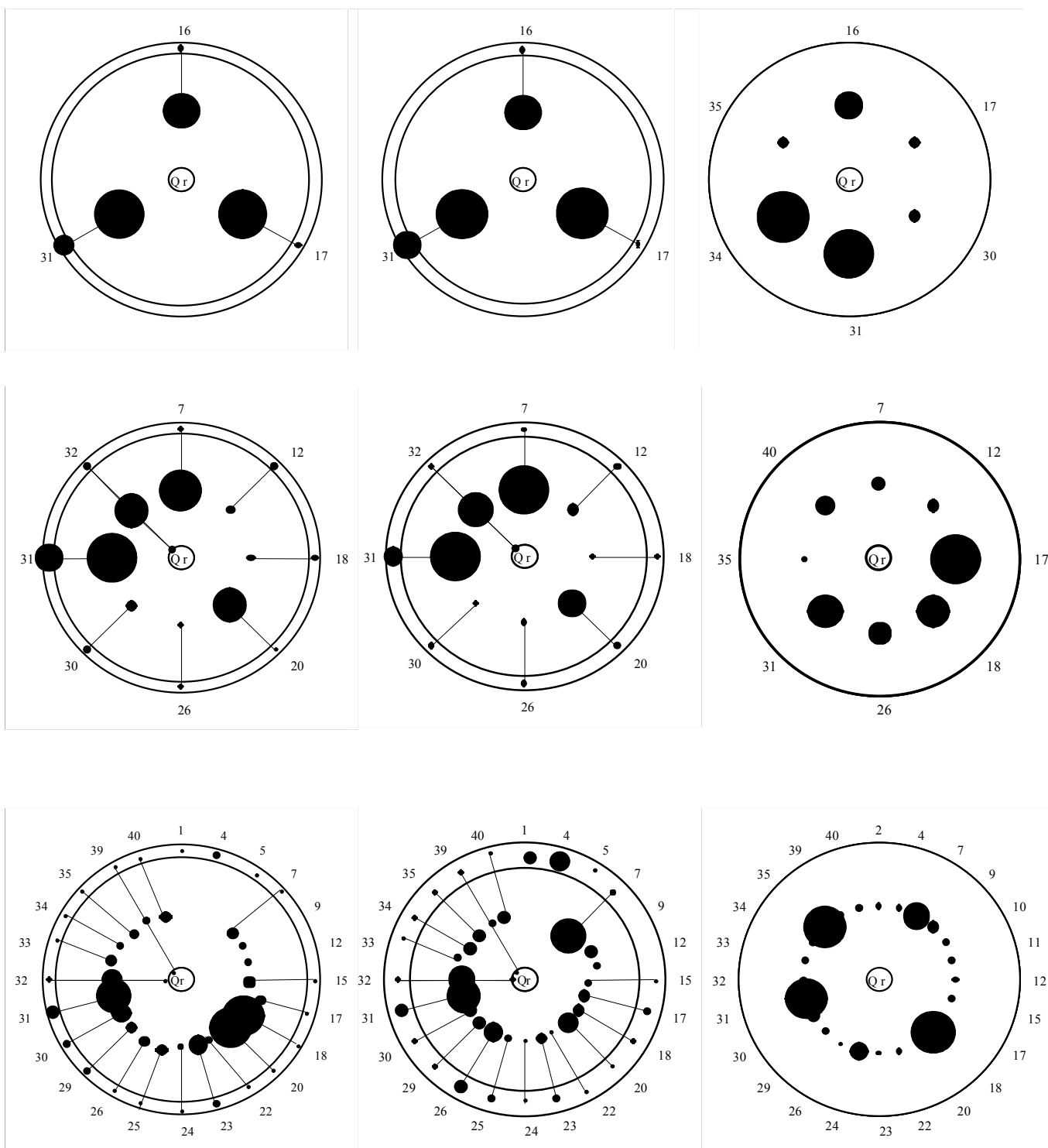


Рис. 1.1. Схеми консортивних зв'язків птахів із дубом звичайним за бюджетами часу та маси на один екземпляр автотрофа у літній період (Пономаренко, 2004):

- А – віргінільним – *v*;
- Б – молодим генеративним – *g1*;
- В – зрілим та старим генеративним – *g2-g3*;
- 1 – трофічних зв'язків за бюджетом часу;
- 2 – трофічних зв'язків за бюджетом маси;
- 3 – топічних зв'язків за бюджетом часу.

У межах кожного класу можна виділити відповідні форми та різновиди консорцій: 1) ендобіонтні трофічні (з різновидами: паразитичним, симбіотичним, екрисотрофним, сапротрофним); 2) ендобіонтні топічні (медіопатичні); 3) епібіонтні трофічні (паразитичні, симбіотичні, екрисотрофні, сапротрофні); 4) епібіонтні топічні (медіопатичні).

В. В. Мазінг (1966) і Т. А. Работнов (1969, 1970) вважають, що консорції являють собою ніби концентричні кола навколо центрального виду, яким є автотрофна неепіфітна вища рослина. Консорція, за В. В. Мазінгом, може бути представлена не обов'язково одним видом рослин, але групою близьких видів, наприклад сфагновими мохами. За Т. А. Работновим, до складу консорції слід включити й сапрофагів, оскільки між уживанням у їжу відмерлих частин живих рослин і мертвих, не пов'язаних із живими організмами залишків, принципової різниці немає.

В. В. Мазінг (1966) виділяє у складі консорції кілька концентрів, пропонуючи враховувати у складі консорції не тільки консортів I концентра, а й організми, які впливають на I концентр (II концентр). Мазінг вважав основою консорцій трофічні зв'язки. На його думку, організми II концентра, великою мірою впливаючи на консортів I концентра, впливають на центральний вид (ядро) консорції. За аналогією ним виділялися III і IV концентри. Цей підхід був використаний О. Л. Пономаренком (2004) для візуалізації консорцій птахів у дібровах Присамар'я (рис. 1.1). При цьому Мазінг підтримував думку про те, що центральним видом (ядром) консорції може бути тільки автотрофна неепіфітна рослина, оскільки вона є елементарною «енергетичною установкою» БГЦ.

Як основу консорції Мазінг розумів не окрему особину рослини, а її популяцію. Більш широке розуміння консорції, таким чином, було сформульоване В. В. Мазінгом у визначенні: «Консорцією називається сукупність усіх організмів, пов'язаних життєдіяльністю з певним видом з автотрофних, неепіфітних вищих рослин». Також цим автором було висвітлене питання про спільну еволюцію організмів, що належать до однієї консорції (Мазінг, 1970).

Консортивні відношення не можна зводити лише до ланцюга живлення. Трофічні взаємозв'язки властиві консорції, проте значна частина зв'язків є топічними, фабричними, форичними, а також медіопатичними (найменше вивчені) (Царик, Царик, 2002).

Важливий внесок у вчення про консорції зробив Т. А. Работнов (1965, 1969, 1970, 1973, 1974, 1976, 1979), який відзначав, що центром консорції можна вважати всяку автотрофну рослину (у тому числі водорості, лишайники). Він запропонував розрізняти центри живих рослин та їх відмерлих частин. Таким чином він виділяв консортивні зв'язки консументів та редуцентів. Завдяки його працям було звернено увагу на функції мікроорганізмів, що використовують прижиттєві виділення рослин (екристотрофи), а також важливий процес розкладання мертвої органічної речовини. Також Работновим було проаналізовано характер топічних зв'язків. Він розділяв такі типи топічних зв'язків як використання тіла автотрофа як субстрату для життя та середовищотвірну роль центрального виду консорції. Він також є автором однієї з перших оглядових праць, які акумулювали усі теоретичні розробки того часу (Rabotnov, 1972).

А. Г. Воронов (1974) висловив такі положення, відмінні від позиції В. В. Мазінга та Т. А. Работнова:

1. Кожна особина якого-небудь виду, що є центром, ядром консорції, має безліч консортивних зв'язків. Отже, кожний екземпляр якого-небудь виду рослин, що є центральним у наведеному вище сенсі, утворює консорцію (індивідуальну консорцію за Биковим). Однак уся повнота консортивних зв'язків даного виду може бути пізнана тільки на основі вивчення всіх особин даного виду, що утворюють популяцію в рамках певного біоценозу – його ценопопуляцію (що відповідає популяційній консорції у розумінні Бикова). Таким чином, консорцію можна розглядати й у індивідуальному та у типологічному планах. Індивідуальні консорції неповні, іноді однобічні, популяційні повно відбивають характер консортивних зв'язків даного виду у фітоценозі.

2. Як основоположники вчення про консорції, так і багато авторів, що практично працюють із консорціями, відзначали з більшою або меншою чіткістю, що консорція включає тільки прями зв'язки організмів, що належать до видів-консортів із центральним видом, який утворює ядро консорції. У цьому є глибокий зміст, тому що консорції повинні бути неоднозначні з іншими структурними, морфофункціональними одиницями біоценозу. Навряд чи є сенс створювати уявлення про консорції, якщо вони становлять явище того ж порядку, що й непрямі ланцюгові трофічні зв'язки між організмами, які лише включають, на відміну від трофічних ланцюгів, також зв'язки фабричні, форичні, топічні. Призначення поняття консорції, як вважає А. Г. Воронов, – показати, які й навколо яких організмів фокусуються комплекси прямо пов'язаних із ними й залежних від них тварин і рослин.

Екосистемний характер консорції був установлений М. А. Голубцем та Ю. М. Чернобаєм (1983). Ці дослідники особливу увагу приділили значенню навколишнього середовища у функціонуванні консорції. Відрив консорції від зовнішнього середовища спотворює уявлення про її структуру, призводить до вилучення з її складу організмів, що пов'язані з детермінантом не лише трофічно, а й топічно, форично чи фабрично. У консорції об'єднуються всі трофічні групи організмів: автотрофи, фітофаги, зоофаги, сапрофаги, некрофаги, копрофаги, редуценти, тобто в ній відбуваються всі біотичні процеси, властиві екологічним системам, починаючи від продукування фітомаси, її споживання і переміщення через усі відомі трофічні ланцюги й закінчуючи мінералізацією.

Консорцією є така сукупність особин різноманітних видів, у функціональному центрі якої міститься особина будь-якого автотрофного чи гетеротрофного виду, компоненти якої пов'язані з цим центром трофічно, топічно, фабрично або форично, і під впливом якої формується специфічне мікросередовище (Голубець, Чернобай, 1983).

Класифікація біогеоценозів на основі їх фізіономічної картини малоперспективна, хоча остання в окремих випадках буває й чітко позначеною. Біогеоценологічна класифікація повинна будуватися на ступені подібності процесу перетворення речовини й енергії (Сукачев, 1965), вона повинна бути типологічною, а не просторовою, – підкреслював Н. В. Тимофєєв-Ресовський (1961). При цьому не має значення склад видів, поєднаних свідомістю людини в біоценоз; ту саму роботу виконують особини різних видів. Потрібна характеристика їх діяльності (Зубков, 1996).

У біогеоценозі яскраво виражена мозаїчність у складі як рослинного покриву, так і тваринних угруповань. На її основі можна виділити незліченну кількість екосистем різного терміну життя, розміру, але наскільки ця редукція буде відповідати критерію цілісності системи за замкненістю кругообігу речовини, настільки вона й буде органічною (Зубков, 1996). Доки таких біо(гео)ценотичних систем у літературі визнано дві: парцела (горизонтальна синузія) та консорція Беклемішева (індивідуальна консорція). Остання не володіє біогеоценотичною повнотою зв'язків, включаючи взаємодію між кожним з консортонів із собі подібними із сусідніх консорцій, тобто при роботі з розрізненими консорціями не враховується внутрішньовидова конкуренція. Це стосується в першу чергу засновника консорції – рослини-едифікатора.

Консорція, як і екоїд Негрі, не може служити базою для утворення елементарної одиниці екосистемної структури. Такою основою може стати тільки група безпосередньо взаємодіючих рослин-продуцентів. Такою групою є ценокомірка Іпатова (1966). В. І. Василевич і В. С. Іпатов (1969) поширили уявлення про ценокомірку на всі організми. З автотрофною ценокоміркою тісно пов'язані численні гетеротрофи, поєднані взаєминами у свої ценокомірці. Сукупність косних компонентів і безпосередньо взаємодіючих між собою ценокомірок автотрофів, консументів і редуцентів, що відповідає поняттю про елементарну біогеоценотичну систему, названа «геоценоконсорцією», оскільки ці уявлення є розвитком поняття про консорцію як елементарну одиницю біогеоценозу (Зубков, 1996). Геоценоконсорції, трансресуючи своїми рослинними ценокомірками, утворюють початковий екосистемний

континуум, посилюваний перекриттям сусідніх або навіть віддалених ценоконсорцій ценокомірками рухливих гетеротрофів. Геоценоконсорція А. Ф. Зубкова (1996) близька за задумом, але не адекватна поняттям «ценекуля» Б. А. Бикова (1988) і «екоїд» Г. Негрі (Negri, 1954, цит. за Александрова, 1969). Останні два терміни-аналоги визначають ту ж саму взаємодію рослини (індивіда) з навколишнім середовищем (Зубков, 1996).

Геоценоконсорції – реальні відносно цілісні об'єкти біогеоценозу, з досить чіткими функціональними зв'язками між компонентами, що існують більший час, ніж особини, що їх складають. Вони мають деяку замкнутість біоценотичних процесів, що дозволяє здійснюватися в них мінімальному біогеохімічному кругообігу речовини.

Із ценоконсорцій складаються й парцели – проміжні за ступенем цілісності субсистеми біогеоценозу. Парцели втрачають функціональну визначеність зв'язків між частинами, наявну усередині геоценоконсорції, і не набувають ще цілісності стохастичної макробіосистеми – біогеоценозу (Зубков, 1996).

Часто функціональну структуру угруповання намагаються охарактеризувати в термінах взаємодій популяцій або видів – у поняттях, запозичених з інших концептуальних рядів. Популяція являє собою репродуктивну або генетико-статистичну, а вид – таксономічну одиницю. У загальному випадку ні популяція, ні тим більше вид не обмежені рамками одного угруповання, що відразу ж робить їх використання в моделях угруповань украй незручним.

Крім того, і популяція, і вид є членами певних концептуальних ієрархій, тому їх перенесення в біоценологію призводить до появи в ній також інших понять того ж ряду (Жерихин, 1994). У випадку виду, наприклад, це таксоцени – сукупності членів одного таксона в угрупованні. Тим часом таксоцен не має функціонально-екологічного змісту, і на некоректність його використання в біоценології неодноразово вказувалося (Арнольди, Арнольди, 1963; Жерихин, 1994).

В екології виду відповідає поняття фундаментальної ніші за Д. Хатчинсоном (1965) – гіпероб'єм в n -вимірному екологічному просторі, що може бути зайнятий видом і характеризується через екологічну функцію виду й межі його толерантності. Невизначено велику кількість вимірів ніші можна для простоти звести до трьох узагальнених: організації носія ніші, використовуваних ресурсів і лімітуючих факторів, нересурсної природи (умов). Якщо обмежити діапазон ресурсів і умов рамками одного угруповання, а діапазон організації – тією частиною виду, що входить у це угруповання (ценопопуляцією), то отриманий гіпероб'єм, укладений усередині фундаментальної ніші, буде характеризувати реалізовану нішу ценопопуляції (рис. 1. 2). Вона є природною й надзвичайно зручною елементарною одиницею структури функціональних моделей (Жерихин, 1994).

Ніші, поєднані певними типами зв'язків, утворюють великі функціональні підсистеми (блоки) угруповання. Як такі блоки виступають синузії (сукупність автотрофів, що подібним чином використовують той самий ресурс (Gams, 1918)), гільдії (аналогічна сукупність гетеротрофів (Root, 1973)), консорції (вся сукупність ніш, пов'язаних прямими зв'язками з однією й тією ж нішею – ядром консорції (Мазинг, 1966)), синузійні консорції (сукупність консорції членів однієї синузії), гільдійні консорції (те ж для членів однієї гільдії), трофічні мережі (сукупність ніш, поєднаних прямими трофічними зв'язками), трофічні рівні (сукупності ніш, що займають аналогічне положення в різних трофічних мережах), регуляторні блоки (сукупності ніш, поєднаних асиметричними за знаком зв'язками й здатних за рахунок цих зв'язків регулювати одна одну).

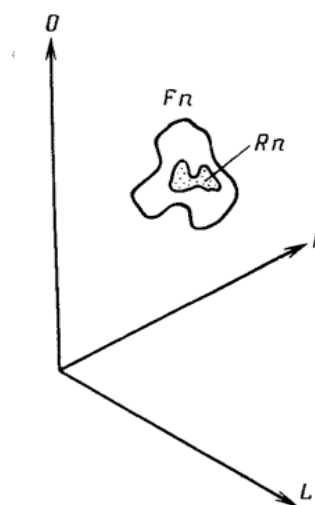
Кожна ніша входить одночасно в кілька функціональних блоків. Ніші в межах одного блоку можуть перекриватися, ступінь їх перекривання характеризує щільність їх упакування в блоці. У ньому можуть бути виділені також ніші домінуючих (ядерних) і підлеглих (сателітних) ценопопуляцій (Жерихин, 1994).

1.2. Консорції ґрунту: зоомікробіологічні комплекси

Сапротрофні консорції мають не безпосередній трофічний зв'язок із ядром – рослинним організмом, а через середовище спільного існування, тобто зв'язок цей топічний (Голубець, Чорнобай, 1983).

Особливу роль у функціонуванні детермінантів консорцій відіграють сапротрофні організми: нематоди, дощові черви, кліщі, личинки комах, багатоніжки. У більшості випадків усі вони (крім фітогельмінтів) пов'язані з детермінантом консорції топічними зв'язками. Їх функціональне значення полягає в тому, що вони беруть участь у деструкції мертвої органіки, а звільнені від неї елементи того ж року будуть використані для формування живої органічної маси детермінанта консорцій (Царик, Царик, 2002).

Рис. 1.2. Схема співвідношення фундаментальної (F_n) і реалізованої (R_n) ніші
(O – організація носія ніші, R – ресурси, L – лімітуючі фактори нересурсної природи)



У передньому відділі кишкового тракту сапрофагів та фітофагів відбувається інтенсивний розвиток у першу чергу звичайної ґрунтової мікрофлори, що також супроводжується розвитком і специфічної кишкової флори. У сапрофагів має місце скорочення кількості грибів та збільшення кількості бактерій. Подальший розвиток цієї тенденції спостерігається в екскрементах тварин. При перетравленні рослинних решток відбувається форсування мікробіологічної сукцесії, звичайної для ґрунтів та підстилок. Специфіка розвитку мікрофлори в кишковому тракті фітофагів пов'язана з інтенсивним розвитком целюлорозкладаючих бактерій.

Зоомікробіологічний ґрунтовий комплекс (ЗМК) – це особливий функціональний блок біогеоценозу, що має симбіотичну природу як наслідок взаємодії ґрунтових мікроорганізмів та тварин. Регулярний пасаж частки популяцій вільноживучих мікроорганізмів через тіла та екскременти тварин є важливою умовою підтримання популяцій мікроорганізмів у ландшафті.

Існування ядра консорції автотрофного організму також неможливе без діяльності деструкторів, які мінералізують мертву органічну речовину, продукують фізіологічно активні метаболіти, синтезують гумусові речовини. Живлення автотрофного організму – одна з передумов існування детермінанта, а отже, і консорції в цілому (Голубець, Чорнобай, 1983).

Функціонування ЗМК визначається шістьма ланками (рис. 1. 3). Вони перетворюють ту частину біологічного потоку речовин, що проходить через ЗМК, на найбільш форсований та керований механізмами регуляції.

1. Ланка управління кругообігом за допомогою пошуку найбільш ефективного для мінералізації об'єкта у фітомасі або мортмасі. Рух тварин у межах рослинних асоціацій не випадковий та хаотичний. Часто вони переміщуються в напрямку певних видів рослин. Вибірковість поїдання та перетравлення засновані на фізіологічній сумісності організму консумента та редуцента, а також здатності останнього до підтримання життєдіяльності тварин.

2. Ланка управління за допомогою розвитку синергічних зоомікробіотичних процесів при переробці живої та мертвої рослинної маси. Має місце фізіологічна ефективність засвоєння тільки малої частки корму, що поглинається безхребетними. Це проявляється в асиміляції тваринами переважно речовин, що легко засвоюються. Захват залишкових кількостей їжі становить основу розвитку мікроорганізмів. Цьому сприяє порушення целюлозних оболонок рослинних тканин щелепами тварин, що відкриває доступ мікроорганізмів до сполук азоту, які екрановані целюлозою.

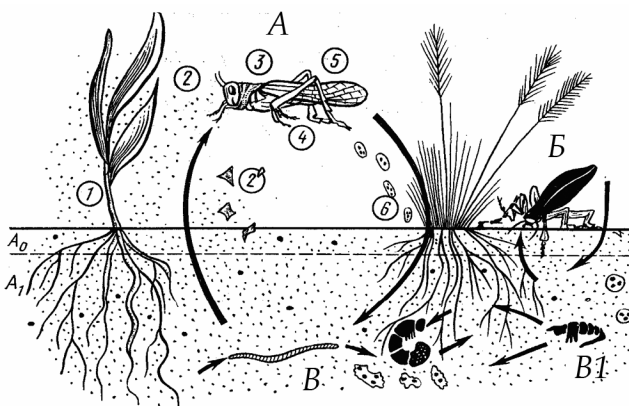


Рис. 1.3. Схема функціонування основних компонентів зоомікробіологічного комплексу (ЗМК) в степу (за Стебаєвим, 1984)

А – саранів; Б – жуки-чорниші;
В – кільчасті черви та личинки комах;
В₁ – ногохвістки; А₀ та А₁ – горизонти ґрунтового профілю;
1–6 – ланки функціонування ЗМК.

Достатній спектр ґрунтових мікроорганізмів разом із їжею отримують безхребетні-сапрофаги та фітофаги. Так створюються умови для початку функціонування особливої мікробіологічної гілки процесів розкладання та мінералізації фітомаси.

Сукцесійні зміни нормальної мікрофлори в процесі переробки кормової маси в кишковому тракті характеризуються збільшенням кількості флюоресцентів, пектинорозкладальних форм та, особливо, підвищенням співвідношення між числом мікроорганізмів, що розвиваються на КАА та МПА. Це співвідношення може розумітися як коефіцієнт мінералізації (КМ).

Фітофаги спричиняють збудження та активну реалізацію мікробіотичної сукцесії, що звичайно відбувається в підстильці та ґрунті, але в цих середовищах вона займає довгий час. Сапрофаги наближають сукцесію до фінальних стадій, але вже до тих, що звичайні в самому ґрунті. Тварини сприяють швидкому закінченню звичайної мікробіологічної сукцесії, що відбувається у профілі ґрунту.

3. Ланка управління кругообігом за допомогою корекції розвитку мікрофлори з боку популяційних та групових факторів. На активність ЗМК впливає статеві структура популяцій тварин. Різні статеві та вікові групи тварин відрізняються особливостями своєї екології. Тому часто спостерігається, що їх кишковий тракт різною мірою заселений мікрофлорою. Це обов'язково впливає на особливості ЗМК. Екологічний стан популяції є важливим чинником, що керує ЗМК. Чим вища чисельність безхребетних, тим вища загальна кількість мікроорганізмів в екскрементах тварин.

4. Ланка управління кругообігом завдяки підвищенню ефективності засвоєння рослинами кінцевих продуктів діяльності ЗМК здійснюється за допомогою синтезу в екскрементах біологічно активних речовин типу біотину, що стимулюють ріст та проростання рослин.

5. Ланка управління за допомогою корекції місця потрапляння екскрементів у ґрунт. Властивості екскрементів тварин через певний час зникають. Склад мікрофлори з часом після дефекації наближається до того, який є в навколишньому ґрунті. Тому важливим є місцезнаходження екскрецій. Діяльність фітофагів пов'язана з дерниною рослин, тому їх екскреції концентруються саме там. Вертикальні міграції великих сапрофагів забезпечують інокуляцію активної мікрофлори до глибоких шарів ґрунту. В ґрунті, позбавленому личинок комах чи інших безхребетних, мікробна активність дуже знижується.

Таким чином, гранули екскрементів, багаті на мікрофлору, органігени та біостимулятори росту рослин, безпосередньо спрямовуються тваринами до кореневих шийок рослин. Це, в свою чергу, повинно підвищувати ефективність відновлення біомаси рослин та активізувати приріст продукції.

6. Ланка управління строками потрапляння рослинного опаду в ґрунт. Це відбувається періодично в кінці вегетаційного періоду. Живлення мертвим опадом та підстилкою або живими тканинами рослин протягом вегетаційного періоду можна розглядати як зміну та корекцію строків попадання в ґрунт речовин, що містяться в рослинах. Ці речовини потрапляють у ґрунт тоді, коли вони найбільш потрібні вегетуючим рослинам, а умови найбільш сприятливі до розкладу та перетворення мертвих решток.

Зоомікробіологічний ґрунтовий комплекс – це продукт довгої коеволюції рослин, тварин та мікроорганізмів. Він забезпечує кооперацію цих організмів у використанні ресурсу, а також прискорене відновлення кругообігу органігенів та вертикальної міграції речовин у біогеоценозах.

1.3. Функціональне розмаїття тваринного населення ґрунту

У характеристиці функціональної розмаїтості фауни ґрунту першорядне значення надається таким процесам як організація трофічних ланцюгів, оцінка продуктивності за енергетичними та хімічними параметрами у кожній трофічній ланці (Покаржевський, Криволуцький, 1985; Faber, 1991; та ін.), визначення кормових раціонів тварин у природному реальному середовищі, перенесення і баланс елементів у харчових ланцюгах (Криволуцький, Покаржевський, 1990). Для цих цілей велику роль відіграє кількісне визначення трофічних взаємодій між тваринами і мікроорганізмами. Експериментально доведено, що накопичення екотоксикантів, особливо важких металів і радіонуклідів ґрунтовою мікрофауною і рядом груп мезофауни відбувається через трофічні взаємодії з грибами і мікрофлорою, а основною ланкою-нагромаджувачем – найчастіше виявляються гриби.

Вивільнення азоту і фосфору з опаду і споживання їх коренями рослин залежить насамперед від співвідношення процесів мінералізації й іммобілізації. Ґрунтові тварини в лісах помірної зони, очевидно, не беруть прямої участі в цих процесах, а значно впливають на рівень чистої мінералізації завдяки взаємодії з грибним і бактеріальним населенням. Ступінь цього впливу розрізняється як кількісно, так і якісно між основними групами ґрунтових тварин.

Мінералізація й іммобілізація біогенів – два нерозривно пов'язаних процеси, що незмінно беруть участь у розкладанні, у той час як катаболізм забезпечує енергію і поживні речовини, необхідні для підтримки, росту і розмноження сапротрофних організмів. Баланс між цими процесами (чиста мінералізація) визначає рівень постачання вищих рослин поживними речовинами і безпосередньо пов'язаний із доступністю того чи іншого елемента для організмів (грибів, бактерій і тварин), утягнених у розкладання органічного матеріалу. У визначенні кругообігу біогенів і екотоксикантів постійно доводиться мати на увазі взаємодію фауни і мікрофлори.

Мікробна біомаса і рівень дихання перевищують ці показники ґрунтової фауни на 1–2 порядки величин. Часто здається, що роль фауни (за винятком термітів і рийних дощових черв'яків) у ґрунтових процесах незначна. За останні роки, однак, усе більше визнається, що рівні мікробної активності – це сумарний ефект явищ, які відбуваються в мозаїчних, дуже варіабельних у просторі і часі біотопах підстилки, ґрунту і ризосфери. При подібному підході фауна, мабуть, впливає на ґрунтові процеси і побічно – сприяючи утворенню мікробіотопів (роздрібнення підстилки завдяки рийній діяльності, агрегація екскрементів), і прямо – живлячись грибами і бактеріями (Fenchel et al., 1976).

В експериментах із використанням лабораторних мікрокосмів, що містять проростки дерев, опад, ґрунт, багатоніжки і мікробний компонент, було показано, що тварини відіграють істотну роль у переміщенні ^{137}Cs з підстилки в рослини. Подібні результати отримані також для К і Mg. Додавання багатоніжок чи равликів до листового опаду, що розкладається, і поїдання ними мікрофлори знижувало мікробіальну іммобілізацію ^{137}Cs від 36 до 10,8% первісного вмісту в опаді. Закріплення N, P і K у мікробній біомасі було найвищим влітку і восени і низьким – навесні, у період максимального росту коренів. Переміщення поживних речовин у меншу за обсягом біомасу фауни в цей період було найактивнішим. Але надлишки поживних речовин стосовно потреб сапротрофів не неслися потоками ґрунтових вод, а посилено використовувалися коренями рослин. Ґрунтова фауна була представлена переважно мікрофагами і споживала 86% грибної продукції на цій ділянці.

Мікроартроподи живляться селективно грибами, і гнітюча дія такого виїдання може бути більш помітною, ніж для тварин, що живляться опадом.

Мокриці й багатоніжки можуть підсилювати мікробне дихання, але їх трофічна активність понад оптимальний рівень гнітить мікробну діяльність і приводить у результаті до великого зрушення у співвідношенні грибних і бактеріальних популяцій. Цей ефект, очевидно, пов'язаний з чутливістю грибних талонів до порушення їх цілісності і сприятливих умов у кишковокишковій сапротрофів для бактеріального росту.

Натрій і калій звичайно містяться в надлишку порівняно з потребами сапротрофів. Ці елементи присутні переважно у вигляді неорганічних іонів і швидко вилугуюються з опаду, що розкладається.

У лабораторних умовах рівень мікробної іммобілізації калію може досягати 80%.

Увесь азот і сірка, деяка кількість кальцію і більша частина фосфору, присутні в органічних сполуках залишків рослин і тварин, мобілізуються завдяки ферментативній активності. Наявність доступного азоту і фосфору лімітує вторинну продуктивність у ґрунті, точно так само, як вони лімітують первинну продуктивність у більшості природних наземних екосистем. Ці елементи дуже ефективно вилучаються із середовища мікроорганізмами і зберігаються в їхніх клітинах.

У ході розкладання органіки відношення C:N знижуються і мікробна біомаса являє собою їх комору. Теоретично азот не мобілізується доти, поки відношення C:N запасного комплексу не наблизиться до такого мікробних тканин (близько 10/20:1 залежно від виду й умов росту); подібні принципи лежать в основі вивільнення й інших поживних речовин, зв'язаних у мікробних тілах. У кислих органічних ґрунтах, таких, як під вересовими пустощами, у тундрі, хвойних лісах і гумусі типу мор під листяними лісами, співвідношення C:N в органічній речовині ґрунту може значно перевищувати граничну величину, при якій відбувається мінералізація азоту. Наступним процесом у кругообігу поживних речовин є вивільнення азоту з мікробних тканин, що відбувається під впливом абіотичних факторів (таких як заморожування–відтавання і зволоження–висихання), що мають місце в ґрунтах, підданих різким коливанням температури. Однак в умовах помірних зон більше значення мають біотичні процеси, хоча мікробний лізис і автоліз безсумнівно роблять свій внесок у кругообіг бактеріальних і грибних тканин.

Ґрунтова фауна може впливати на доступність неорганічного азоту трьома шляхами: посиленням мінералізації вуглецю, і, отже, зниженням співвідношення C:N в опаді; стимуляцією утворення мікробної біомаси чи її зменшенням; екскрецією азотних з'єднань (Anderson, 1975z, b 1978; Anderson et al., 1980; Ausmus et al., 1976).

Таким чином, ґрунтові тварини можуть підсилювати чи придушувати мікробну активність, по-різному впливати на бактеріальні і грибні популяції і прямо чи побічно впливати на надходження поживних речовин. Ці явища були спочатку продемонстровані в експериментах з опадом, але вони можуть бути віднесені і до природних умов, тому що біологічні процеси, включаючи мікоризну активність, пов'язані головним чином з верхнім, 5-сантиметровим шаром органічних ґрунтів. Вплив ґрунтових тварин на мікробні популяції і надходження поживних речовин може бути віднесений на рахунок діяльності головних функціональних груп фауни і структурних особливостей їх місцеперебувань – ґрунту і підстилки (Андерсон, Інсон, 1987).

Специфіка харчової активності мікрофауни (найпростіших і нематод), яка має малі розміри і короткий час існування генерацій, а також швидка реакція на зміни бактеріальної біомаси сприяють регуляції бактеріальних популяцій. Останні в мінеральних ґрунтах насамперед витримують енергетичні обмеження і мають середній час генерацій скоріше порядку днів, а не годин. Трофічна активність фауни може спричинити тимчасове порушення рівноваги між мінералізацією і грибною іммобілізацією, унаслідок чого мінеральний азот стає доступним кореням рослин.

Мікрофауна не робить істотного внеску в початкові процеси подрібнення підстилки в лісових ґрунтах, до того ж більшість колембол і кліщів не здатні прокладати ходи у ґрунті самостійно. Тому структура ґрунтових і підстилкових горизонтів впливає на доступність грибних гіф як джерела їжі.

Структура поверхневих шарів органічних ґрунтів (Anderson, 1978) змінює швидкість росту населення мікроартропод і впливає на мобілізацію поживних речовин за допомогою виїдання, проходження через кишечник і виділення; в експериментах вилуговування амонію підвищувалося. Трофічна активність мезофауни змінює характер цих взаємин завдяки подрібненню опадів, змінюючи фізичні умови росту грибів, а також баланс між грибами і бактеріальними популяціями.

У польових і лабораторних експериментах, де тим чи іншим способом видалялися ґрунтові тварини (дефаунізація ґрунтів), було показано, що удвічі скорочується швидкість розкладання опадів, інтенсивність ґрунтового дихання, деградує система прокладених тваринами галерей і ходів у ґрунті, змінюється механічний склад і водотривкість ґрунтів (Huhta et al., 1989; Wright et al., 1989).

Ґрунт являє собою складну трифазну систему, населену великою кількістю груп організмів. Трифазність і пов'язані з нею шпаруватість і агрегатний склад дають можливість одночасного існування й активності в ній різних груп організмів, іноді протилежних за вимогами до умов середовища. Так, для мікроорганізмів навіть окрема структурна гранула ґрунту забезпечує одночасну активність аеробних (на поверхні гранули) і анаеробних (усередині її) груп організмів. Цей аспект комплексів ґрунтових екосистем був докладно описаний Д. С. Коулманом, який запропонував ідею «педи» – організацію мікрочастинок непорушеного ґрунту в агрегати більшого розміру, що у мікоморфології ґрунтів є елементарною діагностуючою ґрунтовою структурою. У «педі» здійснюється взаємодія материнської породи, коренів і кореневих виділень, сорбованих на ґрунті мікроорганізмів, мікоризи, ґрунтових тварин, що живляться мікрофлорою, ґрунтового гумусу, тварин – споживачів коренів і гіфів грибів. Тут розвиваються ідеї «об'єднаного угруповання» мікронаселення ґрунтів, а також «швидких» циклів мінерального живлення рослин, регульованих ґрунтовою мікрофлорою, що збігається і з уявленнями про роль «мікробної ланки» у перетвореннях органічних речовин і енергії в ґрунтах (Криволуцкий, Покаржевский, 1986, 1988, 1990; Покаржевский та ін., 1984).

2 Екоморфи та морфоекологічні групи ґрунтових тварин

У ґрунті спостерігається широке різноманіття тварин, які відрізняються розмірами, живленням, місцем, яке вони займають у ґрунтовому профілі, ступенем зв'язку з ґрунтом та іншими екологічними властивостями. За ступенем зв'язку з ґрунтом можна розрізнити три основні групи: 1) геобіонти – мешкають у ґрунті все життя; 2) геофіли – певна частина життєвого циклу обов'язково здійснюється у ґрунті; 3) геоксени – випадкові мешканці ґрунту, або користуються ґрунтом тільки як сховищем.

Для зручності вивчення у ґрунтовій зоології прийнята розмірна класифікація тварин, за якою окремі групи відрізняються способами використання середовища.

Мікроскопічні одноклітинні організми об'єднано під загальною назвою «еумікрофауна» або «нанофауна». Термін «мікрофауна» означає розмірну групу, до якої належать мікроартроподи – кліщі та колемболи, а також деякі черви – нематоди та енхітреїди. Великі ґрунтові безхребетні відносяться до мезофауни, а хребетні – до макрофауни (або мегафауна). Таким чином, розрізняють нанофауну (тварини розміром до 0,2 мм), мікрофауну (0,1–2 мм), мезофауну (від кількох міліметрів до кількох сантиметрів) та макрофауну (великі форми безхребетних та всі ґрунтові хребетні тварини). Розмірна класифікація має екологічний зміст. Ґрунт – складна трифазна полідисперсна система, яка складається з твердої, рідкої та газової фаз. Залежно від розмірів тіла тварини це середовище сприймають та використовують по-різному як місце існування.

Багато тварин (коловертки, найпростіші, тихохідки, гастротрихи та нематоди) мешкають у найтонших плівках води на твердих частках ґрунту (так звані геогідробіонти). Це малі форми педобіонтів фізіологічно водних тварин. У більш вологих ґрунтах або при більш вологій погоді вони мають змогу активно пересуватися у краплях води, а в сухих ґрунтах прилипають до ґрунтових часток завдяки силам поверхневого тяжіння. Вони мають сплюснену та подовжену форму тіла і дуже малі, часто в десяток разів менші за близьких їм мешканців прісних вод. Ці форми дихають киснем, розчиненим у воді. До дефіциту вологи пристосовуються за допомогою формування цист або коконів.

Іншу частину тваринного населення ґрунту утворюють мешканці його повітряного середовища. Вони дихають киснем із повітря. До цих, так званих геоатмобіонтів, відносять більшість комах, павукоподібних, ракоподібних, багатоніжок, молюсків, стоніг, рептилій, амфібій та ссавців, що мешкають у ґрунті.

Одна з частин цієї групи ґрунтових тварин має розміри менші, ніж відстань між частками ґрунту. Це кліщі, симфіли, протури, колемболи та деякі групи вищих комах. Вони пересуваються в порожнинах та у ходах між частками ґрунту, як по якому завгодно іншому твердому субстрату. Від дотику до капілярної води вони захищені покривом, що не змочується. У випадку заповнення ходів водою ці тварини опиняються у повітряному міхурцеві.

2.1. Екологічні особливості геогідробіонтів, що впливають на їх консортивну роль

Найпростіші (Protozoa) відіграють важливу роль у природних процесах. В умовах нормального зволоження ґрунту найпростіші активні: вони живляться, пересуваються, виділяють у навколишнє середовище продукти життєдіяльності, розмножуються. Видовий склад ґрунтових найпростіших різноманітний, але вивчений ще недостатньо. Протозойна фауна складається головним чином із малих фізіологічно стійких амеб, джгутиконосців та інфузорій, здатних протистояти завдяки інцистуванню, або іншим чином, таким крайнім діям тепла та холоду, як висихання та надмірне зволоження ґрунту, аерації та анаеробіозу. Компоненти ґрунтових біогеоценозів – найпростіші – є водними формами. Умови існування у ґрунті мають проміжний характер між водним середовищем та існуванням на суходолі. Система малих порожнин забезпечує надходження води та повітря до ґрунту. Гравітаційна, капілярна, а також плівкова вода створюють своєрідні мікрководоймища, що власне є місцем існування протистів навіть під час засухи. Умови існування в цих обмежених життєвих просторах, пересування у вузьких проміжґрунтових щілинах, значна відмінність ґрунтової води від наземної (знижена точка замерзання, інший хімічний та газовий склад, ґрунтові колоїди) характеризують своєрідність ґрунту як середовища існування найпростіших, визначають особливості їх морфології та структуру ценозів.

Особливості існування в ґрунті, у плівках води на поверхні ґрунтових часток, сольовий, газовий, окисно-відновний та температурний режими впливають на будову, фізіологію та екологічні властивості найпростіших. Зовнішньою демонстрацією специфічності ґрунтових найпростіших є їх малі розміри, які в 5–10 разів менші за розміри відповідних видів у водних екосистемах.

Поряд з амфібіонтами, що мешкають як у ґрунті, так і у водному середовищі, у ґрунті можуть бути знайдені специфічно ґрунтові форми. Серед останніх переважну кількість складають Mastigophora. Понад 15% ґрунтових форм зустрічаються тільки в ґрунті, а більше ніж 25% прісноводних форм добре пристосовуються до життя у ґрунті.

Кількість найпростіших змінюється в значних межах залежно від температури, вологості, присутності органічних речовин та ступеня їх розкладення, рН, механічного складу ґрунту та інших чинників. Щільність населення найпростіших у ґрунті є прикладом найбільшої щільності серед педобіоти, поступаючись тільки щільності бактерій. Різні види ґрунтових інфузорій, джгутиконосців та амеб у лабораторних умовах мешкають у досить широких межах (рН 3,5–9,75).

За несприятливих умов ґрунтові найпростіші інцистуються. Цисти стійкі до впливу ферментів, високих температур та антисептиків. Під захистом цист протисти здатні витримувати значне засолення ґрунтів навіть протягом десятиріч. Вегетативні стадії також можуть існувати при високих концентраціях солей.

Протисти в багатьох випадках відіграють роль як регулятори чисельності, складу та фізіологічної активності мікронаселення ґрунту. Їх діяльність тісно пов'язана з родючістю ґрунту. Вони стимулюють фізіологічну активність популяцій ґрунтових мікроорганізмів та використовують як їжу багато видів бактерій та дріжджів.

Більшість ґрунтових Rhizopoda, Ciliata, багато з Mastigophora є консументами бактеріофлори. При цьому вони виконують селекційну роль, тому що віддають перевагу окремим фізіологічним групам або видам останніх.

Існує певний зв'язок найпростіших із грибним населенням ґрунту. Спори та гіфи не є трофічним матеріалом для найпростіших. Метаболіти ґрунтових грибів *Penicilium*, *Aspergillus* мають протистоцидну дію. Деякі види ґрунтових протистів протидіють росту грибів, окремі

з котрих є патогенними для рослин. Мікрофлора ґрунту впливає на найпростіших. Екзотоксини деяких ґрунтових грибів і актиноміцетів, наприклад, *Penicillium cyclopium*, *Actinomyces levoris*, володіють протистотцидними властивостями. Найбільшу стійкість проти екзотоксинів виявили ґрунтові інфузорії *Colpoda fastigata*. У ґрунті формуються популяції найпростіших, стійких відносно біологічно активних метаболітів мікрофлори (Гельцер, 1964, 1967).

Protozoa беруть активну участь у біохімічних процесах у ґрунті. Протисти активно розкладають органічні продукти, змінюють дисперсність ґрунту, активізують біологічну фіксацію азоту, амоніфікацію, розкладення целюлози, а також беруть активну участь у підзолотвірному процесі.

Голі амеби

Було описано близько 60 видів голих амеб, що зустрічаються у ґрунті (Page, 1976). Дуже ймовірно, що це тільки маленька частка видів, справді представлених у ґрунтах. Голі амеби не є монофілетичним комплексом та належать до кількох таксономічних груп, яким властиві різні екологічні характеристики. Багато з ґрунтових протозоологів розглядають голих амеб як найважливішу групу ґрунтових найпростіших тому, що часто вони досягають дуже великої кількості у ґрунтах – 2000–2000000 особин на 1 г сухої ваги ґрунтів. Більшість ґрунтових амеб мають дуже малі розміри (до 30 мкм) та міцно прикріплюються до ґрунтових часток, тому не можуть бути підраховані у простих ґрунтових суспензіях. Багато з відомих голих амеб живляться бактеріями. Своїми маленькими та еластичними псевдоподіями амеби мають змогу дослідити мікропори діаметром близько 1 мкм (Foster, Dormaar, 1991). Але ж серед голих амеб існує також багато мікофагів. Деякі з них живляться шляхом перфораційного лізису та формують дискретні порожнини від 0,2 до 6 мкм діаметром у клітинній стінці грибів, подібно до грибоїдних в'їчастих (Old, Chakraborty, 1986; Foissner, 1987a). Існують докази, одержані в процесі експерименту у мікрокосмі, що така активність найпростіших може значно зменшити рівень інокуляції рослин патогенними грибами в ґрунті (Old, Chakraborty, 1986).

Черепашкові амеби

Ця група обіймає амебоподібних тварин із раковиною, яка може бути або продукowana власне клітиною та інкрустована частками з навколишнього середовища (ідіосоми), або повністю сформована з часток неживого походження (ксеносоми). Зараз відомо, що черепашкові амеби меншою мірою є біфілетичними: філозні форми, що є носіями ідіосом, належать до класу Rhizopoda (наприклад, Euglypha), в той час лобозні форми є носіями ксеносом та належать до класу Amoebozoa (наприклад, Difflugia) (Cavalier-Smith, 1997). Це відповідає чіткій різниці аутокології філозних та лобозних тестацій. Близько 300 видів та багато варієтетів черепашкових амеб було знайдено в наземних екосистемах (Bonnet, 1964; Chardez and Lambert, 1981; Foissner, 1987).

Черепашкові корененіжки (*Testacida*), що населяють ґрунт, є іммігрантами з водного середовища і фізіологічно залишаються водними організмами. Утворення особливого екологічного угруповання тестацій, що мешкають у ґрунті, стало результатом поступового освоєння водними формами прибережної рослинності (фауна перифітону) та їх проникнення в не пов'язаний безпосередньо з водоймами моховий покрив під кронами дерев (Догель, 1951; Гиляров, 1965; Schonborn, 1968).

Черепашкові амеби є дуже корисними індикаторними організмами у широкому колі наземних екосистем не тільки завдяки тому, що їх можна легше підрахувати, ніж інші групи найпростіших, а й тому, що сягають значних рівнів кількості у ґрунтах. Крім того, серед них спостерігається значне видове та екологічне різноманіття. Уздовж ґрунтового профілю від-

бувається певна зміна видів та форм черепашкових амеб, тому ця група найпростіших може свідчити про зміни багатьох чинників живої та неживої природи.

Джгутикові

Близько 260 видів джгутикових найпростіших описано з ґрунтів земної кулі, багато з яких було знайдено в прісноводних або копрозойних біотопах (Foissner, 1991). Але при подальшому вивченні ґрунтових джгутикових частіше знаходяться специфічні ґрунтові форми, ніж амфібіонти, а це свідчить, що реальна кількість цих ґрунтових найпростіших значно більша (Foissner, 1993; Verhagen та ін., 1994; Ekelund, Patterson, 1997). Як і амеби, джгутикові є поліфліетичною групою, яка демонструє широку амплітуду морфологічних та екологічних властивостей. Велика кількість амеб та джгутикових (від 0 до 10^6 на 1 г ґрунту) та їх короткий час генерації (звичайно менший ніж 5 годин у лабораторних умовах) дозволяють розглядати цих найпростіших як найважливіші групи ґрунтових протозоа.

Ґрунтові джгутикові мають деякі спільні риси з амебами. Вони живляться бактеріями, багато з них мають дуже малі розміри (до 20 мкм), їм властива еластичність амеб, що дозволяє мешкати в дуже маленьких порах, де крупніші тварини відсутні.

Війчасті

Війчасті найпростіші включають гетероеукаріотичні організми, які мають макронуклеус та мікронуклеус різних розмірів, що виконують різні функції, але перебувають в межах однієї цитоплазми. Макронуклеус, звичайно поліплоїдний, поділяється амітотично під час безстатевого розмноження та контролює соматичні функції (тобто синтез РНК). Диплоїдний мікронуклеус активний тільки під час статевого розмноження (кон'югація). Розмаїття війчастих у наземних екосистемах дуже велике, деє близько 2000 видів, із яких 70% ще не були описані (Foissner, 1997, 1998). Ґрунтові інфузорії живляться бактеріями, грибами, або є хижаками. Міцетофаги серед інфузорій дуже властиві для наземних екосистем. Деякі війчасті є анаеробними тваринами, тому є хорошими індикаторами кисневого режиму ґрунтів.

Ґрунтові війчасті мають певний вертикальний розподіл, що повинно братись до уваги при використанні цих найпростіших як біоіндикаторів. На противагу черепашковим амебам, значна кількість інфузорій зустрічається переважно у лісовій підстилці, де щільність цієї групи тварин може сягати до 10000 екземплярів на 1 г ґрунту. В гумусових та мінеральних шарах активні інфузорії дуже рідкісні, але там можна зустріти багато цист. Тому переважно біоіндикаційні дослідження з участю ґрунтових інфузорій обмежені тими екосистемами, де є добре розвинений підстилковий шар, тобто у лісах. Війчасті можуть бути також інформативним індикатором рівня процесів відновлення підстилки у порушених екосистемах.

Споровики

Ця група найпростіших, що містить лише паразитичні форми, досить рідко використовується як об'єкт біоіндикації. Але сучасні дослідження свідчать про досить значні можливості споровиків для біоіндикації. Так, у дощових черв'яків значно підвищується рівень зараження моноцистидними грегаринами в умовах забруднення ґрунту (Pizl, 1985). Подібне спостерігалось в умовах узбіччя автомобільної дороги, сильно забрудненої важкими металами (Pizl, Sterzynska, 1991). В районах, значно забруднених опадами з високим вмістом SO_2 , відбувається підвищена інфекція ґрунтових безхребетних паразитичними найпростішими – грегаринами, кокцидіями, мікроспоридіями (Puggini, 1985). Ці дані свідчать про те, що найпростіші можуть відігравати значну роль у регулюванні чисельності ґрунтових безхребетних.

Еколого-морфологічні особливості черепашкових амеб та їх індикаційні властивості

Найбільше розповсюджена форма черепашки в перифітоні – клиноподібна, пристосована для проникнення у сплетіння водоростей, а також дископодібна, яка «ширяє» у товщі води. Амеби з черепашками подібної будови можуть використовувати як життєвий простір і тонку водяну плівку на опалому листі лісової підстилки. При зниженні вологості найбільш пластичні види, які володіють великим резервом ознак та утворюють модифікації (поступове утворення опуклого склепіння та перехід до глобоїдної форми черепашки), мають селективну перевагу в умовах ґрунту (преадаптації). П. Фольц (Volz, 1929) розглядає фауну тестацид, що живуть у ґрунті, саме як збіднену фауну торфовищ, що значною мірою відповідає фауні лісових мохів. Бонне (Bonnet, 1961), відзначаючи подібність населення мохів і ґрунтів і присутність загальних компонентів у ґрунтах, де мохи відсутні, припускає можливість зворотного впливу.

Імовірно, істотну роль в еволюції ґрунтового комплексу тестацид зіграли і мешканці інтерстиціалів берегів рік (псамон) з перемінним режимом вологості (Догель, 1951).

В. Шенборн (1971) розташовує біотопи, у яких живуть черепашкові амеби, у вигляді послідовного ряду – водна рослинність, сфагнові й листостеблові мохи (і підстилка ґрунту), донні відкладення водойм і, нарешті, гумусовий горизонт ґрунту. Цей ряд характеризується збільшенням «інформативності» (більш жорсткими умовами існування), яким задовольняє все менша кількість життєвих форм. Чим жорсткіші вимоги пред'являє середовище, тим чіткішими стають адаптації до нього, які чітко виражені в гумусовому горизонті, де основним керівним фактором є кількість доступної вологи. Не дивно тому, що багато видів, родів і навіть родин черепашкових амеб, характерних для інших біотопів, у ґрунті не зустрічаються.

У корененіжок, що живуть у ґрунтах (особливо в більш глибоких їх горизонтах), екстремальні умови середовища визначають наявність адаптацій, спрямованих на можливість пересування й захист від висихання. Ці адаптації стосуються морфології черепашки, причому головні тенденції – придбання двосторонньої симетрії і диференціювання початку устя, що ізолює його (псевдостом) від зовнішнього середовища. У найпростішому випадку (*Cochliopodium*) раковинка являє собою тонку оболонку – похідне плазмалеми, здатну деформуватися, забезпечуючи організму пластичність і зручність пересування між ґрунтовими частками. Черепашка *Arcella* також одношарова і цілком складається з органічної речовини білкової природи. Однак вона вже «тверда» і має всі характерні риси раковинки. Черепашки видів із покриттям з мінеральних часток у водному середовищі і на рослинності практично складаються з одного шару і являють собою органічну цементуючу речовину з розкиданими на ньому окремими ксеносомами (*Centropyxis aculeata*). У донних відкладеннях і в ґрунті ксеносоми, щільно зцементовані органічною речовиною, становлять суцільний міцний покрив (*Centropyxis sylvatica* та ін.). У корененіжок, черепашки яких покриті ідіосомами, вони щільно прилягають одна до іншої у вигляді мініатюрного панцира, також стійкого до тиску ґрунтових часток (*Tracheleuglypha*, *Euglypha* і ін.).

Своєрідність ґрунту як системи дрібних порожнин призвела до значного зменшення розмірів тестацид порівняно з мешканцями водного середовища, що властиво і всім іншим групам найпростіших (Бродський, 1935). Досліди вмісту неводних видів у водному середовищі показують збільшення розмірів черепашки в умовах надлишкового зволоження (Heal, 1963). Крупні види тестацид, наприклад великі дифлюгії розміром 200 мкм і більше, ґрунтовій фауні не властиві і можуть бути лише випадково привнесені з інших середовищ існування; середні розміри форм, що мешкають у ґрунті – порядку 60 мкм (Stout, Heal, 1967).

Морфологія черепашок перебуває в тісному зв'язку з властивостями біотопу (Deflandre, 1937), і зокрема, рівнем запасу вологи (Bonnet, 1964). Раковинки тестацид, що мешкають у ґрунті, відрізняються простотою форми. Зовнішні виступи (голки, шипи), що сприяють ширянню у воді чи фіксації на рослинності, тут відсутні або розвинені слабо

(Bonnet, 1961). Д. Шарде і Ж. Леклерк (Chardez, Leclercq, 1963) відзначають морфологічні варіації в *Euglypha strigosa* залежно від умов: на зануреній рослинності живуть *E. strigosa*, *E. strigosa* v. *heterospina* з голками на раковинці, у ґрунті – *E. strigosa* f. *glabra*, позбавлена голок. У проміжному середовищі (сфагнуми, мохи) розмір голок зменшується (*E. strigosa* v. *muscorum*). Види роду *Centropyxis* у воді та мохах мають раковинку з декількома «ріжками» на апікальному кінці (*C. aculeata*), а у ґрунті й донних відкладеннях іноді замінені близькими видами без придатків (*C. ecornis*), або ці вирости скорочені до 1–2 незначних виступів. М. Штепанек (Stepanek, 1952) відзначає, що морфологія раковинок *Diffflugia* і *Lesquereusia* залежить від природи субстрату. Будівельний матеріал раковинки також може варіювати: форма й розмір ідіосом, наприклад, залежать від кормових об'єктів амеб (Schonborn, 1966).

Найбільшу роль у заселенні черепашковими амебами мінеральних шарів ґрунту зіграло формування сплющеної вентральної поверхні («підшви»). Це сплющення особливо виражене у форм, що досягають 45 мкм і більше. Дрібні форми (20–45 мкм), звичайно сплющені або клиноподібні, цілком містяться в плівці води й менше залежать від гідрорежиму.

Корененіжка з плоскою підшвою «обтікає» субстрат подібно моллюску. Ектоплазматична пластинка (вентральний валик), виділювана між часткою ґрунту й підшвою, забезпечує плазуючий рух. Коли амеба нерухома, слизуватий секрет щільно фіксує її на частці, що запобігає зневоднюванню навіть при висиханні середовища, при цьому розчинені чи ті, що перебувають у стані суспензії у воді речовини також сприяють фіксації. Подібні спостереження над типовим ґрунтовим видом *Plagiopyxis minuta* описані Бонне (Bonnet, 1960).

Істотні розходження між комплексами черепашкових амеб з водного і ґрунтового середовищ існування стосуються розташування й будови устя. Загальним для населення ґрунтів є перевага форм із тенденцією до зменшення устя й ізоляції його від зовнішнього середовища. Поява раковинок із більш вузьким псевдостомом серед клиноподібних і сплюснутих форм у водному середовищі – ознака індиферентна. У ґрунті ж він одержує селективну перевагу, тому що зменшує можливість висихання найпростішого. У водних біотопах ступінь виразності такої організації набагато слабший. Так, акростом – устя, розташоване термінально і широко представлене у мешканців проточної води (дифлюгії), в ґрунті зустрічається в основному у дрібних форм (*Tracheleuglypha*). Частіше воно трансформується в акростом щілиноподібний (*Euglypha*, *Nebela*) при латеральному стискуванні раковинки (Bonnet, 1964; Schonborn, 1968; Couteaux, 1972).

Зменшення розмірів устя (мікростомія) спостерігається як у радіально-симетричних форм (*Arcella arenaria*), так і у форм з аксіальною симетрією (*Tracheleuglypha acolla* f. *stenostoma*, *Assulina muscorum* v. *stenostoma*). У представників роду *Cyclopyxis* можна спостерігати різні ступені зменшення й поглиблення устя усередину раковинки. У *C. eurystoma* устя досить велике, округле (евристом), розташоване в центрі черевної поверхні і поглиблене (інвагіноване) дуже слабко; глибина інвагінації в *C. puteus* досягає половини висоти раковинки. Величина устя зменшується різного роду виступами в його основі (*C. impressa*, *C. lobostoma*). Інвагінація властива також роду *Trigonopyxis* з лопатевою формою устя. Мікростомія спостерігається в багатьох облігатно-ґрунтових видів (*Geamphorella lucida*, *Geopyxella sylvicola*).

Ізоляція устя від зовнішнього середовища й створення буферного простору між організмом і атмосферою йде шляхом розвитку плагіостомії («косий рот») і криптостомії («схований рот»).

У плагіостомних форм устя зміщене по вентральній поверхні до її краю, що призводить до утворення переднього й заднього кінців раковинки (білатеральна симетрія). Передній кінець, що несе устя, сплющується; у задньому, більш крупному за об'ємом («черевце»), міститься основна маса цитоплазми. Подібна тенденція майже непомітна у *Centropyxis plagiostoma*. В інших центропксид устя поглиблюється за рахунок утворення біля нього лійки; спинний бік черепашки оточує устя чи валиком нависає у вигляді більш-менш виражено-

го козирка (плагіостомія з козирком), прикриваючи його від засмічення і запобігаючи випаровуванню. Подібна будова раковинки характерна для таксономічно віддалених груп (конвергенція): для представників підряду Testacealobosa і підряду Testaceafilosa. У *Trinema*, *Corythion* букальний отвір, крім того, звужений рядами виступаючих зубців. Величина козирка варіює в окремих видів, досягаючи найбільших розмірів у тестаїд, що живуть у примітивних ґрунтах із різко мінливим режимом вологості (Bonnet, 1964; Chardez, 1969).

Розвиток криптостомії можна простежити в представників родини Plagiopyxidae. Вона спостерігається також у деяких Centropuxidae (*Centropuxis cryptostoma*), що, однак, не вказує на споріднення цих родин, а також є результатом конвергенції. Устя криптостомних раковинок звужується до щілиноподібного, неправильно-зубцюватого; при звисанні дорзальної поверхні утворюється криптостомія з козирком. Збільшення ступеня криптостомії простежується в ряді видів роду *Plagiopyxis*: у *P. penardi* вона ще практично відсутня, у *P. declivis* v. *oblonga* виражена значно чіткіше і, нарешті, у *P. callida* являє собою приклад типової криптостомії – вентральна стінка проникає глибоко усередину раковинки, утворює довге переддвер'я, наприкінці якого міститься устя (Bonnet, Thomas, 1955).

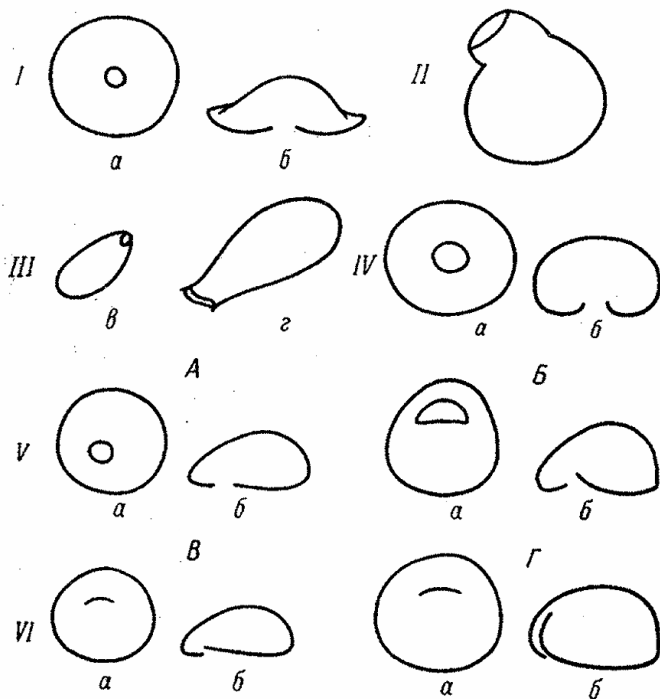


Рис. 2.1. Схема морфотипів раковинок Testacida (за: Bonnet, 1975)

a – у плані, *б* – у профіль. I – сплющено-дископодібний тип (*Arcella*), II – дугоподібний трахелостом (*Lesquereusia*); III – акростомія; *в* – без латерального стиску (*Tracheleuglypha*), *г* – з латеральним стиском (*Nebela*); IV – сплющена вентральна «підшва» (*Cyclopyxis*); V: A – плагіостомія проста (*Centropuxis plagiostema*), B – плагіостомія з козирком (*Centropuxis sylvatica*); VI: B – криптостомія проста (*Plagiopyxis minuta*), Г – криптостомія з козирком (*Plagiopyxis callida*)

Криптостомія може виникати й іншими шляхами – у *Bullinularia* (Centropuxidae), наприклад, протилежні краї еліптичного устя можуть поступово перекривати один одного, надаючи отвору характерної для *Bullinularia* форми вісімки (Bonnet, 1975). Плівка води під дією капілярних сил утягується в подібно влаштовану раковинку, і корененіжка одержує можливість використовувати плівкову вологу, яка практично постійно присутня у ґрунті навіть у період посухи. Види, що мають таку будову, досягають великих розмірів і значно поширені в гумусовому горизонті ґрунтів (Schonborn, 1967).

В. Шенборн (Schonborn, 1966) відносить усі плагіостомні й криптостомні види до справжніх геобіонтів, причому криптостомія, як найбільший ступінь пристосованості, є результатом впливу середовища й досягає свого повного розвитку саме в ґрунті. У воді криптостомія якщо і зустрічається (*Plagiopyxis callida*), то виражена слабше (Thomas, 1958). Можливо, вузькість псевдостома і наявні виступи служать, крім усього, засобом захисту від хижаків.

Плагіостомію й криптостомію можна розглядати також як адаптацію до фіксованого способу життя чи принаймні до обмеженого переміщення (Bonnet, Thomas, 1955).

У представників родин Distomatoruxidae і Lamtoruxidae раковинка, що нагадує зовні *Cyclopyxis puteus*, має букальний отвір, який глибоко вдається усередину та закінчується у раковині власне псевдостомом. Найскладніша морфологія цього відділу (диплостом) у *Distomatoruxis couillardii*: переддвер'я має постійну внутрішню діафрагму зі складною кістяковою системою, що зміцнює вестибулярну область. У *Lamtoruxis callistoma* отвір переддвер'я перекривають 4 (іноді більше) хрестоподібно розташованих зубчики (пропілостом), які звужують вхід. Л. Бонне (Bonnet, 1975) дає своє тлумачення еволюції раковинок, які живуть у ґрунті й у воді. Незважаючи на їх гадану розмаїтість, виділяються дві основні тенденції в еволюції. У водному середовищі раковинки мають подовжену чи грушоподібну форму з витягнутою «шийкою» (трахелостом *Cucurbitella*, *Lesquereusia*). Простір тут не вимагає більш «економічної» форми, і «шийка» (чи переддвер'я) займає зовнішнє положення щодо черевця (відцентрове диференціювання). У ґрунті у таких тварин основний тип раковинки сферичний чи напівсферичний і усі нерівності зникають. Переддвер'я не є продовженням раковинки, а стає внутрішньою структурою (доцентрове диференціювання), як наприклад, у *Cyclopyxis*, або щільно притискається до черевця (*Plagiopyxis*).

На підставі описаних особливостей будови раковинок Бонне (Bonnet, 1959, 1961, 1975 та ін.) запропонував класифікацію їх морфотипів і установив залежність між морфологією раковинки й властивостями біотопу. Критерій цієї класифікації – характер симетрії і наявності чи відсутності вентральної підшви. Вона не враховує при цьому ні систематичної близькості, ні природи покривів раковинок, а лише конвергентну подібність будови (рис. 2. 1).

Бонне виділяє такі типи форм раковинок ґрунтових тестацій:

- сплющено-дископодібну (типу *Arcella*) з радіальною симетрією й устям, розташованим у центрі;
- раковинки з трахелостомом, що складаються з двох частин – шийки і черевця, причому вісь шийки не є продовженням осі черевця, що (поряд із латеральним сплющенням раковинки) визначає наявність двосторонньої симетрії (*Lesquereusia*, *Pontigulasia*);
- форми з акростомом, у яких устя розташоване термінально при осьовій чи білатеральній симетрії (*Tracheleuglypha*, *Nebela*);
- сферичну чи напівсферичну форму раковинок зі сплющеною вентральною підшвою і центрально розташованим устям (*Phryganella*);
- раковинки, яким властива плагіостомія – проста і з козирком (*Centropyxis plagiostoma*, *C. aerophila* відповідно);
- раковинки, що мають криптостомію – просту і з козирком (*Plagiopyxis minuta*, *P. callida* відповідно).

Криптостомія є однією з головних характеристик едафічного середовища існування. Існує приуроченість морфотипів до того чи іншого біотопу: водному середовищу властивий сплющено-дископодібний тип, трахелостом, акростом; ґрунтовим мохам – стиснутий акростом; ґрунтам у цілому – осьова симетрія раковинки (зі сплющеною вентральною поверхнею), плагіостом і криптостом із козирком.

Безсумнівно, подібна приуроченість до місцеперебувань дуже умовна, тому можна говорити лише про перевагу того чи іншого морфотипу в загальному їх комплексі.

Фізіологічні адаптації найпростіших до існування у ґрунті

Крім морфологічних адаптацій, властивих формам тестацій, що мешкають у ґрунті, слід відзначити адаптації фізіологічні. Найбільш простою і швидкою реакцією на зміну вмісту вологи у ґрунті є утворення тимчасової оболонки (передцисти) – своєрідної «стадії очіку-

вання» – усього за кілька хвилин. У такому стані черепашкові кореніжки можуть переносити скороминучі умови висихання (до 3 місяців) без значних витрат енергії, необхідних для утворення справжньої цисти спокою. Водні види, що володіють цією здатністю, легше переходять до існування в мохах і в ґрунті. Було відзначено, що в *Trigonopyxis arcuata* – виду, який часто зустрічається в лісових ґрунтах, присутня складчаста чи мембранна пелікула, яка оточує цитоплазму. Це утворення непостійне і може за сприятливих умов зникати. Оболонка перешкоджає формуванню епіподію, але псевдоподії вільно утворюються, тому що вони не захоплюють область псевдостома.

Спостерігалось утворення цист спокою у звичайного ґрунтового виду *Plagiopyxis minuta*. Циста розміром 35–40 мкм займає задню частину раковинки і має гіалінову, іноді жовтувату оболонку товщиною 2–3 мкм. Усередині міститься друга, тонша оболонка. Псевдостом може закупорюватися «пробочкою».

Більшість тестацид інцистується усередині раковинки, іноді (*Sphenoderia*, *Diffflugia bicuspidata*) – поза нею. Поверх оболонки на цисту іноді накладаються ксеносоми. Види, у яких у плазмі маються резервні пластинки, можуть відкладати їх у вигляді додаткової мембрани, що покриває цисту як кожух (*Euglypha acanthophora*), при цьому сама раковинка перекивається діафрагмою. Часто евгліфіди утворюють тільки діафрагму без оболонки цисти.

Повільний темп пульсації простих за будовою скоротних вакуоль і рідке утворення псевдоподій свідчать про сповільненість процесів обміну, що, очевидно, також має адаптивне значення в мінливих осмотичних умовах ґрунту. Так, вакуолі *Corythion pulchellum* із ґрунту скорочуються з інтервалом у 120 секунд, із торф'яних боліт – лише 60 секунд (Schonborn, 1968). Бонне і Тома (Bonnet et Thomas, 1955) відзначають надзвичайно рідкісне утворення псевдоподій, наприклад у *Plagiopyxis callida*, залежно від криптостомної будови раковинки (псевдостом зміщений у кінець дуже довгого переддвер'я).

Стаут (Stout, 1963) називає кілька фізіологічних властивостей, якими повинні володіти водні тварини для успішного заселення ґрунту: толерантність до зміни рН, простота розмноження й невимогливість до їжі.

Володіючи цими властивостями й охарактеризованим комплексом адаптацій (як загальних для всіх груп найпростіших, так і властивих лише черепашковим кореніжкам) до екстремальних умов існування, які являє собою ґрунт для водних організмів, тестациди освоїли це середовище практично повсюдно і за сприятливих умов багато представлені як у видововому, так і в кількісному відношенні.

Вплив шпаруватого простору ґрунтів на найпростіших та процеси мінералізації

Доступний об'єм шпаруватого простору ґрунтів визначає біомасу бактерій та тварин, що ними живляться, до складу яких входять і найпростіші. Таким чином, активність бактерій та швидкість мінералізації вуглецю та азоту залежать від цієї властивості ґрунту. У ґрунтах граєлендів біомаса бактерій складає значну частину від біомаси угруповання бактерій, найпростіших, грибів та нематод (Hassink, 1993). Гриби, найпростіші та нематоди складають разом не більше 10% загальної біомаси такого угруповання. У вапняних та глинистих ґрунтах більша частина пор має діаметр менший за 0,2 мкм та завдовжки від 0,2 до 1,2 мкм. У піщаних ґрунтах діаметр пор складає 6–30, а довжина пор становить від 30 до 90 мкм. Найбільша біомаса бактерій пов'язана з порами 0,2–1,2 мкм, а біомаса нематод – з порами 30–90 мкм у діаметрі. Гриби та найпростіші не мають чіткої прив'язки до визначеного розмірного класу пор. Кількість мінералізованого азоту залежить від трофічного тиску нематод та джугутикових. Питома кількість мінералізованого азоту на одну бактеріальну клітину зростає в умовах високого тиску найпростіших та нематод. Достовірного зв'язку з трофічним тиском амеб та швидкістю мінералізації не спостерігалось (Hassink, 1993).

Взаємодія між дощовими черв'яками та ґрунтовими найпростішими

Відомо, що у багатьох ґрунтах найпростіші та дощові черв'яки становлять найважливіші компоненти біомаси тваринного населення. Кількість дощових черв'яків у ґрунті може бути пов'язана з кількістю голих амеб. Цей зв'язок обумовлений трофічним фактором, бо черв'яки живляться найпростішими (Bonkowski, 1997). Було показано, що приріст ваги молодих черв'яків *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) удвічі більший за умов присутності у ґрунті амеб порівняно з ґрунтами, де ці найпростіші відсутні. Прямі спостереження за свіжими копролітами підтвердили перетравлення активних форм найпростіших дощовими черв'яками. Меншу кількість найпростіших знайдено в екскреціях дощового черв'яка *Octolasion lacteum* (Oerley), ніж у навколишньому ґрунті. Експериментальні дані свідчать про те, що люмбрициди активно вишуковують місця з більш високою щільністю найпростіших і що ця група тварин відіграє важливу роль у живленні дощових черв'яків (Bonkowski, 1997).

Використання найпростіших з метою біоіндикації

Ґрунтово-зоологічні дослідження припускають використання особливостей розподілу ґрунтових тварин залежно від екологічних чи зоогеографічних факторів для вирішення спірних питань класифікації ґрунтів, характеристики ґрунтових умов, їх зміни під впливом господарської діяльності людини (Гиляров, 1965). Серед інших груп найпростіших черепашкові корененіжки для досліджень у зазначеному напрямку становлять особливий інтерес. Раковинки є свого роду посередником між організмом і середовищем і акумулюють екологічні впливи на популяцію. Вони тривалий час зберігаються у ґрунтах, особливо в заторфованих і болотних із кислою реакцією. Слабка рухова активність групи й обмежені можливості поширення також сприяють утворенню характерних комплексів. Наявність раковинки дає можливість застосування порівняно нескладних методів дослідження, при яких «голі» форми важко ідентифікувати.

Початок систематичному дослідженню видового складу, розподілу ґрунтової фауни та її застосуванню для характеристики умов існування поклали роботи Бонне (Bonnet, 1959, 1961, 1964 та ін.), Бонне і Тома (Bonnet, Thomas, 1955, 1960). Уже в ранній праці (1955) вони відзначають поряд із населенням водойм, мохів, сфагнумів існування специфічної ґрунтової фауни і наводять список видів, що ставлять особливі вимоги до умов існування. Застосування багатофакторного аналізу сприяло виявленню функціональної залежності поширення тесцид від фізико-хімічних характеристик ґрунтів і встановленню на цій основі екологічних угруповань. На підставі вивчення ґрунтів Франції було виявлено ряд закономірностей, що відбивають зв'язок особливостей ґрунту і його сформованості з певними фауністичними комплексами черепашкових амеб. Переважаючими є евритопні види; стенотопні, з помітним екологічним оптимумом, порівняно рідкісні. Безсумнівно характерними є *Geopyxella sylvicola*, *Pseudawerintzewia calcicola*, *Centropyxis halophila*, які регулярно зустрічаються відповідно в білих рендзинах на м'якому вапняку, декальцинованих глинах на твердому вапняку і засоленних ґрунтах Середземноморського узбережжя. Наявність зазначених видів дозволяє розрізняти ці ґрунти з першого погляду на препарат. Проміжні типи ґрунтів населені одночасно і *Geopyxella* і *Pseudawerintzewia*. Вузьку приуроченість до лужних ґрунтів виявляють *Arcella arenaria*, *Bullinularia indica*, *Heleopera petricola* v. *humicola*, *Trigonopyxis arcula*. Представники виду *Hyalosphenia subflava* віддають перевагу кислим лісовим ґрунтам, *Centropyxis loevigata* пов'язані з ґрунтами, багатими на гумус, а *C. minuta* – зі скелетними. Можуть бути виділені верхівкові болота з характерними фауністичними комплексами торфовищ і мінеральні ґрунти, де ця фауна відсутня. У мінеральних ґрунтах розрізняють види-убіквісти (*Corythion dubium*, *Trinema lineare*), види, характерні для скелетних і азональних ґрунтів (*Assulina muscorum*,

Centropyxis vandeli, *C. aerophild*), і види, характерні для «зрілих» зональних ґрунтів (*Plagiopyxis declivis*, *P. penardi*, *Phryganella acropodia*, *Trinema lineare*).

Відмінності у фауні найзначніші в слаборозвинених (скелетних, скельних) ґрунтах, що перебувають під хімічним впливом породи, на якій ґрунт формується. Так, ґрунти на кислих породах зазначені автори, використовуючи ботанічну термінологію, характеризують асоціацією *Centropxydetum vandeli*, а на м'яких вапняках формуються асоціації *Geopyxelletum sylvicolae*. Навпаки, ґрунти розвинені, що досягли «клімаксу», мають фауну, подібну між собою, незалежно від розходжень у властивостях материнської породи. Фауна молодих чи незрілих ґрунтів складається, таким чином, переважно з представників родини Centropxyidae. Для зональних чи «зрілих» ґрунтів найбільш характерна родина Plagiopyxidae.

Таблиця 2.1

Видовий склад угруповань черепашкових амеб та в'ійчастих у різних типах гумусу (за Foissner, 1987 та Aescht, Foissner, 1993)

Тип гумусу	Індикаторні види	
	Testacea	Ciliophora
Муль	<i>Centropyxis plagiostoma</i> <i>Centropyxis constricta</i> <i>Centropyxis elongata</i> <i>Plagiopyxis minuta</i> <i>Geopyxella sylvicola</i> <i>Paraquadrula</i> spp.	<i>Urosomoida agilis</i> <i>Urosoma</i> spp. <i>Hemisincirra filiformis</i> <i>Engelmanniella mobilis</i> <i>Grossglockneria hyalina</i> <i>Colpoda ellioti</i>
Модер і Мор	<i>Trigonopyxis arcula</i> <i>Plagiopyxis labiata</i> <i>Assulina</i> spp. <i>Corythion</i> spp. <i>Nebela</i> spp.	<i>Frontonia depressa</i> <i>Bryometopus sphagni</i> <i>Dimacrocaryon amphileptoides</i> <i>Avestina ludwigi</i>

На підставі цих та інших праць Бонне (Bonnet, 1961) робить спробу класифікації угруповань черепашкових амеб і відповідних їм типів ґрунтів. Значне поширення *Phryganella acropodia* послужило підставою тому, що Бонне всі ґрунти в цілому охарактеризував як «Фріганеллята» («Phryganellatea»).

Порівняльні дослідження фауни тестацид у ряді біотопів проведені також Д. Шарде (Chardez, 1959, 1960a, 1960b, 1965). Він відокремив фауну цілого ряду ґрунтів і порівняв прісноводних мешканців, населення сфагнумів, мохів і ґрунту. Автор установив, що серед водних форм широко представлені Diffugiidae. Nebelidae у розвинутих ґрунтах практично відсутні, а переважають у сфагнумі, тоді як Plagiopyxidae зустрічаються у ґрунтах, а *Trinema* і *Phryganella* поширені повсюдно.

Індикація повітряного режиму

Певні групи в'ійчастих є чутливими та порівняно простими біоіндикаторами кисневого режиму у ґрунті, особливо для індикації періодичного або спорадичного поглинання кисню у ґрунті, які часто важко визначити за допомогою звичайних фізико-хімічних методів. Індикація базується на використанні метопідних гетеротрих, які можуть жити та розмножуватися тільки в мікроаеробних або анаеробних умовах. Це відбувається внаслідок відсутності у цієї групи в'ійчастих типових мітохондрій. Метопіди живуть у симбіозі з метаногенними

бактеріями (*Methanobacterium formicium*), які використовують водень, що продукується в гідросомах війчастих. Ці органели дуже близькі за будовою до мітохондрій. Найбільш характерним видом метапід є *Metopus hasei*. Метапіди зустрічаються тільки в ґрунтах з анаеробними умовами.

Диференціація типів гумусу

Роль типу гумусу в розподілі ґрунтових тварин та у створенні родючості ґрунтів добре відома. Найчутливішими індикаторами типу гумусу серед найпростіших є черепашкові амеби. Для війчастих необхідної кількості даних ще не накопичено. Хоча індикаторні види не зустрічаються тільки у відповідному типі гумусу, їх поява та чисельність поза межами переважаючих біотопів дуже незначна. Навіть тонкі розходження в типах гумусу, які часто складають проблему для ідентифікації при застосуванні класичних ґрунтознавчих методів, можуть бути виявлені за допомогою вивчення структури угруповань черепашкових амеб (рис. 2. 1).

Муль та мор легко відрізняються за допомогою вивчення співвідношення живих та мертвих тестаций. Їх раковинки розкладаються значно повільніше в гумусі типу мор, ніж у гумусі типу муль. Тому співвідношення живих черепашок до мертвих у гумусі типу муль становить менше 1:2, у гумусі типу модер цей показник складає від 1:2 до 1:10, а у гумусі типу мор – понад 1:10.

Залежність між властивостями різних типів ґрунтів Франції й переважанням у них тих чи інших характерних комплексів черепашкових амеб відзначає також М. Куто (Couteaux, 1975). Лісовому гумусу типу мор властива більш багата фауна тестаций, але вона не відрізняється специфічними видами, які характерні вапняним ґрунтам (*Bullinularia gracilis*, *Pseudawerintzewia calcicold*).

У ґрунтах Канади Бонне (Bonnet, 1974a) за допомогою факторного аналізу виявив асоціації видів, властивих 16 різним біотопам (зокрема, для дуже кислого гумусу – *Hyalosphenietum subflavae*, для менш кислого – *Quadrulleletum symmetricae*).

Вивчаючи фауну тестацид ряду ґрунтів Африки, Бонне (Bonnet, 1976) розрізняє види, що значно частіше зустрічаються в лісових ґрунтах, у саванах, у тропічних червоноземах та інших біотопах.

Фауна тестацид вапняних ґрунтів півдня Франції, на яких культивують трюфелі (*Tuber melanosporum*), істотно відрізняється від фауни інших вапняних ґрунтів. Імовірність трапляння *Tracheleuglypha acolla*, *Schwabia terricola*, *Plagiopyxis declivis*, *P. callida* var. *pusilla*, *P. minuta*, *P. oblonga*, *Geopyxella sylvicola* у ґрунтах під трюфелями дуже велика і тому ці види можна вважати характерними для даних умов. Ці ґрунти відрізняються також співвідношенням морфотипів раковинок (мале значення індексу аерофілії й індексу розмаїтості). Вивчення фауни тестацид, таким чином, може сприяти оцінці ґрунту з погляду її придатності для визначених практичних цілей.

Шенборн (Schonborn, 1973) наводить *Pseudawerintzewia calcicola*, *Centropyxis plagiostoma* var. *phanerostoma*, *Plagiopyxis declivis* як індикаторні види для модеру з м'яким гумусом на вапняному ґрунті під буковим лісом (відношення C:N=21.0; рН 5.1), а для модеру на вапняному ґрунті з високим умістом глини під ялиново-сосновим змішаним лісом (C:N=31.6; рН 5.8) – *Cyclopyxis kahli*.

На підставі порівняння своїх даних із роботами Бонне і Тома (Bonnet, Thomas, 1960) і Бонне (Bonnet, 1964) Шенборн робить висновок, що види *Plagiopyxis declivis*, *Trigonopyxis arcuata*; *Assalina* і *Corythion* типові для кислих, що повільно розкладаються, форм гумусу. Ці угруповання мають дуже значне поширення і відзначені навіть для Крайньої Півночі (Лапландія).

Подібна приуроченість відзначається й іншими авторами, однак для визначення характерних, супутніх і випадкових груп видів, пов'язаних переходами, необхідне проведення статистичного аналізу, який для черепашкових амеб розроблено недостатньо. Крім того, виділен-

ня характерних видів ґрунтується на кількісному обліку раковинок, який відбиває не стільки умови існування, скільки ступінь їх збереження в ґрунті. При статистичному дослідженні угруповань не слід забувати, що існування популяцій залежить не тільки від едафічних факторів, а й від шляхів та швидкості проникнення у ґрунт спор, цист і т. ін., що є одним з основних факторів їх поширення (Thomas, 1959).

Цікавим з погляду біодіагностики є вертикальний розподіл черепашкових амеб по профілю ґрунту. Так, у засолених умовах вони виявляються в горизонті **B** (Szabo et al., 1959), де концентрація солей відносно низька порівняно з горизонтами, розташованими вище. Аналогічна картина спостерігається у глинистих ґрунтах та тих, які підтопляються. Закономірності вертикального розподілу, на думку Шарде (Chardez, 1962), тісно пов'язані з типом ґрунту і можуть служити навіть більш чутливим індикатором типу ґрунтів, ніж видова розмаїтість.

Ґрунтові найпростіші як індикатори екосистем, що перебувають під впливом діяльності людини

Пестициди. Вплив пестицидів на ґрунтових найпростіших було досліджено у роботі Petz та Foissner (1989). Забруднення ґрунту фунгіцидом манкозебом та інсектицидом лінданом вивчалось на 1, 7, 15, 40, 65 та 90-ту добу після застосування стандартної або підвищеної (у 10 разів) доз цих речовин. З'ясовано, що манкозоб, навіть при високих дозах, не має певного гострого або довготривалого ефекту на абсолютну кількість досліджуваних таксонів мікрофауни ґрунтів. Чисельність вільчастих найпростіших одноразово зменшилась при обробці ґрунту стандартною дозою, але швидко відновилась. Але структура угруповань вільчастих мало змінилась після 90 діб експерименту. Вільчасті, що живляться грибами, наприклад, *Pseudoplatyophrya nana*, значно зменшили свою щільність у перші тижні після забруднення ґрунту. Тестації не змінювали свою чисельність до 15 діб при високій дозі використання пестицидів та 40 діб при стандартній дозі. Стандартна доза ліндану призводила до гострого токсичного ефекту у вільчастих, хоч через деякий час чисельність цих тварин відновлювалась. Чисельність та структура угруповань вільчастих значно змінилися після 90 діб експозиції, що свідчить про значний вплив ліндану на найпростіших. Чисельність тестацій знизилась тільки після 15 діб, а нематод – після 40 діб. Деякі види збільшили чисельність після обробки ґрунту лінданом – *Colpoda inflata*, *C. steinii* та *Pseudoplatyophrya nana*. Можливо, що зростання чисельності цих видів відбулося завдяки зниженню конкуренції та реалізації *r*-стратегії цих видів до виживання. У той же час чисельність домінантного у контрольних умовах виду *Avestina ludwigi* стає дуже низькою в умовах забруднення. Загалом, знайдені значні відмінності між впливом стандартної та збільшеної доз ліндану і майже не визначені відмінності у випадку манкозебу. Вільчасті демонструють дуже значні зміни чисельності після використання пестицидів, у той час коли тестації виявилися більш стійкими до забруднення ґрунту.

Глобальне потепління. Treonis та Lussenhop (1997) вирощували *Brassica nigra* при рівні CO_2 , що відповідає рівню навколишнього середовища та у підвищеному в 2 рази протягом 4 тижнів. Біомаса рослин над поверхнею ґрунту та під поверхнею не зазнавали впливу збільшення концентрації CO_2 . Кількість бактерій у ґрунті також була однаковою за різних рівнів оксиду вуглецю. Але щільність джгутикових у ґрунті мала тенденцію до збільшення в умовах насиченості атмосфери CO_2 , в той час коли голі амеби значно знижували свою чисельність. Таким чином, ґрунтові найпростіші можуть розглядатись як чутлива система для визначення наслідків збільшення CO_2 і глобального потепління.

Щільність ґрунту. Щільність ґрунту зменшує родючість та збільшує ерозію ґрунтів. Збільшення щільності ґрунтів часто спричиняється використанням важкої сільськогосподарської техніки та незначним використанням як органічних добрив перегній-продукуючих речовин. Вивчення впливу щільності ґрунту на ґрунтових найпростіших проведено Berger et al. (1985) та Couteaux (1985). Результати цих досліджень свідчать про те, що

навіть незначне збільшення щільності ґрунтів призводить до гальмування росту популяцій найпростіших, а у значно ущільнених ґрунтах наслідки для життя можуть бути драматичними. Вплив на найпростіших здійснюється за рахунок зменшення простору ґрунтових пор та вмісту вологи у ґрунті. Війчасті виявилися більш чутливими до зростання щільності ґрунту, але менш селективними порівняно з тестацеями.

Пересування патогенних найпростіших у ґрунті. Стічні води можуть містити патогенних найпростіших, особливо споровиків. Зараз визнано, що внаслідок використання стічних вод для поливу ґрунтів з'явилася можливість зараження людини через забруднення рослин, ґрунту та джерел питної води. Особливий інтерес викликає *Cryptosporidium parvum*, ооцисти якого є малочутливими до сучасних методів обробки питної води.

Ґрунтові найпростіші як тест-системи. Хоч ґрунтові найпростіші часто використовуються як тест-організми, дві тест-системи за участю цієї групи розроблено відносно недавно (Forge et al., 1993; Pratt et al., 1997). Обидві тест-системи дуже подібні, й відображають реакцію швидкості зростання популяцій добре вивчених та широко розповсюджених видів *Colpoda steinii* та *C. inflata* протягом 24 годин. Тест-системи були випробувані для визначення впливу важких металів у лабораторних та польових умовах. Тому дуже можливо, що найпростіші можуть замінити інших безхребетних та хребетних у біотест-системах. Однак, як і у випадку з іншими тваринами, результати біотестування за участю найпростіших сильно залежать від процедурних відмінностей та інших, ще досить не зрозумілих перемінних, таких як рН та вплив органічних сполук. Гострий токсичний рівень для даного металу може варіювати в межах двох порядків величин. Ця особливість привертає увагу до чіткої стандартизації процедури біотестування. Чутливість *Colpoda* spp. до забруднення ґрунту важкими металами знижується за більш низьких концентрацій майже всіх досліджуваних металів. Результати тесту можуть бути одержані протягом 24 годин, що значно швидше, ніж за допомогою іншої багатоклітинної системи, тобто стандартні 5- або 7–14-добові системи за участю дощовика *Eisenia fetida*.

Одні з найперших даних про склад комплексів ґрунтових найпростіших степового Придніпров'я були одержані Л. В. Рейнгардом (1968) та І. К. Булік (1972). Надалі дані про угруповання цих тварин було використано для індикації степових та лісових ґрунтів регіону (Травлеев и др., 1981). Найпростіші можуть бути корисними для діагностики ґрунтів, що рекультивуються в Західному Донбасі (Утинова, Гельцер, 1987).

Найпростіші як індикатори якості ґрунтів: переваги та недоліки

Біоіндикаторами у широкому екологічному розумінні є організми, які можуть бути використані для детекції і якісної та кількісної характеристики певних факторів навколишнього середовища або їх комплексів. Безумовно, індикативна цінність групи тварин залежить від біологічних особливостей організмів, а особливо деяких фізіологічних особливостей. Порівняно з мікро- та мезофауною, найпростіші та дрібні багатоклітинні відрізняються тим, що споживають більше їжі на одиницю ваги тіла, мають вищий рівень дихання на одиницю ваги, мають менший час генерації та час життя, значно швидше розмножуються (Sommer, 1994). Таким чином, різні групи організмів мають різні індикативні можливості. Як правило, різні групи тварин для цілей індикації не можуть розглядатися як цілком еквівалентні та не можуть замінятися одна іншою. Відповідно, добре сплановане біоіндикаційне дослідження повинне містити вивчення щонайменше однієї таксономічної групи з кожної з екологічно-розмірних груп.

Переважні якості найпростіших як біоіндикаторів можуть бути такими (Foissner, 1999):

1. Протозоа є найважливішим компонентом ґрунтових екосистем, тому що вони мають значну вагу в загальній продукції екосистем. Зміни динаміки та структури угруповань

значно впливають на якісні та кількісні ознаки ґрунтотвірного процесу та на родючість ґрунтів.

2. Протозоа з їх швидким ростом та ніжною зовнішньою мембраною можуть швидше реагувати на зміни навколишнього середовища, ніж будь-який інший еукаріотний організм, і таким чином служити як система раннього попередження та чудовий засіб для біотестування. Завдяки найпростішим можна отримати дані на протязом 24 годин, що значно швидше інших еукаріотних тест-систем.
3. Еукаріотний геном найпростіших подібний до геному багатоклітинних. Їх реакції на зміни навколишнього середовища можуть бути співвіднесені з реакціями багатоклітинних тварин.
4. Морфологічні, екологічні та генетичні відмінності найпростіших, поширених по всій земній кулі, мінімальні. Тому багато індикаторних видів із найпростіших можуть мати всесвітнє поширення.
5. Найпростіші мешкають та можуть сягати значної кількості в тих ґрунтових екосистемах, де відсутні багато інших груп тварин через екстремальні умови існування.
6. Велика кількість найпростіших є убіквістами, тому можуть служити для порівняння результатів із різних регіонів.

Існують певні чинники, які обмежують використання найпростіших як біоіндикаторів.

До них належать (Foissner, 1999):

1. Та обставина, що велика кількість видів найпростіших ще науково не описана, дуже гальмує біоіндикаційні дослідження за участю представників цієї таксономічної групи. Видове визначення ґрунтових протозоа потребує висококваліфікованих фахівців. Крім того, еколого-фізіологічні властивості багатьох видів найпростіших ще не відомі.
2. Кількісна оцінка угруповань найпростіших методично важка та потребує багато часу.
3. Ці тварини потребують інших тварин для живлення. Тому дуже важко відрізнити прямий та опосередкований вплив факторів на найпростіших.
4. Малі розміри та непримітність цієї групи робила її непривабливим об'єктом для вивчення потенціальними дослідниками.
5. Відсутня доступна та достатня література для визначення цих тварин.

2.2. Екологічні групи круглих черв'яків (Nematoda)

Нематоди – це група мешканців ґрунту, представники якої за розмірними характеристиками можуть бути віднесені до мікро- та мезофауни. До мікрофауни відносяться вільноживучі форми та фітогельмінти, а до мезофауни належать деякі зоогельмінти. Нематоди, як систематична група в цілому, зробила перехід від морських вод до прісних, а звідти – до ґрунту. Еволюційний розвиток у ґрунті як середовищі існування обумовив екологічну диференціацію круглих черв'яків. Важливою особливістю був перехід цих тварин від вільного життя до паразитизму на рослинах та тваринах. Відповідно, можна виділити наступні екологічні групи нематод, що мешкають у ґрунті. По-перше, це власне ґрунтові форми – едафобіонти, що не пов'язані паразитарними стосунками з іншими багатоклітинними тваринами. Треба відзначити, що багато з паразитичних форм у своєму життєвому циклі мають вільноживучі стадії. Далі можна виділити фітогельмінтів та зоогельмінтів. Фітогельмінти поділяються на параризобіонтів, еусапробіонтів, девісапробіонтів та власне фітонематод (Парамонов, 1952).

Параризобіонти – прикореневі ґрунтові форми, які вільно мешкають у ґрунті та облігатно чи необлігатно пов'язані з підземними органами рослин (Парамонов, 1952). Вони живляться детритом рослинного і тваринного походження, водоростями, мікроорганізмами, міцелієм грибів, найпростішими. До цієї ж групи належать і хижі нематоди (Козловський, 2002).

Еусабробіонти (типові сапробіонти) – типові гнильні нематоди, що існують в осередках сапробіотичного розкладу органічної речовини. Треба відрізнити мешканців деревних стовбурів, що розкладаються – сапроксилобіонтів, мешканців підстилки – сапростратобіонтів, мешканців гною на різних ступенях його розкладу – сапросирфетобіонтів та мешканців осередків розкладу органів вегетуючих рослин – сапрофітобіонтів (Парамонов, 1952). Види, пристосовані до життя в середовищі з високою концентрацією токсичних речовин, здатні використовувати в їжу продукти розпаду білків та вуглеводів, що утворюються внаслідок розкладу органічних речовин (Козловський, 2002).

Девісапробіонти (нетипові сапробіонти) – наступна стадія переходу нематод до паразитування на рослинах. Це аберантні, або нетипові сапробіонти, здатні використовувати сапробіотичне середовище як джерело свого існування, але разом з тим вони здатні селитися на здорових рослинних тканинах та живитися за їх рахунок (Парамонов, 1952). Тварини, що використовують у їжу рослинні рештки, проте не здатні існувати у середовищі з високою концентрацією токсичних речовин (Козловський, 2002).

Фітогельмінти – види, що поділяються на дві підгрупи: перша – фітогельмінти неспецифічного патогенного ефекту, друга – фітогельмінти специфічного патогенного ефекту, тобто рослиноїдні види. Нематоди першої підгрупи головно є мікофагами, а ті, що живляться тонким корінням трав'яних рослин, не здатні суттєво впливати на розвиток останніх (Козловський, 2002).

Нематоди відіграють велику роль у процесах регуляції групового складу та активності мікрофлори. Серед нематод мікрофітофаги складають понад третину загальної кількості. Ці тварини беруть участь у механічному руйнуванні рослинних тканин. Вони проникають у відмерлі тканини і за допомогою своїх ферментів розкладають стінки клітин. Це відкриває шлях для проникнення в рослини крупнішим безхребетним – сапрофагам. Діяльність нематод має певне значення при руйнуванні коренів. Відмирання коренів часто починається під час зараження їх фітопаразитичними нематодами.

Різноманіття нематод дуже велике. Налічується близько 2000 видів нематод, що мешкають у ґрунті. Нематоди є геогідробіонтами, тобто живуть та пересуваються у плівках ґрунтової води. Механічний склад ґрунтів, вологість ґрунту та доступність їжі є найважливішими чинниками, що визначають різноманіття фауни нематод ґрунту.

У ґрунтах Європи щільність нематод перебуває на рівні $0,5 \times 10^6 - 12 \times 10^6$ екз/м² (Gerber, 1985; Wasilewska, 1994; Hodda, Wanless, 1994; Hanel, 1995; De Goede, Bongers, 1998; Ilieva, 1998).

Деякі характеристики ґрунтових нематод дають можливість розглядати цю групу як хороші об'єкти для біоіндикації стану довкілля та процесів в екосистемах. Нематодам властиві атрибути, що відповідають вимогам до біоіндикаторів (Cairns et al., 1993). До них відносяться:

- мешкання у дуже широкому колі біотопів (морські та прісні води, майже всі типи ґрунтів);
- різноманіття життєвих стратегій та типів живлення;
- короткий життєвий цикл;
- прості методи кількісного визначення багатства угруповань.

У цілому, угруповання нематод та екологічні індекси, що їх характеризують, добре відображають стан екологічних систем та ступінь антропогенного впливу на них.

Нематоди, що мешкають у ґрунті, можна поділити на такі трофічні групи (Yeates et al., 1993):

1. Фітофаги – живляться рослинами. Охоплюють форми, які живляться на судинних рослинах, у них завжди наявний стоматостиль тиленхид чи одонтостиль дорилаймід. Післяяйцеві життєві стадії більшості видів мігруючі. У прикріплених видів місце живлення самки може бути недиференційованим. Рослиноїдні види бува-

- ють всеїдними чи живляться певним видом рослин. Мігруючі види загалом можна класифікувати як екто- чи ендопаразити. Місцями живлення можуть бути кореневі волоски, епідерма, корковий чи судинний шари (Козловський, 2002).
2. Фунгіфаги – живляться гіфами грибів.
 3. Бактеріофаги – живляться бактеріями. Ця категорія охоплює види, які живляться будь-якими бактеріями через вузький (*Rhabditis*, *Alaimus*) чи широкий (*Diplogaster*) рот. Сюди можна зарахувати ґрунтові стадії певних нематод – паразитів хребетних і безхребетних, які живляться бактеріями (Козловський, 2002).
 4. Поглиначі субстрату. Цей тип живлення трапляється принаймні у диплогастерид і в *Daptonema* sp. Поглинання субстрату може поєднуватися із поїданням бактерій, одноклітинних еукаріотів (Козловський, 2002).
 5. Хижаки – живляться безхребетними, такими як найпростіші, нематоди, коловертки й енхітреїди, чи як „заковтувачі» (тип 5 a; *Diplogaster*, *Mononchus*, *Nygolaimus*), чи як „проколювачі» (тип 5 b), які висмоктують рідини тіла через вузький стилет (*Seinura*, *Labronema*, *Laimaphelenchus*). Кишечник проколювачів ніколи не містить чітких залишків здобичі (Козловський, 2002).
 6. Альгофаги – живляться одноклітинними еукаріотичними організмами (діатомові та інші водорості). За повідомленнями, широкий спектр нематод живиться діатомовими чи іншими водорослями. Цей тип живлення відбувається шляхом заковтування спор грибів і цілих дріжджових клітин (Козловський, 2002).
 7. Стадії паразитів тварин, хребетних та безхребетних. У деяких випадках можуть житися бактеріями або грибами. Певні стадії нематод-паразитів тварин поза їх дефінітивними чи проміжними живителями можуть локалізуватися у ґрунті (*Deladenus*, *Heterorhabditis*). Сюди не належать види, які використовують тварин як форичних (транспортних) господарів (*Rhabditidae*, *Diplogasteridae*).
 8. Омніфаги (або еврифаги) – комбінують деякі з вищеназваних типів живлення, ця назва частіше використовується для дорилаймоїдних нематод.

Екологічні індекси угруповань нематод. Індекс зрілості угруповання нематод МІ (maturity index) (Bongers, 1999) було запропоновано як критерій стану ґрунтової екосистеми. Він являє собою зважену середню показників колонізаторської або персистентної (*colonizer – persister*, (с–р)) стратегії конкретних видів нематод, що складають угруповання. Для відображення долі нематод, що живляться рослинами, було запропоновано рослино-паразитарний індекс РРІ (*plant parasite index*). У певних умовах спостерігається зворотний зв'язок між індексами РРІ та МІ. У таблиці 3 показано значення показників (с–р) для родин нематод.

Індекс зрілості (МІ) розраховується таким чином:

$$MI = \sum_{i=1}^n (c - p)_i * p_i \quad MI = \sum_{i=1}^n (c - p)_i * p_i ,$$

де $(c-p)_i$ – значення показника для i -ї родини (табл. 2, 2), p_i – частка i -го виду в угрупованні.

Співвідношення грибоїдні/бактеріоїдні та грибоїдні+бактеріоїдні до рослинних паразитів можуть служити для визначення напрямків розкладу та мінералізації первинної продукції.

Нематоди трав'янистих екосистем (граслендів). Різні типи трав'янистих екосистем можна зустріти як у природних умовах, так і за умов сільськогосподарського використання землі. Особливостями цього типу рослинного покриву є відносна однорідність екоморфичного складу угруповань рослин, активне використання ґрунтового простору коренями рослин, покриття ґрунту рослинністю протягом року.

Хоча шкоду нематод рослинним організмам важко спостерігати безпосередньо, але в деяких випадках ці тварини спричиняють значне зниження продуктивності grasлендів. Видова насиченість нематодофауни трав'янистих угруповань дуже велика. Так, у grasлендах Англії,

що формуються на крейдових ґрунотвірних породах, було зафіксовано десь 154 види нематод різних трофічних груп (Hodda, Wanless, 1994).

Численні дослідження закономірностей формування різноманіття угруповань нематод свідчать, що в багатьох випадках найбільше значення у формуванні складу угруповань має тип ґрунту, навіть порівняно з такими факторами, як час відбирання проб (місяць, рік) та характер сільськогосподарської діяльності.

Механічний склад ґрунтів та текстура ґрунту визначають властивості комплексу нематод. Так, у непорушених ґрунтах завжди вищі такі екологічні показники як видове багатство та індекс зрілості угруповань нематод. Це свідчить, що стабільність ґрунту як середовища існування добре впливає на види нематод із подовженим життєвим циклом.

Таблиця 2.2

Значення *c-p* для родин нематод, що використовуються для підрахунку індексу зрілості угруповань нематод (за Bongers, 1999)

Родина	<i>c-p</i>	Родина	<i>c-p</i>
Alaimidae	4	Longidoridae	5
Aphelenchidae	2	Monhysteridae	2
Aphelenchoididae	2	Mononchidae	4
Anguinidae	2	Nordiididae	4
Aporcelaimidae	5	Panagrolaimidae	1
Bastianidae	3	Paratylenchidae	2
Belonidiridae	5	Plectidae	2
Bunonematidae	1	Pratylenchidae	3
Cephalobidae	2	Prismatolaimidae	3
Chromadoridae	3	Qudsianematidae	4
Criconematidae	3	Rhabditidae	1
Diphtherophoridae	3	Teratocephalidae	3
Diplogasteridae	1	Thornenematidae	5
Dolichodoridae	3	Tobrilidae	3
Hemicycliophoridae	3	Trichodoridae	4
Hoplolaimidae	3	Tripylidae	3
Leptonchidae	4	Tylenchidae	2

Оскільки у багатьох випадках нематоди-фітофаги домінують у трав'янистих екосистемах, зміни видового складу рослинних угруповань безпосередньо впливають на нематодний комплекс. Більша кількість родів нематод трапляється на луках, де росте кілька видів домінуючих рослин порівняно з монокультурними угрупованнями. За умов монокультури нематоди, що ушкоджують корені рослин, наприклад, *Pratylenchus*, мають щільніші популяції.

Угруповання нематод як індикатор стану та процесів у ґрунтових екосистемах, що перебувають під впливом сільськогосподарської діяльності. Дуже велике значення нематод для біоіндикації тих екосистем, де кількість інших груп тварин не значна. До них відносяться пустельні та антропогенно трансформовані екосистеми.

Традиційні сільськогосподарські системи обробки землі пов'язані зі значним негативним впливом на ґрунт. Звичайною проблемою є зниження родючості ґрунтів, ерозія, зниження ґрунтового біорізноманіття, забруднення ґрунтових вод. Ключовим успіхом сталого сільськогосподарського виробництва буде захист та використання природних екосистемних процесів (Elliot, Cole, 1989). Можливість моніторингу та оцінка якості агроекосистем стане дуже важливою, особливо для сільськогосподарського менеджменту, завдяки чому стане можливою адекватна зміна господарських стратегій залежно від умов розвитку обставин. Ідея, що зміни в ґрунтовому середовищі, які відбуваються внаслідок сільськогосподарського менеджменту, можуть бути встановлені за допомогою аналізу угруповань нематод, дуже ак-

тивно розробляється за останні роки (Ferris et al., 1996; Freckman and Ettema, 1993; McSorley, Frederick, 1966; Porazinska et al., 1998a; Yeates et al., 1997). Не менш цікавою метою є інтерпретація закономірностей змін структури угруповань нематод як у градієнті природних умов, так і при антропогенному впливові.

Використання компостів як органічних добрив значно впливає на структуру комплексів нематод. На такий вплив на ґрунтове середовище різні роди нематод демонструють три типи реакції (Porazinska et al., 1999).

Тип 1. Бактеріоїдні нематоди Rhabditidae та Cephalobus демонструють типову *r*-селективну поведінку. Вони є активними колонізаторами. Це проявляється у швидкому зростанні чисельності черв'яків та повільному її зниженні протягом 3-4 діб після використання компосту. Така динаміка чисельності нематод, що живляться бактеріями, свідчить про значне зростання щільності популяцій бактеріофлори після додання органіки до ґрунту. Згодом зниження кількості субстратів, що легко розкладаються, призводить до того, що бактеріальні, а відповідно і нематодні популяції значно зменшуються. Для тварин, яким властивий такий тип динаміки, інші чинники, крім трофічного фактора, мають значно менше значення. Наприклад, рабдитиди мало чутливі до забруднення навколишнього середовища поллютантами. Нематоди, які характеризуються менше вираженою колонізаторською стратегією, більш чутливі до таких факторів середовища як температура та вологість ґрунту, природні властивості ґрунту та ін.

Таблиця 2.3

Вплив осадів амонію на структуру угруповань нематод (за Tamis, 1986)

Фактори середовища, структурні властивості угруповань	Відстань від джерела забруднення, м		
	75	150	400
Загальна кількість осадів азоту (кг N га ⁻¹ на рік)	68,0	52,5	47,9
Кількість азоту у ґрунті (мкг/г)	27	15	3
pH	4,9	5,2	5,3
Загальна щільність нематод (1000 екз./м ²)	1302	1023	916
% бактеріофагів	26,9	23,4	47,0
% фунгіфагів	11,5	18,8	21,9
% фітофагів	54,2	53,9	22,2
% еврифагів	0,3	0,4	7,1
% пов'язаних із комахами	7,1	3,5	1,8
MI	2,03	2,37	2,46
RFI	2,96	2,80	2,27
Коефіцієнт Сімпсона	0,87	0,88	0,93

Грибоїдні групи нематод (*Aphelenchus*, *Aphelenchoides*) також можуть демонструвати перший тип реакції. У деяких випадках пік чисельності цих тварин може наставати дещо пізніше, ніж у нематод, які живляться бактеріями. Це відповідає відмінностям динаміки грибів та бактерій при зміні особливостей середовища, яка відбувається внаслідок збагачення ґрунту органічними речовинами.

Звичайно бактеріоїдні та грибоїдні нематоди дуже тісно пов'язані з розкладанням органічних речовин та мінералізаційними процесами. Тому висока чисельність нематод може бути біоіндикатором зростання рівня розкладання органічних решток.

Тип 2. Популяції нематод, які живляться бактеріями (*Acrobeles*, *Acrobeloides*, *Eucephalobus*, *Teratoscephalus*), пригнічуються після застосування органічних добрив. Для цього типу реакції важливим є не трофічний фактор, а змінність умов існування. Ґрунтові властивості (концентрація Ca та Na, pH, вміст органіки, катіонна обмінна можливість) впливають на кількість нематод, які реагують за типом 2. Всеїдним (*Aporcelaimellus* та *Eudogylaimus*) та рослиноїдним (*Criconemoides*) нематодам також властивий цей тип динаміки. Ця група нематод може бути біоіндикатором загального стану та якості ґрунтового середовища. Індикаторні властивості групи спираються на комбінацію трофічних, хімічних та фізичних умов існування, а не тільки на трофічний фактор, що властиво представникам попередньої групи.

Тип 3. Такий тип динаміки демонструють бактеріоїдні представники родів *Plectus*, *Wilsonema* та фітонемати *Belonolaimus*. Присутність органічних добрив створює у ґрунті сприятливі мікроумови для цих нематод, які проявляються у підвищенні щільності черв'яків. Як у випадку з типом 2 динаміки, безпосередня присутність та збільшення трофічних ресурсів не є вирішальним фактором зростання чисельності тварин. Дуже вірогідно, що більше зволоження ґрунту при використанні органічних добрив сприяє розвитку популяцій указаних груп нематод. Тому вони можуть розглядатися як індикатори зволоження ґрунту.

Екологічні індекси. Ідея використання екологічних індексів для індикації якості екосистем (різноманіття, стійкість, еластичність) викликала значний інтерес за останні роки. Індекси можуть бути корисним інструментом тому, що вони не тільки забезпечують кількісне усереднення екологічних показників екосистеми, а й дозволяють порівнювати різні екосистеми.

Видове багатство може сприяти зростанню екологічної еластичності. Функції видів, що знижують свою чисельність у системі або зовсім зникають, теоретично можуть виконуватися іншими видами. У випадку більшої насиченості видами такий процес більш вірогідний. Але при внесенні органічних добрив відбувається зменшення числа одних видів та зростання інших. Тому у цілому для індикації процесів змін структури угруповань нематод такий індекс як показник видового багатства є недостатньо інформаційно насиченим.

Таблиця 2.4

Вплив металургійного виробництва на структуру угруповань нематод (за Popovici, Korthals, 1995)

Тип рослинності	Контроль	Забруднена зона
	<i>Calluna, Betula</i>	<i>Calluna, Agrostis</i>
Загальна щільність нематод у горизонті 0–10 см, екз./м ²	2520000	1970000
% фітофагів	30	17
% бактеріофагів	42	58
% фунгіфагів	26	24
Індекс зрілості	2,14–2,45	1,86–2,07

Індекси різноманіття Шеннона–Уївера та Сімпсона демонструють подібну динаміку змін у часі після використання добрив. Вони досить інформативні, але інформація, яку ми одержуємо при аналізі змін цих індексів, має характер кількісної характеристики угруповань і в них зовсім відсутня інформація про якісні зміни. Надходження органічної речовини до ґрунтової екосистеми звичайно стимулює зростання популяцій мікрофлори та, відповідно, її споживачів. Після використання органічних речовин, що легко розкладаються, відбувається зворотне зниження щільності мікрофлори та нематод. Швидкість розкладу органічних речовин залежить від багатства мікробо-нематодного комплексу. Різні роди нематод відповідають на зміни мікробіальної біомаси не однаково. Тільки деякі з *r*-стратегів можуть швидко збільшувати свою щільність та тимчасово домінувати в угрупованні нематод, зменшуючи показники різноманіття. Але ж для одержання ясного уявлення про причини змін різноманіття угруповання потрібна більш повна інформація про те, які саме екологічні групи відповідають за спостережені зміни.

Співвідношення фунгіфагів до бактеріофагів розкриває внесок цих трофічних груп у процес розкладання органічних решток. Низьке значення цього індексу свідчить про перевагу споживачів бактерій та прискорений обіг органічних речовин. Підвищення цього індексу вказує на домінування фунгіального напрямку розкладання органіки та можливе гальмування обігу органічної речовини. Цей індекс несе досить корисну інформацію про якісний аспект розкладання органічної речовини, але нічого не може дати для визначення кількісної характеристики напруженості процесів декомпозиції.

Нематоди за умов забруднення навколишнього середовища

В ґрунтах заплави р. По в Італії було виявлене значне зниження кількості видів нематод залежно від зростання повітряного забруднення ґрунтів Pb (Zullini, Peretti, 1986). Хоча абсолютного зменшення щільності угруповань нематод не відбувалось, але частка відносно великих представників *Dogylaimida* зменшувалась, що, у свою чергу, призвело до зниження загальної біомаси комплексу нематод.

Осади амонію, які розповсюджуються з птахоферми, впливають на структуру ґрунтових комплексів нематод соснового лісу (Tamis, 1986). (Табл. 2. 3).

Осади амонію впливають на зростання пропорції фітофагів (переважно *Rotylenchus*) та личинок нематод, пов'язаних із комахами. Забруднення ґрунту цим поллютантом призводить до зменшення частки бактеріофагів, фунгіфагів та еврифагів. При збільшенні відстані від джерела забруднення зростає як індекс зрілості угруповань нематод (MI), так і показник різноманіття Сімпсона.

Металургійні підприємства забруднюють навколишні території різними типами токсикантів, насамперед важкими металами. Зростання вмісту цинку та міді в ґрунтах поблизу металургійних підприємств призводить до зниження загальної щільності комплексів нематод, їх різноманіття та зменшення значення індексу зрілості (MI) (Popovici, 1994). Відносна кількість *r*-стратегів (бактеріофагів) зростає за умов забруднення з 50 до 72%. При цьому частка фітофагів зменшується, хижаків та еврифагів зовсім зникають (табл. 2. 4).

Забруднення малими дозами важких металів (As, Cd, Cu, Cr, Ni, Pb, Zn) навколишнього середовища може мати мінімальний ефект для нематод, біологічної активності ґрунтів та росту рослин. Але із зростанням забруднення ріст рослин може припинитися, а присутня в екосистемі органічна речовина може розкладатися швидше, ніж синтезуватися. Така тенденція змін може бути продемонстрована за допомогою аналізу співвідношення функціональних груп нематод.

У Данії було проведено експеримент, у процесі виконання якого протягом 10 років у ґрунт вносилися мідь (750 кг/га). Мідь значно знизила загальну щільність угруповань нематод, особливо при низьких показниках рН, де цей метал перебуває у більш рухомій формі. За умов забруднення було відзначено зниження числа фітофагів та відповідне підвищення чисельності бактеріо- та фунгіфагів. Мідь негативно впливає на різноманіття комплексів нематод та підвищує частку *r*-стратегів, унаслідок чого значення індексу зрілості угруповання знижується. За більших значень рН вплив на індекс зрілості угруповання більш чутливий, ніж на загальну чисельність нематод.

Хижі мононхіди як можливі біоіндикатори. Ці відносно великі нематоди з характерною барилоподібною ротовою порожниною викликають значний інтерес завдяки можливості використання їх як засобу біологічного захисту рослин. Мононхіди завдяки своїм розмірам є звичайними у ґрунтах із відкритою текстурою, наприклад, лісовій підстилці. Крім того, вони дуже чутливі до механічного впливу на ґрунт. Оранка ґрунтів призводить до значної загибелі мононхидів. У лісовій підстилці розміри дорослих черв'яків *Clarkus papillatus* не тільки варіюють протягом року, визначаючи сезону динаміку, а й відрізняються залежно від типу ґрунтового гумусу, у якому тварина мешкає (Arpin et al., 1988).

Для того щоб оцінити чутливість мононхидів до оранки, було досліджено чотири пробні площі в Новій Зеландії (Yeates, Bongers, 1999). Таким чином було встановлено, що у двох ґрунтах щільність мононхидів була досить високою (11600–34200 екз./м²), а в двох інших відбувалося значне зниження щільності черв'яків (300–2500 екз./м²). Різний характер реакції на оранку було відзначено і для дощових черв'яків, що мешкають на поверхні ґрунту. Вони залишаються на досить високому рівні чисельності (117–228 екз./м²) у тих ґрунтах, де відбувається зниження щільності мононхидів, і навпаки, при збільшенні щільності нематод щільність олігохет зменшується. Визначено, що ґрунти, в яких чисельність дощових черв'яків

залишається високою при культивуванні, мають значну стабільність ґрунтових агрегатів. Той факт, що монохідні нематоди збільшують свою чисельність у тих ґрунтах, де кількість любрицид знижується, служить прикладом близьких взаємовідносин між ґрунтовими організмами та труднощів у використанні окремих популяцій або функціональних груп як індикаторів якості ґрунту.

2.3. Екологічні групи орибатидних кліщів та їх консортивна роль

Орибатидні кліщі належать до підряду *Oribatida*, або *Cryptostigmata*. Їх можна зустріти у різних ґрунтах, на поверхні лісової підстилки, на траві, кущах та стовбурах дерев, у водному середовищі. Орибатиди є однією з домінуючих у кількісному відношенні груп тварин в органічному горизонті багатьох ґрунтів, де їх чисельність може сягати кількох сот тисяч на квадратний метр поверхні ґрунту. Існує понад 7000 описаних видів орибатид, що належать майже до 1000 родів та 150 родин. При цьому необхідно відзначити, що фауна орибатид більшості тропічних біоценозів та південної півкулі майже не відома.

У життєвому циклі орибатид є шість постембріональних стадій: неактивна передлярва, активна лярва, протонімфа, дейтонімфа, тритонімфа та доросла стадія. Всі активні стадії живляться. Трофічні режими, які переважають на різних стадіях розвитку, можуть різнитися між собою. Дорослі особини кліщів живуть відносно тривалий час, протягом усього дорослого періоду життя відкладають яйця, і лише в окремих випадках яйцекладки можуть бути одноразовими. Час від відкладення яєць до статевого дозрівання кліщів варіює від кількох місяців до двох років. Загалом порівняно з іншими ґрунтовими тваринами відповідного розмірного класу орибатидні кліщі мають низький метаболічний рівень, низьку плодовитість, повільно розвиваються та являють собою приклад *K*-стратегів. Відсутні підстави, які б дозволяли розглядати ці особливості як адаптивні, скоріше вони віддзеркалюють еволюційні обмеження, вірогідно пов'язані з фізіологією травлення цих кліщів (Norton, 1994).

Для екологічних досліджень дуже зручно використовувати аналіз спектрів життєвих форм і їх дрібніших підрозділів – адаптивних (морфоекологічних) типів.

Усього можна виділити шість життєвих форм орибатид: мешканці поверхні ґрунту, мешканці дрібних ґрунтових шпар, глибокоґрунтові, мешканці товщі підстилки, неспеціалізовані форми, гідробіонти. На відміну від систем, запропонованих іншими дослідниками, у цій системі виділяється група дрібних орибатид – мешканців природних шпар ґрунту, що є досить зручним для аналізу населення орибатид у більшості природних зон, а також для вивчення темпів формоутворення орибатид (Криволицкий, 1968, 1971).

Мешканці поверхні ґрунту. Група мешканців поверхні субстрату (які живуть на поверхні ґрунту, у підстилці, мохах, що піднімаються на рослини) включає представників галюмноподібного, дамеоподібного, карабодоподібного і зеторхестоподібного морфоекологічних типів, що розрізняються, в першу чергу, способами захисту від ворогів та присутністю більш-менш подібних утворень для захисту від несприятливого впливу клімату (рис. 2. 2). Загальними морфологічними рисами є довгі, широко розставлені ноги з роздутими члениками, округла форма тіла, відсутність пристосувань для самостійного прокладання ходів і т. ін.

До *галюмноподібного* типу віднесено крупних округлих орибатид з гладкими, сильно склеротизованими і пігментованими покривами, добре розвинутими птероморфами чи іншими захисними утвореннями, представників птероморфних орибатид із родів *Ceratozetes*, *Eupelops*, *Trichoribates*, *Euretes*, *Galumna*, *Gustavia* та ін., а також крупних, сильно пігментованих представників родин *Liacaridae*, *Phthiracaridae* тощо. У більшості кліщів цього типу ноги тонкі з відносно довгими хетами, що перевищують за довжиною окремі членики ніг у кілька разів. Ноги можуть ховатися в особливі порожнини тіла: у *Ptyctima* – між протеросою і гістеро-

сомою, що прикривається під час небезпеки аспісом; у птероморфних форм – у поглиблення під птероморфами; у бесптероморфних, що входять до цієї групи, наприклад у *Liocarus* (деякі види), маються плечові виступи гістеросоми, у *Microzetidae* ноги можуть прибиратися під ламели.

Округла форма тіла, гладкі покриви, наявність утворень, що захищають ноги, служать у представників цього типу не тільки для захисту від висихання та інсоляції (хоч зменшення поверхні тіла у тих форм, що живуть відкрито, дуже важливе для скорочення випару), а й для захисту від хижаків.

Карабодоподібний морфоекологічний тип включає орибатид бесптероморфних, з помітним звуженням між протеросомою і гістеросомою, відносно довгими ногами із сильно склеротизованими члениками. Покриви товсті, з додатковими потовщеннями у вигляді валиків, мереж, осередків, вузликів і т. п. До цього типу відносяться представники родів *Carabodes*, *Cepheus*, *Hermanniella*, *Hermannia*, *Nanhermannia*, *Steganacarus* та ін. Захист від ворогів тут досягається шляхом потовщення покривів тіла і ніг, а не за рахунок утворення більш зручної для цього форми тіла і специфічних захисних елементів, як у представників попереднього типу.

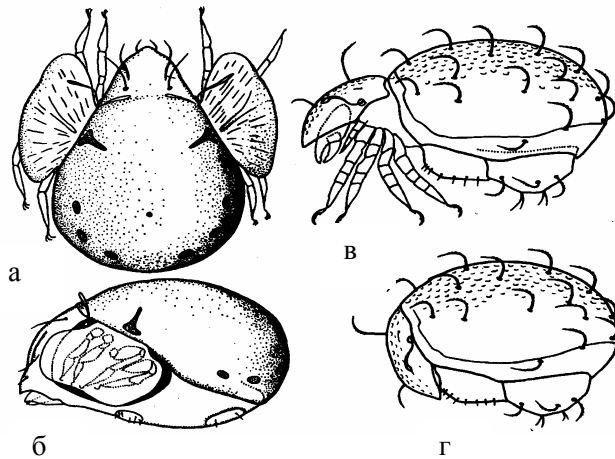


Рис. 2. 2. Пристосування до захисту ніг у поверхневих орибатид

а, б — *Calumna lanceata*;
в, г — *Holophtiracarus minus*

Довгі, широко розставлені ноги, довгі хети, піраміди шкірок передімагінальних стадій, що є в багатьох форм цієї групи, – ознаки винятково поверхневого існування. Вони перешкоджають проникненню їх у глиб ґрунту навіть порівняно по великих шпарях. До кліщів цього типу відносяться деякі представники родів *Damaeus*, *Neoliodes*, *Epidamaeus*, *Metabelba* та ін., а також види з роду *Ceratoppia*.

Мешканці дрібних ґрунтових шпар. Серед мешканців дрібних шпар ґрунту і підстилки (більших, ніж діаметр тіла кліщів) можна виділити два основних типи: опіоподібний і пункторибатоподібний. Перший деякою мірою подібний (загальним виглядом, довжиною і розташуванням ніг) з представниками дамеоподібного типу, другий – з представниками галюмноподібного. Мешканці поверхні ґрунту і підстилки і мешканці дрібних ґрунтових шпар характеризуються багатьма подібними рисами морфології, оскільки, як уже було встановлено М. С. Гіляровим (Гіляров, 1949), пересування тварин по шпарях, більших за розміри їх тіла, не вимагає формування спеціальних пристосувань.

Опіоподібний тип – це орибатиди дрібних розмірів, слабо пігментовані, з різким звуженням між протеросомою і гістеросомою, відносно довгими ногами і довгими хетами ніг і нотогастра. Найтиповішими представниками цього морфоекологічного типу є види родів *Orpia*, *Suctobelba*, *Oribella*, *Eremella*, *Eremulus* та ін. У лісах Європи орибатиди цього типу складають близько половини всього населення панцирних кліщів, вони дуже різноманітні й

у видовому відношенні. Тонкі покриви і дрібні розміри тіла і, як наслідок цього, слабка стійкість цих організмів до висихання пояснюють їх інтенсивні вертикальні міграції, причому малі розміри дозволяють кліщам безперешкодно переміщатися в підстилці і досить глибоко в ґрунті.

Пункторибатоподобний морфоекологічний тип включає дрібних, сильно пігментованих і відносно сильно склеротизованих панцирних кліщів, що мають тіло округлої форми, птероморфи, ламели і тому подібні захисні утворення. За розмірами ці кліщі приблизно відповідають представникам попереднього типу; вони також здійснюють інтенсивні вертикальні міграції, живуть у шпарах ґрунту і підстилці, можуть проникати досить глибоко в ґрунт, але морфологічно досить близькі до представників галюмноподібного типу, від яких відрізняються (крім екологічних відмінностей) меншими в кілька разів розмірами, слабкішим розвитком захисних утворень і тонкішими покривами. До цього типу можна віднести дрібні округлі форми родів *Punctoribates*, *Microzetes*, *Arenozetes*, *Minunthozetes*, *Nellacarus* і ін. (рис 2. 3).

Глибокоґрунтові орибатиди зустрічаються в аридних зонах, у тому числі в ґрунтах сухих степів, напівпустель, пустель і сухих субтропіків. Найчастіше вони живуть у кореневій зоні рослин – ризосфері. У Палеарктиці до цієї життєвої форми можна віднести тільки єдиний ломаніоподібний морфоекологічний тип. *Ломаніоподібний* тип – це орибатиди середнього чи дрібного розміру, подовжені, з короткими хетами, товстими ногами, розташованими в передній частині тіла, із клиноподібною протеросою. Цих кліщів звичайно відносять до «еуедафону», хоча в різних природних зонах вони живуть на різній глибині, але всюди можуть проникати в ґрунт глибше, ніж представники інших морфоекологічних типів. Сюди віднесені орибатиди з родів *Perlohmannia*, *Epilohmannia*, *Lohmannia*, *Papillacarus* та ін., а також представники «вищих» орибатид, що характеризуються такими ж рисами морфології й екології, наприклад *Orpia minus*, види роду *Simkinia*.

Мешканці товщі підстилки. Ці кліщі, імовірно, здатні розширювати шпари ґрунту меншого діаметра, ніж їхнє тіло, особливо в пухких субстратах. Розглянута життєва форма складається з двох адаптивних типів: нотроподібного й орибатритоподібного.

До *нотроподібного* морфоекологічного типу відносяться деякі кліщі з родів *Tothrus*, *Heminothrus*, *Camisia*, *Trhypochthonius* і подібні з ними за виглядом інші групи, що характеризуються клиноподібним тілом, відносно потужними ногами, товстими, притиснутими до поверхні тіла хетами, середніми чи великими розмірами. Для багатьох із них характерні довгі, спрямовані назад хети, на задньому верхньому краї розміщені гістеросоми, які сягають у *Nothrus palustris* половини довжини тіла. Ці кліщі живуть у порівняно пухкому субстраті, що складається з часток, які співпадають за розміром з їхнім тілом, а також у потужних підстилках. Вони розсовують досить великі частки і проникають глибше інших великих орибатид.

Орибатритоподібний морфоекологічний тип поєднує панцирних кліщів з родів *Oribotritia*, *Microtritia* і близьких до них, що відрізняються сильно опуклою дорсальною поверхнею гістеросоми, суцільною з боків поверхнею тіла, розташуванням ніг біля переднього кінця тіла, наявністю в багатьох форм гострого виступу чи товстих (перпендикулярні поверхні) хет на задньо-нижньому краї гістеросоми.

Неспеціалізовані форми орибатид можна підрозділити на дві підгрупи: первинно неспеціалізовані примітивні панцирні кліщі й еврибіонтні форми вищих орибатид.

До першої підгрупи віднесено орибатид, які живуть переважно в нижніх горизонтах підстилки і верхніх шарах ґрунту, середнього розміру, з округлою гістеросою, тонкими, слабо пігментованими покривами і тонкими ногами. Більшість кліщів цієї підгрупи – примітивні організми, що живуть у невеликих кількостях у вологих місцевостях (звичайно в нижніх шарах лісової підстилки). Існування у верхніх шарах ґрунту сприятливе завдяки забезпеченості їжею, захищеності від інсоляції, наявності великої кількості великих шпар у ґрунті (найбільш структурними в непорушених обробкою ґрунтах є верхні шари), але не-

сприятливе через наявність великої кількості хижаків як рослинного походження (хижі гриби, що нападають на кліщів з тонким покривом), так і тваринного (різноманітні хижі комахи і павукоподібні). Тут можна розрізняти палеакароподібний і гіпохтоноподібний морфо-екологічні типи.

До *палеакароподібного* типу віднесено представників Paleacaroidae, що не мають панцира, з великим набором хет (наскільки відомо, це край стенобіонтні кліщі).

Імовірно, найважливішими морфоекологічним пристосуваннями цієї групи є короткий період їх постембріонального розвитку (до того ж морфологічно різні послідовні стадії не сильно відрізняються одна від іншої) і здатність до партеногенезу.

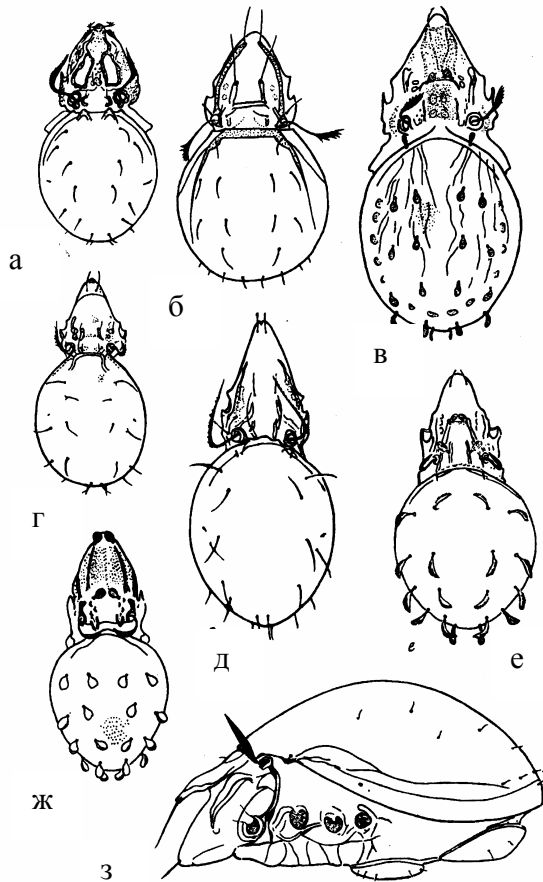


Рис. 2. 3. Орибатиди — мешканці малих ґрунтових шар

a – *Suctobelbella tatarica*; б – *Tuberoppia rotundata*; в – *Striatoppia opuntiseta*; г – *Oppiella nova*; д – *Oppia mastigophora*; е – *Stachyoppia muscicola*; ж – *Mystroppia sellnicki*; з – *Cultroribula junkta*

До *гіпохтоноподібного* морфоекологічного типу віднесено орибатид з тонкими, але сильніше склеротизованими і пігментованими, ніж у представників попереднього типу, покривами, часто з довгими хетами, округлою опуклою гістеросоною, відносно слабкими ногами. Ці кліщі живуть у більш різноманітних умовах і в незрівнянно більшій кількості, ніж представники попереднього типу, але все ж віддають перевагу верхнім шарам ґрунту й вологій підстилці. До цього типу можна віднести представників родин *Eulohmanniidae*, *Hypochthoniidae*, *Eniochthoniidae*, *Heterochthoniidae*, *Cosmochthoniidae*, *Brachychthoniidae*, *Pterochthoniidae* та ін. Панцир у кліщів цього типу складається з окремих, нерідко з'єднаних між собою склеритів. У багатьох кліщів цього типу (наприклад, *Heterochthonius*) так само, як і в більшості представників попереднього типу, на дорсальному боці тіла є товсті довгі хети, що виступають позаду тіла і з боків. У представників родин *Pterochthoniidae* і *Atopochthoniidae*, що відносяться до цього типу, ці хети широкі, листкоподібні і прикривають усю спинну по-

верхню. Такі хети є у форм зі слабо склеротизованими покривами. Вони служать, імовірно, для захисту покривів від ушкоджень при просуванні в субстраті і від хижаків.

До підгрупи неспеціалізованих еврибіонтних орибатид можна віднести панцирних кліщів орибатулоподібного і тектоцефоподібного типів.

Кліщі *орибатулоподібного* типу – представники вищих орибатид – відрізняються середніми розмірами, середньосклеротизованими і середньопігментованими покривами, слабким розвитком птероморф, ламел та інших виступаючих захисних утворень. Кліщі цього типу, до якого ми відносимо представників родів *Oribatula Hafenrefferia*, *Astegistes*, *Schelorbates*, *Liebstadia*, *Protoribates* і деяких дрібних, менше склеротизованих і пігментованих (ніж більшість представників цих родів) видів з родів *Ceratozetes*, *Liacarus*, *Oribella* та ін., є найчисленнішими в біотопах (із трав'янистою рослинністю) тундри, а також степів і луків.

Представники *тектоцефоподібного* морфоекологічного типу відрізняються незначними для орибатид розмірами, подовженим, середньосклеротизованим і середньопігментованим тілом, що часто має на поверхні нотогастра потовщені валики й інші утворення. Подовжене тіло цих орибатид і невеликі розміри дозволяють їм проникати досить глибоко в ґрунт, а порівняно міцні покриви – жити у верхніх шарах підстилки. Представники цього типу, до якого відносяться деякі види з родів *Tectocephus*, *Passalozetes*, *Carabodes* та ін., є найбільш еврибіонтними серед орибатид. Від представників попереднього типу такі кліщі відрізняються дрібнішими розмірами, подовженим тілом, слабкіше розвинутими захисними утвореннями, але так само, як і представники орибатулоподібного типу, вони найчисленніші на поверхні ґрунту і не мають спеціальних пристосувань ні для проникнення в глиб ґрунту шляхом самостійного прокладання чи розширення тонких ходів, ні для постійного мешкання на поверхні підстилки.

Гідробіонтні орибатиди. Усі згадані вище життєві форми орибатид – мешканці добре дренованих, а часто і посушливих ґрунтів. Але в заболочених лісах, на морській літоралі, у болотах, а також у торф'яних відкладеннях мешкають численні види, які не можуть бути віднесені до жодної з них. Це вимагає виділення особливої життєвої форми – гідробіонтів.

Інтерес до цих кліщів зріс у зв'язку з вивченням орибатид у торф'яних відкладеннях, де іноді домінують водні, а не ґрунтові форми. Розрізняють три морфоекологічні типи гідробіонтних орибатид: лімнозетидний, гідрозетидний, амеронотридний.

Лімнозетидний тип. Середнього розміру, сильно склеротизовані і пігментовані орибатиди з добре розвинутими ламелами і птероморфами, ботридіями і трихоботридіями. Типові представники – види родів із родин *Limnozoididae* і *Zetomimozoididae*. У межах цього типу багато живородних і партеногенетичних видів, передімагінальні стадії без щитів і склеритів на поверхні тіла. Полюбляють перезволожені ґрунти, болота, вологі мохи.

Гідрозетидний тип. Середнього розміру орибатиди з гладкими покривами, яйцеподібної форми, без птероморф. Це типові мешканці прісних, добре аерованих стоячих чи повільнотекучих водойм, у яких вони тримаються на водних рослинах. Зустрічаються й у перезволожених ґрунтах і мохах.

Амеронотридний тип. Середнього розміру кліщі з гранульованими, складчастими чи перетинчастими покривами, без ламел і птероморф. Типових представників групи можна знайти в родин *Ameronothridae*, *Selenoribatidae*, *Fortuniidae*; вони варті уваги завдяки тому, що постійно живуть у літораліях і під час припливу з'являються в морській воді. У межах цього типу виділено і більш дрібні екологічні групи, розглядати які тут немає необхідності. Відзначимо тільки, що, наскільки це зараз з'ясовано, представники родини *Selenoribatidae* є хижаками і поїдають дрібних безхребетних на літоралі.

Роль орибатид як біоіндикаторів

Види орибатид та їх комплексів надають певні можливості для оцінки стану наземних екосистем, їх якості, індикації властивостей та процесів. Вони мають високе видове різноманіття, зустрічаються в природі з високою щільністю популяцій, орибатиди легко можуть бути зібрані, облік може бути проведено протягом усього року, видова ідентифікація може бути відносно легко проведена. Більшість з орибатид мешкає у гумусовому горизонті, тобто у горизонті, що відповідає за родючість ґрунту, ці тварини представлені різними трофічними групами.

Серед індикаторних ознак якості ґрунту можуть бути використані такі властивості ґрунтових тварин (Linden et al., 1994): характеристики на рівні окремого організму (поведінка, розвиток), характеристики угруповань (видове багатство, трофічна структура, структура функціональних груп) та характеристики біологічних процесів (біоаккумуляція, модифікація ґрунтів).

Загальні тенденції змін структури угруповань *Oribatida* та *Astigmata* в агроєкосистемах. Агроєкосистеми штучно підтримуються на ранніх стадіях сукцесії (Odum, 1984). На доповнення до того, що вони значно змінені у фізичному та хімічному відношеннях, вони вміщують неприродні угруповання рослин. Під час культивування, сівозміни, монокультури, застосування пестицидів швидко зменшується кількість сприйнятливих видів, або вони зовсім зникають, особливо такі, життєвий цикл яких більший за рік, до яких належать *Oribatida*. Дренаж, полив, використання добрив стимулюють збільшення кількості тих груп мікроартропод, що залишилися, наприклад, Prostigmata. Так, орибатиди, хоч інколи й найбільш різноманітна група кліщів у ґрунтах агроєкосистем, демонструють значно меншу кількість видів за умов сільськогосподарської діяльності порівняно з поряд розташованими природними екосистемами (Tomlin, Miller, 1987). Орибатиди мають незначну можливість кількісно компенсувати навіть короточасні зміни умов навколишнього середовища. Зниження щільності популяцій цих кліщів безпосередньо після змін їхнього середовища дозволяє розглядати цю властивість як показник деградаційних процесів.

На противагу до *Oribatida*, кліщі *Astigmata* порівняно добре представлені в сільськогосподарських угіддях. Ця група спеціалізована в освоєнні просторово обмежених або тимчасових біотопів, тому може бути різноманітною та кількісно великою в агроєкосистемах. Популяції астигматних кліщів часто значно збільшуються внаслідок діяльності людини. Серед кліщів ця група була домінуючою у ґрунтах урбанізованих біотопів у Японії (Aoki, Kuriki, 1980). Таке зростання популяцій, можливо, пов'язане зі зменшенням щільності популяцій хижаків, коротким часом генерації астигматних кліщів та наявністю в них ефективної розселювальної стадії – гіпопуса.

Роди орибатид, які знайдено у ґрунтах сільськогосподарських угідь, зустрічаються у значно порушених біотопах, або в тих, що перебувають на ранніх стадіях сукцесійних змін. Види з родин Brachychthoniidae, Tectocephidae, Oppiidae є звичайними в порушених біотопах.

Відновний менеджмент. У той час коли кліщам із груп *Astigmata*, *Mesostigmata*, *Prostigmata* для колонізації відновлених ґрунтів необхідно декілька місяців, орибатидні кліщі потребують значно більше часу. Для відновлення структури комплексів орибатид після антропогенного втручання необхідно понад 10 років. За умов сівозміни, яка відбувається кожні 3–7 років, відновлення структури угруповань орибатид неможливе.

Використання орибатидних кліщів для оцінки інерції (відносна стійкість структури угруповання до пертурбації) та еластичності (час повернення до попереднього перед пертурбацією стану) екосистем потребує урахувати низьку продуктивність орибатидних кліщів та слабкі можливості цієї групи до розповсюдження. Ці особливості призводять до повільного відновлення початкового стану популяцій орибатид.

Вплив пестицидів. Як і ніші групи безхребетних, орибатидні кліщі підлегли селективному впливові пестицидів. Виявлено, що орибатиди можуть бути не чутливими до деяких інсектицидів, наприклад хлорпірофосу (Stark, 1992). Існують дані як про позитивний вплив пестицидів (Broadbent, Tomlin, 1979), так і про негативний, наприклад, у випадку з азадирахтином (Stark, 1992), не високими рівнями вмісту міді, 2,4,6-тринітротолуолу та *p*-нітрофенолу (Parmelee et al., 1993). Таким чином, характер реакції орибатидних кліщів на пестициди є вибірковим та видоспецифічним. Але даних із цього питання ще не достатньо для досить чіткого розуміння процесів, що відбуваються за умов забруднення середовища пестицидами.

Урбанізовані території. Вивчення біоіндикаторів стану урбанізованих територій показало, що орибатидні кліщі є групою, чутливою до повітряного забруднення середовища міст. Повітряне забруднення призводить до збіднення видового багатства угруповань ґрунтових кліщів та формування більш вирівняних угруповань (Steiner, 1995). Багато з видів орибатид значно чутливіші до змін мікроумов існування, ніж до рівня забруднення середовища.

Популяційна структура, видове багатство та репродукція орибатид негативно пов'язані з рівнем важких металів в урбанізованому середовищі (Denneman, Van Straalen, 1991). Фунгіфаги, що харчуються як клітинною стінкою гриба, так і її вмістом (наприклад, *Platynothrus peltifer*, *Nothrus silvestris*), більш уразливі до впливу важких металів порівняно з фунгіфагами, що живляться тільки вмістом грибових клітин (наприклад, *Tyrophagus similis*) (Siepel, 1995).

2.4. Екологічні групи дощових черв'яків

Анеліди колонізували морські, прісноводні і наземні місцеперебування. 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, яких приваблюють ґрунтові безхребетні, котрі витягаються на поверхню ґрунту при оранці, здебільшого дощові черв'яки, 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 (Балуев, 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, включаючись у 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).

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 значною мірою 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 менше 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 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 із 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 дощових 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).

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. Балуєв (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 за несприятливих умов, *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 діпаузують 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 діпаузи і на тих, які не мають фази діпаузи, 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*, *apesciques* і *endogees* і відмовившись від поділу «внутрішньоґрунтових» черв'яків (*endogees*) на дві групи (Перель, 1979).

Ендогейні (*Endogean*, *endogues*, з грецької *endon* – всередині 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*, *epigues*, з грецької *epi* – на поверхні та *gaia* – земля) – група черв'яків, які мешкають на поверхні ґрунту (Bouche, 1977). Еквівалентні «мешканцям підстилки» (Lee, 1959).

Норні (*Apescic*, французьке *apesciques* від грецької *apekas* – 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 «внутрішньоґрунтових» 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 («*apesciques*», 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 (підстил-

кових) видів, існує третя група – ґрунтово-підстилкових видів, яку всі згадані вище автори неправильно поєднують із 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, є 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 багатошарової 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 діапаузи. Здатність до діапаузи пов'язана з рядом фізіологічних адаптацій: здатністю накопичувати велику кількість запасних речовин (глікогену) у хлорогогенній тканині (Семенова, 1967), значним підвищенням вмісту гемоглобіну в крові під час діапаузи (Byzova, 1974).

Не усі види черв'яків можуть діапазувати (Балуев, 1950; Роднянская, 1957; Baltzer, 1956). Цієї здатності немає в багатьох видів, що харчуються на поверхні ґрунту. За несприятливих умов 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 діапаузи 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, пристосований 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

(Byzova, 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.

Підгрупи амфібіотичних форм

Багато видів *Lumbricidae* можуть тривалий час перебувати в сильно перезволоженому і навіть у затопленому ґрунті (Беклемишев, Четыркина, 1935; Чугунова, 1957; Edwards, Lofty, 1972) і лише в деяких із них життєвий цикл пов'язаний з водним середовищем. До таких амфібіотичних люмбрицид 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.

2.5. Екологічні групи павуків

Павуки можуть бути класифіковані в різні групи відповідно до їх стратегії полювання.

Павуки, які не використовують сіть для захоплення жертв, можуть бути розподілені на три головних групи: нічні павуки-блукальники, денні павуки-блукальники й засідники. Необхідно відзначити, що в Південній Європі деякі види, які звичайно не використовують сіті для відлову жертв, у дійсності будують сіті під камінням (деякі Salticidae і Lycosidae) або поводяться як засідники, ховаючись у норах під камінням протягом дня (*Lycosa narbonensis*).

Павуки, які будують сіть для здобування їжі. У польових умовах за формою сіті часто можна визначити павука до рівня родини або роду. Ці види можуть бути розподілені на чотири головних групи: павуки, які будують трубчасті сіті (відкриті або закриті), павуки, які будують плоскі сіті, сітки-рамки й сітки-сфери.

Фактори, які визначають просторовий розподіл павуків, можуть бути розглянуті на трьох ієрархічних рівнях (Wiens, 1989; Juhasz-Nagy, 1992): мікромісцеперебування, місцеперебування й ландшафт.

Біоіндикаційне значення павуків може розглядатися на популяційному рівні (або рівні виду) і на рівні угруповання.

Вибір мікромісцеперебування особинами павуків найбільш імовірно залежить від специфічних біологічних потреб або може відбивати стратегію уникання деяких факторів, наприклад внутрішньовидових зустрічей (Post, Riechert, 1977). Павук може сприймати мікромісцеперебування як потенційне місце для плетива павутиння, відкладання яєць, зимівлі, безпечного укриття від хижаків під час неактивної фази денного циклу.

Рівень угруповання

Відносини між угрупованнями павуків і рослинних типів вивчалися тривалий час (Allred, 1975). Існує близька відповідність між рослинністю й складом зв'язаних угруповань павуків. Ця відповідність обумовлена архітектурою рослинного покриву більшою мірою, ніж його розмаїтістю (Uetz, 1991; Duffey, 1993; Wise, 1993).

Механізм, завдяки якому рослинність впливає на вибір павуками місцеперебування, має складний характер. Значення мають структура рослинності, мікроклімат, харчування й міграційні процеси (Patric et al., 1999).

Структура рослинності (висота, відсоток покриття), імовірно, найважливіший параметр, що впливає на розміщення павуків. Наявність доступних структур для побудови ловчих сітей і укриттів безпосередньо впливає на склад угруповань павуків. Як рослинність, так і структура підстилки (потужність і склад мертвих рослинних залишків) визначають специфічні мікрокліматичні умови в даному місцеперебуванні. Специфічний мікроклімат діє як детермінуючий фактор у формуванні складу угруповань блукаючих та інших видів павуків (Tretzel, 1952).

Гільдії павуків, виділення яких ґрунтується на способі харчування, широко використовуються як залежна змінна у вивченні угруповань павуків (Root, 1967; Pettersson, 1996; Mason et al., 1997). Аналіз гільдій дає можливість виявити організацію угруповання павуків, що перебуває у взаємозв'язку зі структурою рослинності (Ehmann, 1994). Співвідношення багатства гільдій в угрупованні павуків можна передбачити на підставі особливостей рослинного покриву, незважаючи на мінливість видового складу самих гільдій (Abraham, 1983).

На тлі константності присутності функціональних груп у межах даного типу вегетаційної структури, у межах самої групи рік у рік і в різних місцях можуть спостерігатися зміни в структурі домінування. Зміни в домінуванні видів, імовірно, залежать від зміни мікрокліматичних умов відносно екологічної валентності видів (Canard, 1990; Ysnel et al., 1995).

Павуки вкрай чутливі до структури місцеперебування. Зміни в угрупованні павуків можуть бути показником екологічних змін, пов'язаних із природними або антропогенними змінами в структурі рослинності. Аналіз часових–просторово–тимчасових змін у складі угруповань павуків може бути підходом для біодіагностики еволюції або стійкості різних біотопів в умовах діяльності людини. Завдяки положенню павуків у трофічній мережі, інша екологічна інформація, що стосується інших компонентів тваринного населення (потенційні жертви або хижаки павуків), які населяють місцеперебування, може бути похідною з аналізу угруповання павуків (Patric et al., 1999).

Дуже обмежене число видів павуків є вузькими фахівцями й віддають перевагу унікальним місцеперебуванням (Duffey, 1993; Neet, 1995). Це обумовлено широкою екологічною валентністю павуків, що забезпечує їх здатність успішно існувати в контрастних місцеперебуваннях. Причини, чому вид павука представлений або виключений з даного місцеперебування (тобто фундаментальні провідні параметри), дотепер залишаються не ясними. Таким чином, було запропоновано, що індикативне значення якості місцеперебування не може бути отримане з аналізу зустрічальності окремих видів павуків у біотопах (Duffey, 1993; Neet, 1995).

Розробка індексів, заснованих на розмаїтості угруповань павуків, для оцінки природної якості сукупності різних біотопів для екологічної класифікації місцеперебувань у регіональному масштабі й масштабі окремої країни формує новий крок у системі біомоніторингу (Patric et al., 1999). Ruzicka і Bohac (1994) запропонували діагностичний метод, що ґрунтується на оцінці процентної участі в угрупованні трьох груп павуків. Перша група включає павуків, що звичайно зустрічаються на охоронюваних територіях Чехії (державні природні заповідники й неушкоджені території охоронюваних ландшафтів); павуки, які звичайно пов'язані з оброблюваними територіями (полями й лугами), потрапляють у третю групу; решта видів становлять другу групу. Індекс екологічного стану для угруповання, обчислений на підставі відносних частот зустрічальності особин трьох груп, показує ступінь природності або трансформації досліджених біотопів.

Інший підхід для оцінки якості біоти в масштабах країни розроблений Gajdos і Sloboda (1995) для території Словаччини. Відповідно з методом квадратного картирування, територія була розбита на 431 географічну територію (11 на 12 км). Оцінка ландшафту ґрунтується на видовій розмаїтості, зустрічальності й багатстві видів, що перебувають під загрозою зникнення. Оцінювання робилося на підставі бази даних, що містить понад 50000 записів (920 видів павуків) з 1793 місць.

Для того, щоб запропонувати новий підхід для біодіагностики, розробляються нові комп'ютерні бази даних для угруповань павуків Західної Франції, що включає понад 30000 записів для 660 видів павуків з більше ніж 500 місць. Створення бази даних має на меті визначення теоретично зв'язаних угруповань павуків для кожного типу місцеперебувань регіону (Canard et al., 1999). Склад цих теоретичних стандартних угруповань павуків для даного біотопу виводиться з комп'ютерної компіляції, що дозволяє перегрупувати всі зібрані види в одному біотопі в Західній Франції. Це вимагає стандартизованого списку типології місцеперебувань. Теоретичні угруповання точно відповідають найбільш різноманітним комплексам павуків, які можуть бути знайдені в досліджуваному біотопі. Таким чином, найбільш високий індекс видової розмаїтості (так званий індекс біотопічної якості) задається теоретичним стандартним угрупованням. Використовуючи контрольну індексну шкалу, комп'ютерна програма оцінює розходження між видовою розмаїтістю в біотопі, який цікавить, і стандартним контрольним угрупованням. Цей метод дозволяє порівняти якість біотопів у декількох подібних місцеперебуваннях.

Деякі специфічні екологічні особливості павуків лежать в основі їх біоіндикаційних властивостей. Безліч переваг використання павуків для біоіндикації можуть бути представлені в такий спосіб (Maelfait, Baert, 1988; Mulhauser, 1990; Furst et al., 1993; Neet, 1995):

- павуки представлені в екосистемах населенням з високою щільністю від ґрунту до більш високих рівнів рослинного покриву;
- павуки демонструють специфічні екологічні потреби до своїх природних місцеперебувань;
- мінливість угруповань павуків може бути виявлена навіть для малих територій у межах даного біотопу;
- павуки займають стратегічний рівень у харчових ланцюгах як хижак і жертва.

2.6. Життєві форми комах

До різних категорій життєвих форм у комах належать такі (Яхонтов, 1969):

1. Геобіонти – мешканці ґрунту, які можуть бути підрозділені на дрібніші угруповання:

а) ризобіонти – комахи, пов'язані з кореневою системою рослин: кореневі попелиці, деякі личинки жуків довгоносиків (*Curculionidae*) і златок (*Buprestidae*) та ін.;

б) сапробіонти – мешканці органічних залишків, що розкладаються: личинки жуків бронзівок (*Cetoniini*), багатьох мух (*Diptera*) та ін.;

в) сирфетобіонти, або копробіонти – мешканці гною, у тому числі гною, заготовлюваного деякими жуками-гноювиками (*Сорґіні*) для харчування їхніх личинок;

г) ботробіонти – мешканці нір, наприклад, личинки жуків-кравчиків (*Lethrini*), що харчуються заготовленою жуками їжею, а почасти й дорослі кравчики, личинки жуків-майок (*Meloe* sp. sp.), що розвиваються в гніздах земляних бджіл за рахунок пилку й нектару квіток, заготовлених бджолами, і т. д.;

д) планофіли – комахи, яким властиве пересування; наприклад, хижі жужелиці (*Carabidae*).

Виділення такої групи життєвих форм комах, звичайно, не означає нерухомості інших геобіонтів, але підкреслює типову властивість цієї групи, яка призвела до специфічних морфобіологічних особливостей.

М. Френцель (1936) пропонує підрозділити ґрунтових комах за ступенем їх зв'язку із ґрунтом на три групи: а) геобіонти – мешканці ґрунту в усі періоди їх розвитку; б) геофіли – населяють ґрунт тільки в певні періоди їх онтогенезу та в) геоксени – використовують ґрунт більш-менш випадково для тимчасового укриття.

2. Епігеобіонти – комахи, що тримаються більш-менш відкритих ділянок поверхні ґрунту. Тут також можна намітити кілька підлеглих угруповань, наприклад:

а) псамобіонти – комахи, пристосовані до життя на піщаному субстраті: деякі види жуків-чорнишів (*Tenebrionidae*), саранові роду *Hyalorrhypis* та ін.;

б) петробіонти – мешканці кам'янистих ділянок, наприклад, саранові роду *Pezotmethis* Uv.;

в) галобіонти – мешканці засоленних ділянок ґрунту, наприклад, клоп *Halosalda lateralis* Fall, або жужелиця *Dyschirius salinus* Schaum.

3. Герпетобіонти – комахи, що живуть серед рослинних та інших органічних залишків на поверхні ґрунту, наприклад, під опалим листям і т. д., причому мешканців лісової підстилки звичайно називають страобіонтами.

Деякі екологічні угруповання комах, властиві геобіонтам, зустрічаються й серед герпетобіонтів, але представлені тут звичайно іншим комплексом видів, як, наприклад, сапробіонти: деякі трипси (*Thysanoptera*), личинки багатьох двокрилих (*Diptera*), єгипетський тарган (*Polyphaga aegyptiaca* L.) та ін., або планофіли: багато жуків сімейства *Staphylinidae*, жужелиці (*Carabidae*).

Сирфетобіонти (копробіонти) навіть більше звичайні тут, ніж серед ґрунтових шарів, наприклад, жуки-карапузики (*Histeridae*), гнойовики (*Coprina*), багато личинок мух род. *Sarcophagidae* і *Muscidae*.

4. Хортобіонти – мешканці трав'яного покриву.

2.7. Екологічні групи личинок коваликів (*Elateridae*)

За типом харчування В. Г. Долін (1961) поділяє дротянок на такі групи:

1. Усеїдні, але переважно фітофаги, пов'язані зі злаковою рослинністю (роди *Agriotes*, *Ectinus*). Нормальний розвиток личинок може відбуватися і без споживання тваринної їжі.

2. Усеїдні, із сильно вираженою фітофагією, але потребують для нормального розвитку їжу тваринного походження (роди *Corymbites*, *Selatosomus*).

3. Усеїдні, зі слабо вираженою фітофагією, які віддають перевагу рослинним залишкам і хижацтву (роди *Melanotus*, *Limonius*, *Athous*). За дефіциту вологи в ґрунті або відсутності тваринної їжі личинки цієї групи серйозно пошкоджують насіння, підземні стебла і коріння-бульбоплоди.

4. Хижаки і некрофаги, здатні до сапрофагії, що не пошкоджують живі рослини (роди *Cardiophorini*, *Elater*, *Synaptus*, *Prosternon*, деякі підроди роду *Athous*).

5. Облігатні хижаки (роди *Lacon*, *Adelocera*, *Hypoganus*, *Calambus* і підроди роду *Athous*: *Diacanthous*, *Stenagostus*).

За типом харчування відповідні групи дротянок слід назвати так: 1) фітофаги; 2) фітозоофаги; 3) зоофітофаги; 4) хижаки; 5) облігатні хижаки.

2.8. Екологічні групи личинок пластинчастовусих (*Scarabaeidae*)

За способом життя і харчування серед личинок *Scarabaeidae* виділяються такі групи (Медведев, 1952):

1. Личинки, що вільно живуть у ґрунті й активно розшуковують їжу, яка складається з коренів (узагалі підземних частин) рослин, переважно живих, а також відмерлих. Ці личинки, особливо в молодому віці, значною мірою харчуються і перегноєм. Сюди відносяться личинки хрущів із триб *Ratellini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini*, *Glaphyrini* і, частково, *Dynastini* (*Pentadon*). Значна частина личинок цієї групи є шкідниками сільсько-господарських і лісових культур. Багато видів шкодять і в імагінальній фазі.

2. Личинки, що живуть у ґрунті в місцях скупчення рослинних детритів (гнізда мишей, ховрашків, скупчення перегною, сміття, стружок тощо), що активно розшуковують корм і годуються мертвими рослинними залишками. Сюди відносяться частково носороги (*Oryctes*), кукурудзяні гнойовики (*Pentodon*), деякі бронзівки (*Epicometis hirta*, *Oxythyrea funesta*, *Potosia* (*Netocia*) *hungarica* та інші види підроду *Netocia*, деякі *Aphodiini* (*Pleurophorus*, *Mothon*, *Aphodius plagiatus*). Усі види цієї групи в личинковій фазі нешкідливі, але багато з них шкодять у імагінальній фазі.

3. Личинки, що живуть у ґрунті та харчуються підземними грибами. Сюди належить *Odontaeus armiger*. В усіх фазах нешкідливий.

4. Личинки, що живуть у мурашниках та харчуються матеріалами мурашиного гнізда. Сюди належить *Potosia metallica*. Личинка нешкідлива, жук пошкоджує квіти рослин.

5. Личинки, що живуть у порохнявій деревині і деревній потерті та харчуються рослинними детритами. Сюди відносяться всі *Lucanidae*, *Dynastini* (частково), *Trichiini*, *Valgini*, *Celoniini* з пологів *Cetonia*, *Liocola*, *Potosia*. Личинки нешкідливі, але деякі з них є проміжними хазяїнами паразитів домашніх тварин, деякі види шкодять в імагінальній фазі.

6. Личинки, що живуть у трупах тварин. Сюди відносяться види *Trox*. Нешкідливі.

7. Личинки, що розвиваються в природних купах калу тварин і харчуються ним. Здатні до пересування в межах даної купи. Сюди належить більшість личинок *Aphodiini*. Нешкідливі. Деякі види в імагінальній фазі є проміжними хазяїнами паразитів людини.

8. Личинки, що живуть у субстраті, підготовленому для них батьками та харчуються ним і не здатні до відшукування собі їжі. Сюди відносяться дві підгрупи:

а) ті, що живляться калом тварин, заготовленим у вигляді ковбасок, груш тощо – гнойовики з триб *Coprini* і *Geotrupini*. Для культурних рослин нешкідливі. Деякі види в імагінальній фазі є проміжними хазяїнами паразитів людини і домашніх тварин;

б) ті, що живляться рослинною масою, заготовленою в ґрунті в особливих осередках – кравчики (рід *Lethrus*). Шкодять в імагінальній фазі.

Тривалість генерації в різних представників розглянутих сімейств коливається від двох до шести генерацій на рік. Тут можна розрізнити такі типи:

1. Багаторічна генерація, остання зимівля в імагінальній фазі. Наприклад: травневий хрущ (*Melolontha*) має чотири- або п'ятирічну генерацію. Після зимівлі літає весною і відкладає яйця, з яких того ж літа виходять личинки. Вони зимують тричі (при чотирирічній генерації) або чотири рази (при п'ятирічній генерації), наприкінці літа перетворюються на лялечок, восени виходить жук, що зимує. Квітневий хрущ (*Rhizotrogus aequinoctialis*) та інші види цього роду мають трирічну генерацію. Після зимівлі жук літає весною і відкладає яйця. Личинки, які з'явилися того ж літа, зимують двічі, наприкінці літа перетворюються на лялечок, восени виходять жуки, що зимують. Вірогідно, такий же тип генерації мають хрущі роду *Chioneosoma*.

2. Багаторічна генерація, усі зимівлі відбуваються у фазі личинки, яка після останньої перезимівлі перетворюється на лялечок навесні; виліт жуків відбувається наприкінці весни або влітку. Личинки з яєць відроджуються того ж літа, коли були відкладені яйця. Наприклад: жук-олень (*Lucanus cervus*) має шестирічну генерацію, личинка зимує 6 разів; жук-носоріг (*Oryctes nasicornis*) має чотирирічну генерацію, личинка зимує 4 рази; мармуровий хрущ (*Polyphylla fullo*) і волосатий хрущ (*Anoxia pilosa*) мають трирічну, а іноді чотирирічну генерацію, личинки зимують 3 або 4 рази; червневий хрущ (*Amphimallon solstitialis*), хрущ Нордманна (*Monotropus nordmanni*), хлібний кузька (*Anisoplia austriaca*) мають дворічну генерацію, личинки зимують 2 рази.

3. Однорічна генерація, зимівля тільки в імагінальній фазі. Наприклад: оленка волохата (*Epicometis hirta*), угорська бронзівка (*Potosia hungarica*), гнойовики з триб *Coprini*, *Geotrupini*, кравчики (*Lethrus*), деякі *Aphodiini*.

4. Однорічна генерація, зимівля у фазі личинки. Наприклад: садовий хрущик (*Phyllopertha horticola*), квіткоїди (*Anomala*), піскорийки (*Hoplia*), листові хрущики (*Homaloptia*), багато видів кузьок (*Anisoplia segetum*, *A. leucaspis*, *A. deserticola*), деякі бронзівки (*Cetonia aurata*, *Potosia metallica*), пістряки (*Trichius*, *Gnorimus*), кравчик (*Lethrus apterus*), деякі *Aphodiini*.

5. Однорічна генерація, зимівля в личинковій та імагінальній фазах. Наприклад: рудий нічний хрущик (*Serica brunnea*), шовковистий нічний хрущик (*Maladera holosericea*), золотаво бронзівка (*Cetonia aurata*), короткокрилий пістряк (*Valgus hemipterus*). *hydrochoeris*).

6. У році дві генерації. Наприклад: деякі види *Aphodius* (*Aphodius melanostictus*, *A. hydrochoeris*).

Незалежно від тривалості генерації усі личинки пластинчастовусих і близьких до них сімейств рогачів і троксів мають три віки, тобто линяють тричі і після останнього линяння перетворюються на лялечок. Личинки, які вийшли з яйця і ще не перелиняли, називаються личинками 1-го віку, що перелиняли 1 раз – личинками 2-го віку і перелиняли двічі – личинками 3-го віку. Розмір личинок поступово збільшується в проміжках між линьками, причому їхні зовнішні покриви, крім сильно хітинизованих частин (голови, вусиків, кінцівок), поступово розтягуються. Тому хоча за розміром личинки і можна судити приблизно про її вік, при цьому можливі помилки, тому що розмір личинок уже після виходу з яйця може розрізнитися, а

личинка, яка щойно перелиняла, розміром може не відрізнятися від личинки попереднього віку перед линянням. Для виміру личинки проміряють її довжину по спині від переднього краю лоба (основи верхніх щелеп) до анального отвору. Більш надійне визначення віку личинки за розміром головної капсули – її довжиною і шириною. Довжина вимірюється від потилиці до переднього краю лоба (без лиштви), ширина в найширшому місці голови – відразу за основою вусиків, або посередині довжини, залежно від форми голови.

Якщо личинка перебуває в одному віці понад рік, то визначити, скільки часу вона прожила, неможливо. За станом верхніх щелеп можна лише довідатися, чи давно перелиняла дана личинка. У личинки травневого хруща верхня щелепа неперелинялої або, навпаки, давно перелинялої личинки відрізняється притупленим кінцем і наявністю западини, що перетинає її верхню частину. Верхня щелепа недавно перелинялої личинки відрізняється насамперед загостреним кінцем, а, крім того, верхня її частина на деякій відстані від ріжучого краю перетинається двома поперечними післялиньковими борозенками, від яких до ріжучого краю мандибули тягнуться численні післялинькові зморщечки. З часом унаслідок постійного тертя об ґрунт кінець щелепи притуплюється, післялинькові борозенки і зморщечки стираються і щелепа стає такою, як у личинки, що не перелиняла.

2.9. Екологічні групи личинок ґрунтових лускокрилих (Lepidoptera)

За характером живлення на основі класифікації М. С. Гілярова та Л. С. Семенової (1977) гусениць *Macroheterocera* можна розподілити на дві трофічні групи: сапрофагів та фітофагів. За іншою класифікацією (Яхонтов, 1969) гусениці лускокрилих-геофілів є стратобіонтами (сапрофаги, що мешкають у підстильці) та ризобіонтами (фітофаги, пов'язані з кореневою системою рослин). До стратобіонтів належать представники совок та п'ядениць з підродин *Herminiinae* та *Scopulinae* відповідно (Усков, 2003). Гусениці стратобіонтів живляться мертвим листям дерев та кущів, а також опадом трав'янистих рослин. Сапрофагія гусениць прискорює розклад рослинної органіки та гуміфікації, збагачує ґрунт речовинами, необхідними для живлення рослин. До ризобіонтів належать представники підродин *Irimorphinae*, *Hadeninae*, *Noctuinae*. Умовно гусениць-ризобіонтів можна розподілити за характером контакту з ґрунтовими та надґрунтовими частинами рослин на дві групи. Перша група містить гусениць, які живляться тільки підземними частинами рослин. Це личинки тонкопрядів *Alphus sylvinus*, та *Herpialus humuli* та совок – *Hydraecia micacea*, *H. ultima*, *Stauraphora celsia*, *Cerapteryx graminis*, *Agrotis exclamationis*, *A. ipsilon*, *A. vestigalis* (Усков и др., 2000). До складу другої групи належать гусениці, які можуть поряд з корінням використовувати як їжу ще й близько розташовані до поверхні ґрунту листя та частини стебла: *Apamea lateralia*, *Mesapamea didyma*, *Rhizidra lutosa*, *Amphipoea fucosa*, *Celaena leucostigma* та ін. (Усков, 2003).

2.10. Екологічні групи личинок двокрилих (Diptera)

Личинки двокрилих комах представлені рядом родин (табл. 2. 5), які відрізняються сукупністю морфологічних і екологічних особливостей (рис. 2. 4). У трофічному відношенні двокрилі можуть бути розподілені на п'ять груп – фітосапрофаги; зіскрібачі з поверхні підстилки, мікрофаги, міцетофаги та хижачки (табл. 2. 5).

До числа фітосапрофагів належать Tipulidae, Bibionidae, мікрофагами є Stratiomyidae, хижий спосіб харчування властивий Asilidae, Dolichopodidae, Rhagionidae, Tabanidae і Therevidae. У цілому, личинки двокрилих пов'язані з підстилкою та верхніми ґрунтовими горизонтами і зі збільшенням глибини ґрунту кількість цих тварин зменшується.

2.11. Екологічні групи личинок гедзів (Tabanidae)

Прогрес в еволюції табанід, так само як і представників усього ряду двокрилих, адекватний удосконалюванню функціональних систем організму, властивому комахам у всіх стадіях розвитку (Родендорф, 1964). В сучасному поширенні й розквіті табанід у системі ряду значну роль зіграло вдосконалювання життєво важливих процесів, що забезпечили високу фізіологічну лабільність саме личинкової стадії, яка визначає тривалість їх життєвого циклу (Андреева, 1990).

Набуття в ході історичного розвитку личинками двокрилих червоподібної форми тіла, яка дозволила жити й укриватися в товщі живильного субстрату, виділена Б. Б. Родендорфом (1964) як визначальна тенденція в еволюції цих комах. Удосконалення форми тіла й способу життя спричинило ряд інших адаптивних перебудов, серед яких найважливішими є редукція ніг, зміна будови голови й ротових органів, розвиток багатоклітинної й позакишкового травлення (Андреева, 1990).

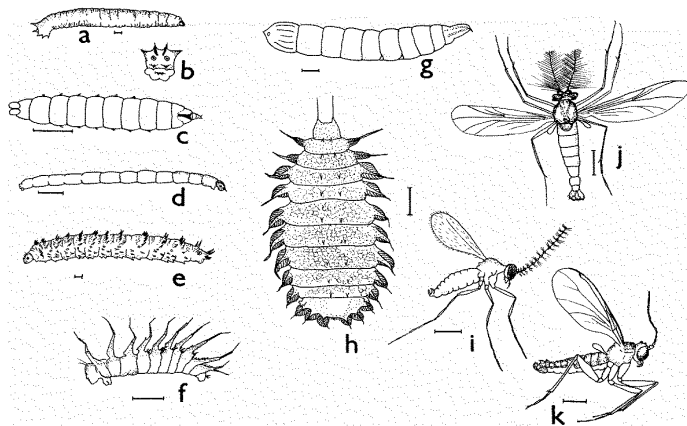


Рис. 2. 4. Деякі морфологічні типи ґрунтових личинок Diptera (за Frouz, 1999)

A–h – личинки; a – Tipulidae;
b – Tipulidae вигляд ззаду;
c – Cecidomyiidae; d – Chironomidae;
e – Bibionidae; f – Ceratopogonidae;
g – Empididae; h – Fanniidae;
i–k – дорослі; i – Cecidomyiidae;
j – Chironomidae; i– Sciariidae

Гумусовий горизонт є середовищем перебування для багатьох безхребетних, які своєю діяльністю поліпшують його структуру, а отже, і умови перебування. Деякі з них (дощові черв'яки, личинки двокрилих, молюски та ін.) служать джерелом їжі для хижих личинок гедзів. У літературі неодноразово згадується про приуроченість личинок гедзів різних видів до конкретних біотопів, наприклад личинок *Ch. pictus* до перебування в берегах водойм і заболоченостей із заростями вільхи чорної, черемшини й ліщини, личинок *Ch. saccutiens* – до піщаних берегів струмків і річок із чистою проточною водою, личинок роду *Hybomitra* найчастіше знаходять у купинах, що поросли мохами й осоками, і берегах евтрофних боліт (Скуфьин, 1968; Лутта, 1970; Thomas, 1971; Васюкова, 1972; Lane, 1976). Існує залежність розподілу місць виплоду від характеру субстрату (мінералізація й гумусованість (Teskey, 1969; Dukes et al., 1974) і його хімізму, хоча значення рН середовища для розвитку личинок не встановлено. Пристосованість ґрунтових комах до природних коливань концентрації ґрунтових розчинів порівняно висока. Личинки ряду родів, здебільшого середземноморського й пустельного комплексів, пристосовані до життя у водоймищах із підвищеною мінералізацією (*Tabanus subsabuletorum*, *T. sabuletorum*, *Hybomitra acuminata*, *H. erberi*, *H. nigrivitta*, *H. peculiaris*, *H. staegeri*, *Atylotus quadrifarius*, *A. flavoguttatus*, *A. pulchellus*, *Haematopota turkestanica*) (Шевченко, 1961).

Надзвичайна пристосованість личинок окремих видів гедзів дозволяє їм заселяти місцеперебування з високим вмістом не тільки солей, а й органічних з'єднань, що розкладаються, наприклад стоки тваринницьких ферм, басейн для вимочування кенафу, береги водойм, забруднені побутовими відходами або мазутом (Джафаров, 1960; Gingrich, Hoffman, 1967;

Трофічні групи ґрунтових личинок двокрилих (Diptera)
(за Novameyer, 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 з поверхні (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)

Кадырова, 1975). Очевидно, приуроченість місць розвитку личинок до конкретних біотопів пов'язана не стільки з хімізмом середовища, скільки з комплексом умов, характерних для типу ґрунту цих біотопів, що порівняно незмінно формуються під впливом подібних умов навіть у різних кліматичних зонах. До них можна віднести механічний склад ґрунту, що впливає на тепловий і водний режими, насиченість ґрунту киснем і вміст певних мікроелементів, що залежить від характеру мікрофлори. Останнє має чи не найосновніше значення, з огляду на значну поширеність сапрофагії й мікрофагії (Андреева, 1990).

Мікрофлора ґрунтів складається з водоростей, бактерій і грибів. Життєдіяльність мікроорганізмів залежить від характеру ґрунтів і складених на них рослинних асоціацій, що впливають на гуміфікацію ґрунту. Дуже небагата мікрофлора, з переважанням специфічних груп, у кислих торф'янистих ґрунтах, де поряд із загальною бідністю ґрунтової фауни відмічаються лише рідкі знахідки личинок гедзів – переважно широко розповсюджених видів-убіквістів (*Tabanus autumnalis*, *T. bromius*, *Haematorota pluvialis*). Таким чином, найімовірніше, що еволюційна радіація личинок гедзів різних видів у межах не тільки однотипних, а й різко відмінних за умовами біотопів, обумовлена пошуком достатніх харчових ресурсів з найменшою кількістю можливих конкурентів (Андреева, 1990).

Системи життєвих форм будуються на підставі урахування морфоекологічних ознак, вони можуть поєднувати не тільки близькі таксони й звичайно не збігаються з філогенетичними системами. У свою чергу, наявність ряду певних морфоадаптивних ознак в організмів служить індикатором умов їх розвитку. Вивчення життєвих форм організмів допомагає розкрити різноманіття шляхів їх історичного розвитку й вносить істотний вклад у вирішення багатьох питань, у тому числі поширення й таксономії (Криволуцкий, 1971; Алеев, 1980; Шарова, 1987; Андреева, 1990).

Грунтуючись на вибірковості до тих або інших умов перебування, К. В. Скуф'їн (1956) запропонував першу емпіричну систему «циклічних суббіоморф», виділивши п'ять типів личинок: водні лімnofіли, водні реофіли, напівводні, ґрунтові гігрофільні й мезофільні.

Тип місцеперебування, з яким у конкретній місцевості пов'язані личинки тих або інших видів гедзів, не може бути достатньою основою для надійної класифікації їх життєвих форм (Андреева, 1990). Як аргумент на доказ цієї тези автор наводить той факт, що серед личинок з більш повно вивченою екологією відомі форми з різною екологічною валентністю – від вузьких стенотопів до евритопів-убіквістів. Локалізація місцеперебувань личинок частини видів гедзів з інтразональними ареалами залежить від кліматичних умов у конкретних зонах (Бей-Биенко, 1966). Це підтверджується відомостями про основні типи місцеперебувань личинок гедзів у різних регіонах, отриманими у результаті багаторічних досліджень (Скуф'їн, 1949; Лутта, 1970; Соболева, 1977; Андреева, 1984). Типізація личинок гедзів має велике систематичне, екологічне й еволюційне значення й потребує надійного обґрунтування. Вивчення екології й функціональної морфології личинок гедзів, що живуть у різних умовах, показало, що певним умовам перебування відповідають конкретні морфоадаптивні показники личинок (Андреева, 1982). Вони пов'язані зі структурами, що формуються в процесі еволюції й забезпечують єдність організму й умов життя. Поєднання морфоадаптивних ознак, характерних для ряду життєвих форм личинок, запропоноване як новий критерій для обґрунтування первісної системи, а подальші дослідження допомогли доповнити й поглибити саму систему й оцінити роль адаптації у формуванні ареалів представників родини (Андреева, 1987; Бургер, Андреева, 1988).

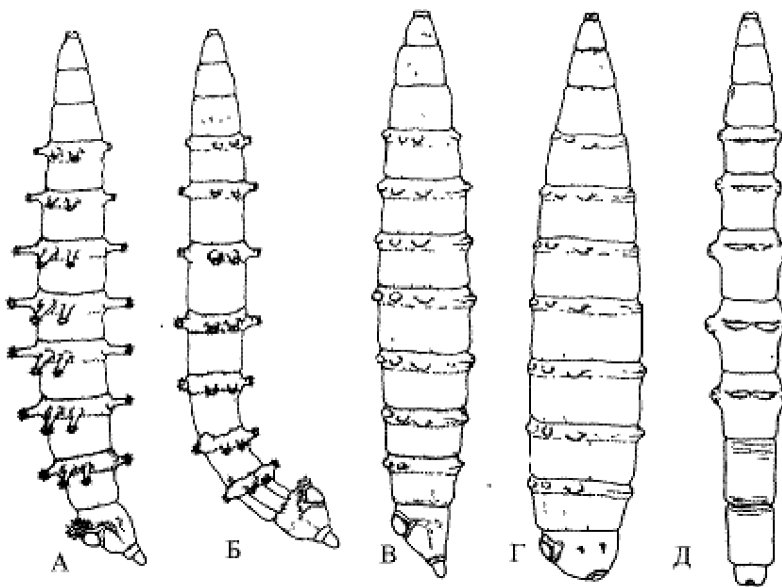


Рис. 2. 5. Загальний вид личинок гедзів різних життєвих форм (за Андреева, 1990)

А – реофіли;
Б – субреофіли;
В – гемігдробіонти;
Г – псамітобіонти;
Д – псамобіонти

Розвиток личинок гедзів пов'язаний або з водним середовищем, або із ґрунтами різного ступеня вологості. Характер впливу навколишнього середовища, умови харчування й дихання личинок залежно від умов місцеперебування істотно відрізняються й визначають будову й величину відповідних функціональних структур. Аналізуючи умови, під впливом яких відбувався еволюційний розвиток морфологічних і фізіологічних адаптацій личинок гедзів, установили такі основні фактори: вологість середовища перебування, його щільність і рухливість (швидкість течії). Ступінь розвитку конкретних адаптацій до вологості середовища прийнятий як основний критерій для виділення вищих категорій системи – типів (Андреева, 1990).

Розбіжності між виділеними в такий спосіб типами гідробіонтів і едафобіонтів достовірні фізіологічно і візуально помітні за морфологічними показниками (рис. 2. 5). Однак існує цілий спектр дискретних форм із комбінацією ознак сусідніх типів. Проміжне й за

екологією, і за морфологічними показниками положення більшості цих форм у випадку віднесення їх до вже виділених типів позбавляє сенсу всю типізацію. З погляду основ еволюційного формоутворення найбільш природно об'єднати їх у тип гемігідробіонтів, сама назва якого відбиває їх проміжне положення, форми, що наближаються за розглянутими ознаками до представників чітко виражених типів гідробіонтів і едафобіонтів, згрупувати у два перехідних класи, що зв'язують всю систему. Дробова градація усередині типів обумовлена зміною морфологічних структур під впливом щільності й рухливості середовища.

Адаптивні зміни морфологічних структур відбуваються під впливом комплексу факторів, властивих конкретним умовам, але простежується й прямий зв'язок між станом певного фактора й ступенем зміни ознак. Так, фактор вологості середовища безпосередньо пов'язаний зі співвідношенням у личинок площ покривів з різною проникністю (хетоїдні поля й глянсові ділянки), покреслених гофруванням або позбавлених їх, співвідношенням діаметра й довжини дихального сифона, величиною анальних бугрів і будовою деталей ротового апарата. Фактори щільності й рухливості середовища вплинули на зміну форми тіла, і особливо каудального сегмента, біляанальних утворень, форму й величину рухових горбків, а також їх озброєння, ступінь склеротизації деталей голови. Своєрідною адаптивною структурою є також стигмальний шип на кінці дихального сифона, відомий спочатку для личинок роду *Chrysops*, а нині і для представників родів *Tabanus* і *Hybomitra*. Всі ці личинки живуть у сильно зволоженому глинистому або мулистому ґрунті й формування стигмального шипа допомагає уникнути засмічення дихального сифона.

У процесі пристосування організмів до навколишнього середовища відбувається перетворення не тільки видимих зовнішніх структур, а й внутрішніх, відповідальних за фізіологічні функції, при цьому фізіологія відрізняється більшою чутливістю до впливів середовища й мінливіша за морфологію (Бей-Биенко, 1959). Дослідження діапазону адаптивних перетворень ряду морфологічних показників дозволили встановити, що в личинок гедзів різних життєвих форм істотно відрізняються: товщина й характер розташування на сегментах епікутикулярного шару; вміст у покривах жироподібних речовин; концентрація сухої речовини й білка у гемолімфі.

ТИП ЕДАФОБІОНТИ

Личинки в розвитку менш пов'язані з водним середовищем або індиферентні до його наявності. Трапляються, як правило, вдалині від водойм у ґрунті, під каменями, у гнилій деревині. Розвиваються в місцях, де відсутні постійні джерела зволоження ґрунту й можливе пересихання верхнього шару внаслідок високої інсоляції. Виняток становлять личинки деяких дрібних видів гедзів, мешканців південних регіонів, що звичайно дотримуються мезофільних ділянок уздовж берегів рік і водойм. Освоєння перехідними формами у бік едафобіонтності більш мезофільних ділянок пов'язане з поступовою зміною морфологічних ознак, особливо у видів середземноморського фауністичного комплексу. Хоча вологість повітря між частками ґрунту звичайно дорівнює 100 %, однак на ділянках, віддалених від берегової лінії, нерідкі зміни режиму вологості.

За умов перебування на межі дефіциту вологи й високої інсоляції виникає підвищена потреба захисту організму від втрати води, відповідно площа хетоїдних полів у едафобіонтів скорочується до 15–11 %, вміст жироподібних речовин у покривах збільшується до 1,08–1,36 %, більше ніж удвічі порівняно з гідробіонтами зростає товщина епікутикулярного шару, концентрація сухих речовин у гемолімфі становить у середньому 14,5 %, білка 10,96 %. Передній кінець тіла дуже рухливий, подібний з таким у личинок *Muscidae*, форма каудального сегмента від широкоовальної до підрубленої, його ширина звичайно в 1,5 рази й більше перевищує довжину. За ступенем розвитку морфоадаптивних структур і відповідно особливостей екології едафобіонтних личинок

можна розділити на два основних класи: клас перехідних форм і клас справжніх едафобіонтів.

Клас перехідних форм. Включає особин, які на початковому етапі розвиваються поблизу постійних або тимчасових водойм. Потім зміцнілі личинки 3–4 віку мігрують на відстань до декількох десятків метрів від води. За формою тіла й станом адаптивних ознак більшість представників цього класу перебуває в проміжному положенні між гемігідробіонтами й едафобіонтами. До складу класу можна включити личинок більшості видів роду *Naematorota*, деяких видів роду *Tabanus* із груп *T. bromius* (*T. indrae*, *T. maculicornis*), *T. bovinus* (*T. sudeticus*, *T. prometheus*) і деяких видів родів *Hybomitra*, *Atylotus*, *Theriopectes*.

Клас справжніх едафобіонтів. Розвиток відбувається у мезофільних або ксерофільних біотопах і не пов'язаний з наявністю водного середовища. За спеціалізацією до перебування в певному типі біоценозу, характером пересування в субстраті й морфоадаптивними особливостями розглянутий клас, у свою чергу, диференційований на два підкласи. Морфологічні показники, характерні для типу едафобіонтів, виражені в представників обох підкласів значно більше, ніж у видів із класу перехідних форм.

Підклас цеснітобіонтів. Включає личинок видів, що розвиваються в щільній дерновині відкритих галявин, лугів або під пологом деревної рослинності. Зменшення шпаруватості ґрунту й підвищення його щільності сприяли формуванню більш компактного обтічного тіла (співвідношення ширини до довжини 1:6) з рухливими передніми сегментами, що витягаються. Задня частина тіла, приймаючи опорне навантаження при пересуванні, стає широкоовальною або тупою за формою. При спрощенні умов дихання сифон коротшає і його довжина стає меншою ширини підстави. Максимально скорочені уздовж довжини рухові придатки у підставі розширюються паралельно міжсегментним паскам, ніби прагнучи утворити опорний валик навколо сегмента тіла. Їх апікальна поверхня у більшому або меншому ступені вкрита слабкими безбарвними щетинками, часто відсутніми з дорсального боку. Анальні бугри розвинені слабо, при переміщенні закриваються невеликими біляанальними складками, позбавленими щетинок. Мандибули частіше сильно склеротизовані, майже чорні, тупо округлені. Латеральні склерити незначно розвинені або відсутні. До цього підкласу належать личинки більшості видів групи *T. bifarius* і видів *T. persimilis*, *T. tergestinus*, деякі представники роду *Hybomitra* (*H. semipollinosa*, *H. hunnorum*, *H. turkestanica*, *H. sogdiana*) підроду *Mouchaemyia* і всіх видів родів *Philomyia*, *Dasyrhamphis*.

Підклас псамобіонтів. Включає досить своєрідних за морфоадаптивними ознаками й екологією личинок едафобіонтів із ландшафтної групи пустельно-степової локалізації. Такі ознаки як тонке подовжене тіло (відношення ширини до довжини 1:10), округлі рухові придатки, що видаються з боків та із черева, свідчать про життя в пухкому сипучому субстраті. Здатність сегментів утягуватися телескопічно майже до половини (два задніх сегменти втягуються майже повністю) і наявність у частини видів спеціальних щільних складок, що прикривають анальні бугри, виявляють у цьому випадку високий ступінь пристосованості до життя в середовищі з великим дефіцитом вологи. Необхідність захисту організму від втрати вологи призвела до максимального скорочення дихального сифона, що не виступає у псамобіонтів за краї муфти. Значно відрізняється в цих видів структура покривів на міжсегментних пасках і рухових горбках. Дрібновічкові зі стовщеним епікутикулярним шаром покриви зазначених ділянок позбавлені густих дрібних тонких хетоїдів і лише подекуди на них є невеликі групи щільних конічних щетинок. Мандибули серпоподібно загострені, латеральні склерити відсутні. До підкласу входять личинки видів роду *Tabanus* (*T. accipiter*, *T. sabuletorum*, *T. subsabuletorum*, *T. mistshenkoi*, *T. beschkenticus*) і монотипичного роду *Nanorhinchus* (*Nanorhinchus crassmervis*).

2.12. Екологічні групи журунів (Carabidae)

Систему життєвих форм імаго та личинок журулиць (Carabidae) розроблено Інесою Христіанівною Шаровою (1981).

При виділенні життєвих форм імаго журулиць були використані такі екологічні принципи: тип харчування, спосіб пересування, займаний ярус, особливості добової активності (Шарова, 1981). До морфологічних критеріїв життєвих форм залучаються такі ознаки як форма тіла, типи мандибул, ніг, органів чуттів, розвиненість крил, скульптура й зафарблення покривів. Для характеристики цих ознак використовуються структурні особливості й морфометричні показники. Вищі категорії життєвих форм імаго журулиць виділені на основі найважливіших екологічних принципів, з якими пов'язаний великий комплекс ознак, що визначають адаптивний вигляд. Класи виділені з комплексу ознак, пов'язаних із типом харчування, підкласи – за адаптаціями до перебування у певному ярусі біоценозу й характером пересування. Морфологічно ці категорії життєвих форм охарактеризовані типом ротового апарату, особливостями будови кишечника, типом кінцівок, ступенем розвитку органів чуттів і найістотнішими рисами габітусу. Нижчі категорії життєвих форм виділені з комплексу адаптацій більш часткового характеру. Серії, групи, підгрупи виділені на підставі пристосувань до перебування в мікростаціях ярусів біоценозів, до специфічних особливостей руху, характеру добової активності. Морфологічно нижчі категорії життєвих форм охарактеризовані варіантами будови ротового апарату, органів чуттів і деяких часткових особливостей габітусу, ступенем склеротизації, зафарбленням, хетотаксією покривів.

Послідовність категорій життєвих форм у системі відповідає еволюційному принципу й відбиває найбільш істотні тенденції в морфоекологічній еволюції родини.

Основні контури ієрархічної системи життєвих форм імаго журулиць окреслюються у такий спосіб. Усього виділено три класи життєвих форм за трофічною спеціалізацією: зоофаги, міксофітофаги й симфілі-мірмекофілі. Першими в системі стоять зоофаги, до яких належить переважна більшість журулиць, у тому числі найбільш примітивні, реліктові. Зоофаги займають різноманітні яруси в біоценозах і підрозділяються на підкласи: фітобіос (мешканці рослинності), епігеобіос (мешканці поверхні ґрунту), стратобіос (мешканці підстилки, шпар і порожнин ґрунту), геобіос (мешканці ґрунту), псамоколімбети (мешканці товщі піску). Менша частина журулиць належить до класу міксофітофагів, що включає журулиць зі змішаним харчуванням, але вони мають морфологічно виражені адаптації до фітофагії. Цей тип харчування для журулиць є вторинним, похідним від зоофагії. Клас міксофітофагів розташований у системі після зоофагів. У класі міксофітофагів виділені підкласи за типом ярусного розподілу журулиць: стратобіос (мешканці підстилки), стратохортобіос (мешканці підстилки, шпар ґрунту й травостою), геохортобіос – мешканці товщі ґрунту й травостою. Одночасно цей ряд підкласів відбиває збільшення адаптації до фітофагії. Завершує систему клас симфілів-мірмекофілів, який різко відхилився за морфоадаптивними особливостями у зв'язку з переходом до симбіозу з мурахами й термітами. Цей клас – також похідний від зоофагів. Його найбільш спеціалізовані представники самі не добувають їжу, а одержують її від своїх хазяїв.

Усі перераховані класи й підкласи підрозділені на серії, групи й підгрупи життєвих форм за морфоекологічними особливостями.

Система життєвих форм личинок журулиць ієрархічна, еволюційно-екологічна (Шарова, 1976). Вона розпадається на залежні категорії життєвих форм різного рангу.

Ранг категорії визначається ступенем еволюційного значення морфоекологічних адаптацій. Еволюційною ця система вважається тому, що відбиває ступінь еволюційного розвитку життєвих форм, класифікує великі й дрібні еволюційні зміни в морфоекологічних особ-

ливостях личинок Carabidae. Вищі категорії життєвих форм означають істотні розбіжності у морфоадаптаціях личинок, нижчі категорії відбивають менш значні морфоекологічні особливості. Розташування категорій у системі також підкоряється еволюційному принципу: від форм більш примітивних за морфоекологічними особливостями до еволюційно розвинутих.

Для личинок жужелиць виділені підлеглі категорії життєвих форм: класи, підкласи, серії, групи.

Принципи, за якими виділені категорії життєвих форм личинок, міняються від рангу до рангу за їх екологічною і еволюційною значимістю. При виділенні класів життєвих форм личинок жужелиць був використаний принцип харчування, що визначає найістотніші риси їх адаптивної організації. Підрозділ класів на підкласи проведено за морфоадаптаціями, пов'язаними з типом пересування личинок, а серії й групи – за адаптаціями до ярусного розподілу в ґрунті й за пристосуваннями до прихованого способу життя в ґрунті або до напівприхованого способу життя.

У морфологічній характеристиці вищих категорій життєвих форм (класи, підкласи) вирішальне значення мають ознаки адаптивної організації: тип ротового апарату, кінцівок, церок, форма тіла. Нижчі категорії (серії, групи) характеризуються морфологічними особливостями приватного адаптивного значення: склеротизацією покривів, ступенем розвитку органів чуттів, хетотаксією, деякими деталями в будові ніг, церок, зафарбленням та іншими ознаками.

Система включає п'ять класів життєвих форм за трофічною спеціалізацією: зоофаги, міксофітофаги, міцетофаги, мірмекофіли й термітофіли, ектопаразити. Зоофаги – найбільший та найрізноманітніший за складом клас життєвих форм. Цей клас включає поряд зі спеціалізованими личинками примітивні, близькі до предкових. Личинки-зоофаги розрізняються навигляд у зв'язку з різним способом пересування й підрозділяються на три підкласи – свердловинники, рийники, норники. У підкласах свердловинники виділені серії рийних: гемікриптобїонти – з напівприхованим способом життя й криптобїонти – з прихованим способом життя. Групи життєвих форм виділені за адаптаціями до перебування в певному ярусі біоценозів. Після зоофагів у системі життєвих форм личинок жужелиць наступним є клас міксофітофагів з адаптаціями до сапрофагії й фітофагії, явно похідними від зоофагії. За аналогією із зоофагами клас міксофітофагів підрозділений на підкласи свердловинників і рийників, а серед останніх виділені гемікриптобїонти й криптобїонти. Завершують систему життєвих форм личинок жужелиць класи життєвих форм такі, що відхилилися у спеціалізації: міцетофаги, мірмекофіли й термітофіли, а також ектопаразити.

3 Трофічні консортивні зв'язки та трофоморфи

3.1. Трофоморфи ґрунтових тварин

Існуюче уявлення про три основні функціональні групи трофічного ланцюга – продуценти (рослини), консументи (тварини) і редуценти (мікроорганізми), що склалося в науці на самому початку XIX століття, дуже умовне. Усі три групи є і продуцентами, оскільки створюють біологічну продукцію з особливим, тільки їм властивим хімічним складом і консументами, тобто в більшому чи меншому ступені споживають сполуки, створені іншими організмами, і, нарешті, усі вони редуценти, тому що якусь частину складних органічних сполук мінералізують у процесі обміну речовин.

Застосування балансового методу при вивченні міграції елементів через популяції тварин визначило період від якісного розуміння процесів до кількісного. Таким шляхом були виділені потоки найважливіших біогенних елементів і їх сполук через популяції, що дозволило визначити елементи і сполуки, які лімітують популяції тварин, а, отже, і кругообіг інших елементів (Покаржевский, 1985; Криволицкий, Покаржевский, 1986). Саме аналіз балансів за кругообігами окремих елементів (особливо основних біогенів – N, P, K) змусив звернути особливу увагу на роль мікроорганізмів у функціонуванні трофічних ланцюгів. При цьому недостатньо оцінюється не їх роль як деструкторів органіки, а роль у продукуванні використуваних тваринами білка та амінокислот, їх функціональне значення як продуцентів (Криволицкий, 1994).

У даний час у фізіології живлення склалися нові уявлення про переробку їжі тваринами і процеси її асиміляції. Якщо в класичній теорії живлення було розроблено і обґрунтовано балансовий підхід до цього питання, що дозволило оцінити значення різних кормових речовин для підтримки постійного складу і життєдіяльності організму тварин, то в новій теорії живлення А. М. Уголев підкреслює значення мікробного компонента в травленні і необхідність так званих баластових речовин. Справедливо було помічено, що жуйні тварини, яких відносять до фітофагів, власне кажучи, є мікробо- чи протозооїдними тваринами. Більше того, А. М. Уголев висунув припущення, що вищі організми являють собою надорганізми, тому що мікрофлора – це обов'язковий компонент угруповань макроорганізм–мікроорганізм і є еволюційно закріпленою формою існування більшості багатоклітинних організмів (Покаржевский, 1988; Криволицкий, 1994)).

У фізіології живлення, починаючи з робіт Ю. Лібиха в першій половині XIX століття, розрізняли пластичні речовини, що витрачаються на ріст і відновлення структурних тканин організму та енергетичні компоненти – речовини-енергоносії, що використовуються на задоволення енергетичних витрат. Таким чином, потоки речовини й енергії по трофічних ланцюгах – це завжди потоки речовин, у тому числі й енергоносіїв.

У дослідженні функціонування трофічних ланцюгів, продуктивності диких тварин, трофічної структури угруповань протягом тривалого часу переважав «енергетичний» підхід,

при якому потік енергії став розглядатися окремо від аналізу енергоносіїв, а еквівалентом конструктивних сполук стала розглядатися в першу чергу теплота, виділювана при їх згорянні. Продукція живої речовини оцінювалася тільки за теплопродукцією горіння.

На певному етапі розвитку екології це було кроком уперед, оскільки енергетичний підхід до екології трофічних ланцюгів, обґрунтований Елтоном і Ліндеманою, дозволив абстрагуватися від конкретних популяцій і угруповань і перейти до їх порівняння, використовуючи енергію як універсальний показник. Але абсолютизуючи енергію як основну характеристику трофічних ланцюгів і відірвавши її від речовинних носіїв, екологи в багатьох випадках не змогли перейти до розуміння факторів, що визначають розподіл біомас на різних трофічних рівнях (Криволюцкій, 1994).

Вивчення міграції найважливіших біогенів (азоту, фосфору та їх сполук), а фактично – елементів, що визначають створення «конструктивних» структур організмів у трофічних ланцюгах, і використання балансового методу дозволили перейти до з'ясування механізмів, що обумовлюють трофічну структуру екосистем. Дослідження ролі тварин у біогенній міграції елементів показали, що азот і його сполуки (білки, амінокислоти), як і фосфор, є елементами, що визначають трофічну структуру угруповань тварин. Розглядаючи баланс елементів і різних сполук у популяціях сапрофагів (макросапрофагів) при живленні тільки рослинними залишками і поглинанні ґрунту, дійшли висновку, що сапрофаги – дощові черв'яки, диплоподи, мокриці, личинки комах, молюски – повинні використовувати як джерела азоту і фосфору не тільки рослинні залишки чи органічну речовину ґрунту, а й інші види їжі. Очевидно, дефіцит незамінних амінокислот ґрунтового сапрофага можуть задовольняти за рахунок мікроорганізмів травного тракту подібно жуйним чи термітам. Окремим випадком використання мікроорганізмів травного тракту як джерела незамінних амінокислот є копрофагія, характерна для багатьох тварин. Подібне пристосування добре відоме для гризунів-фітофагів і зайцеподібних; ці тварини поїдають власні «м'які фекалії», багаті мікробіальним білком.

При вивченні міграції речовин у ґрунті великого значення набуває аналіз трофічних ланцюгів у ряді рослинна органіка – аеробні гриби і мікроорганізми – тварини мікофаги і мікробофаги, оскільки цей блок екосистеми дуже стійкий у часі й у просторі, дуже специфічний за характером корму тварин і відособлений відносно мікробоценозу, що забезпечує твердофазну ферментацію рослинних матеріалів в аеробних умовах.

Концептуальна модель міграції поживних речовин у трофічних ланцюгах. Загальноприйнята концептуальна модель трофічних ланцюгів в угрупованнях тварин складається з трьох-чотирьох ланок. У «пасовищному» трофічному ланцюзі це продуценти (зелені частини рослин), консументи I порядку чи споживачі живих тканин рослин, консументи II порядку – споживачі консументів I порядку (чи хижаки I порядку), консументи III порядку і т. д. У кінці ланцюга перебувають паразити чи суперпаразити тварин. Паразити рослин відносяться до консументів I порядку. У «детритному» харчовому ланцюгу початкова ланка – збірна. У ньому представлені і рослинний опад, і мікроорганізми, і навіть найпростіші, що використовують перші два види корму. У наступній ланці (на наступному трофічному рівні) розташовуються детритофаги, що споживають тією чи іншою мірою всі ці джерела їжі. На третьому трофічному рівні стоять хижаки I порядку, потім – хижаки II порядку і т. д.

Ю. Одум запропонував схему детритного трофічного ланцюга і таким чином підкреслив ключову роль детритофагів – цієї змішаної групи, яку при моделюванні потоку енергії (як він вважав) можна розглядати як деяку «чорну шухляду», оскільки врахувати частку енергії від різних джерел їжі в той час було методично важко. У концептуальній моделі Хіла і Макліна (Heal, MacLean, 1975) споживачі мікроорганізмів відділені від детритофагів і стоять на тому ж трофічному рівні, що і хижаки I порядку. Інші концептуальні моделі і схеми відрізняються від цих лише незначними варіаціями. Істотно, що в цих схемах і відповідних дослідженнях інтерес викликало перетворення і засвоєння вуглеводів на перших трофічних рівнях, оскільки дослідники і «пасовищних» трофічних ланцюгів виходили тільки з енергетич-

них уявлень про трофічну структуру, потік енергії і міграцію речовин-енергоносіїв в угрупованнях тварин. Недоліки енергетичної моделі трофічних взаємин в екосистемі викликали серйозну критику концепції трофічних рівнів і заперечення її значення для моделювання процесів в екосистемах.

Фактично ці концептуальні моделі не враховували не тільки останні досягнення у фізіології живлення, а й класичну теорію живлення, тобто необхідність балансу пластичних речовин і енергії в популяціях тварин. У результаті аналізу потоків елементів і сполук в угрупованнях ґрунтових тварин, їх балансу в популяціях, особливостей живлення була запропонована концептуальна модель, яка включає мікробіальну ланку в трофічних ланцюгах між субстратом живлення (рослинними тканинами – мертвими чи живими) і консументами – споживачами рослинних тканин (Покаржевский, 1987). Таким чином, трофічний ланцюг на розглянутому відрізку складається з трьох гетеротрофних рівнів: субстрат – мікроорганізми – фітоконсументи – зоококонсументи. Ця концептуальна модель враховує не тільки амінокислотне (білкове) живлення тварин, відносно якого фітофаги і фітосапрофаги (первинні і вторинні руйнівники) є споживачами мікроорганізмів чи хижаками, а й те, що шляхи одержання організмом енергії й елементів (сполук) виявляються роз'єднаними. Якщо амінокислоти і білки як основний конструктивний матеріал організму фітоконсументи одержують від мікроорганізмів травного тракту, то основні енергоносії, функцію яких несуть цукри і ліпіди, тварини можуть одержати безпосередньо з поглиненого субстрату. Однак частина енергоносіїв тварини одержують при перетравленні мікроорганізмів і внаслідок діяльності мікроорганізмів. У фітосапрофагів, фітофагів і почасти в споживачів мікроорганізмів целюлорозкладальні мікроорганізми травного тракту руйнують клітковину до простих цукрів. Саме нестача субстрату для целюлорозкладальних мікроорганізмів у травному тракті великих фітосапрофагів визначає низьку біомасу популяцій великих сапрофагів в агроекосистемах. Лише так звані детритофаги, здатні використовувати ґрунтові мікроорганізми як джерело білка й амінокислот, а продукти розпаду ґрунтової органічної речовини – як джерело енергоносіїв, здатні жити у вкрай несприятливих умовах ґрунтового пару. Цікаво, що й в агроекосистемах мікроорганізми також часто відчувають нестачу в трофічному субстраті (Криволуцкий, 1994).

Ряд елементів пов'язаний із ґрунтовими мінералами чи ґрунтовими органічними частками, а їх вміст у рослинному субстраті відносно малий (натрій, мідь, кремній, фосфор, хлор). Тому літофагія, чи поглинання ґрунту, дуже поширена серед крупних ґрунтових сапрофагів і фітофагів та рослиноїдних хребетних. Мікроорганізми травного тракту можуть сприяти переходу елементів у рухливі сполуки чи захоплювати їх своєю біомасою. Отже, для ряду елементів існують два чи навіть три шляхи надходження в організм фітоконсументів: безпосередньо з корму, з неорганічних сполук поглиненого ґрунту і через популяції мікроорганізмів травного тракту. Необхідність целюлози як компонента харчування для дощових черв'яків підтверджена недавно, причому черви віддають перевагу целюлозі, інокульованій мікроорганізмами. Ураженій мікроорганізмами клітковині опаду віддають перевагу й інші великі безхребетні, наприклад мокриці.

На відміну від рослиноїдних хребетних і, очевидно, безхребетних, що використовують у їжу живі рослинні тканини, у безхребетних, які поглинають мертві рослинні залишки, мікроорганізми, що бурхливо розмножуються в травному тракті (Козловская, 1984), не є обов'язково симбіотичними. Терміти і ряд комах, що розкладають деревину, скоріше становлять виняток серед «сапрофагів». У ряді рослиноїдних тварин симбіонти містяться у вакуолях спеціальних клітин – міцетоцитів, наприклад у попелиць, і синтезують амінокислоти, стероли, вітаміни для організму тварини.

У певні періоди росту і розвитку багато видів рослиноїдних тварин відчувають значну нестачу у білкових кормах, імовірно всього у певних незамінних амінокислотах чи вітамінах, якими їх не можуть постачати мікроорганізми, симбіотичні чи несимбіотичні. Те ж

саме відбувається і при переущільненні популяції тварин. Тому канібалізм, зоофагію і некрофагію слід вважати звичайним явищем у популяціях тварин. Така «вторинна зоофагія» також дозволяє покрити потреби в незамінних амінокислотах і білках у критичні періоди життя тварин, хоча в звичайні періоди диплоподи задовольняють потреби в білку за рахунок копрофагії. Споживання як власних екскрементів, так і екскрементів інших видів здійснюється тваринами для використання мікробіального білка (Криволуцкий и др., 1984).

Необхідно відзначити, що не тільки відмінності в міграції по ланцюгах сполук, що містять азот і енергоносії, виявляються при аналізі хімічного елементного складу різних ланок трофічного ланцюга. При великій подібності основного макроелементного складу всіх організмів виявляються розходження в концентрації мікроелементів, що іноді досягають кількох порядків. При цьому тварини і мікроорганізми значну частину мікроелементів можуть споживати не з субстрату першої ланки трофічного ланцюга (органічних сполук рослин), а з води чи мінеральних сполук ґрунту і гірських порід. Тому баланс мікроелементів у кожній ланці трофічного ланцюга, зокрема в мікроорганізмів і тварин, складається з надходження не тільки з їжі, яка містить енергоносії (Криволуцкий, 1994).

Вивчення балансів біогенних елементів в окремих ланках трофічних ланцюгів у наземних екосистемах виявило ключову роль мікроорганізмів у накопиченні і визначенні шляхів біогенної міграції в екосистемах найважливіших елементів мінерального живлення (азоту, фосфору, калію) для рослин і тварин. Якщо для рослин мікроорганізми визначають доступність азоту і фосфору, очевидно, у мінеральній формі (хоча не виключене і поглинання цих елементів в органічній формі – амінокислоти, органічні фосфати), то тваринам мікроорганізми поставляють повноцінний білок, який ті не можуть одержати від рослин, та фосфор, основна маса якого в доступній для тварин формі міститься в мікробіальній біомасі (Криволуцкий и др., 1984).

Ці дані свідчать, що недостатньо класифікувати трофічні ланцюги за характером використовуваного енергоносія, тобто поділяти їх на «пасовищні» і «детритні», оскільки функціонально вони не розрізняються. В обох випадках рослинна органіка (жива чи мертва) спочатку розкладається мікроорганізмами, а потім уже використовується тваринами. Не завжди можна строго розділяти «пасовищні» і «детритні» ланцюги і за ознакою місцезнаходження мікробів, що розкладають органіку усередині чи поза організмом тварини. «Внутрішні» трофічні ланцюги властиві багатьом тваринам-детритофагам. А для типових представників «пасовищних» ланцюгів, наприклад копитних і гризунів, цілком звичайне використання біомаси грибів – похідного «детритного» трофічного ланцюга.

Цілком можливо класифікувати трофічні ланцюги не за типом використання енергетичного матеріалу, а за характером руху пластичних сполук (азоту, амінокислот, білків). Питання це вимагає окремого, самостійного розгляду, але деякі типи найбільш очевидні: перший – трофічний ланцюг, де мікробна ланка існує у вигляді «внутрішнього» трофічного ланцюга (у жуйних чи в деяких комах-ксилофагів з «бродильними камерами» у травному тракті); другий – мікроби розкладають органіку і нарощують свою білкову біомасу у відкритому середовищі, а тварини споживають чи самих мікробів (що звичайно для мікрофауни), чи напівперероблений рослинний субстрат разом із мікроорганізмами. Наприклад, описано трофічні ланцюги з одних мікробів і тварин (тобто без живої і без мертвої органіки вищих рослин) на дні океанів, де на чисто мікробному живленні утворені цілі біоценози з моллюсків, актиній, коралів, крабів і риб. Нарешті, існує кілька варіантів трофічних ланцюгів, де в процесі продукування білкової маси беруть участь вищі рослини, а в її деструкції (у різних співвідношеннях) – мікроби, гриби, тварини (Криволуцкий, 1994).

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 потці 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).

Математичний образ функціональної організації ґрунтових безхребетних можна побудувати, якщо уявити функціональну структуру угруповання як певний n -вимірний континуум, осі координат якого відповідають головним функціональним блокам. Якщо прийняти суму трофічних (функціональних) груп (фітофаги, сапротрофи, хижаки) за одиницю й обчислити частку окремих трофічних груп, тоді образ конкретного угруповання відобразатиме вектор з координатами, що відповідають значенням кількісних показників на кожній з осей (Козловський, 2002).

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 3. 1 (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).

3.2. Місце зоофагів у консорціях

Живлення тканинами тварин дуже поширене серед багатьох груп ґрунтових безхребетних. Цей трофічний режим властивий павукам, губоногим багатоніжкам, багатьом комахам, деяким видам молюсків.

Одним із найдавніших харчових режимів у Coleoptera є хижацтво. Цей спосіб харчування домінує в підзагоні Aderphaga, представники якого характеризуються низкою примі-

тивних ознак. У підзагоні Polyphaga хижацтво характерне для личинок Staphylinidae, Hydrophilidae, Lampyridae, Drilidae, Lycidae, Cantharididae і деяких інших груп (Crowson, 1955; Стриганова, 1966).

При розгляді закономірностей харчування в межах родин або надродин жуків виявляється, що коли у групі личинок є хижаки, сапрофаги й фітофаги, то хижацтво властиве найбільш древнім формам. Однак сучасні хижі личинки жуків мають риси високої морфологічної й біологічної спеціалізації до даного способу харчування. Сильно відхилилися від вихідних форм типи хижих личинок Adephega, які оформилися в тривалому еволюційному процесі (Стриганова, 1966).

Важливим пристосуванням хижаків до харчування тваринними тканинами є розвиток позакишкового травлення (Кузнецов, 1953). Їжа обробляється кишковими соками поза організмом тварини. Виділення травного секрету з кишечника в тіло жертви властиве для живлення павуків, а також відоме для ряду личинок жуків із родин Dytiscidae, Hydrophilidae, Garabidae, Lampyridae. Дія цього секрету дуже сильна: м'язи й інші органи жертви розчиняються за кілька хвилин. Завдяки цьому хижі личинки дуже швидко справляються зі здобиччю, що навіть значно перевершує їх вагою й об'ємом (Стриганова, 1966).

Таблиця 3.1

Трофічні групи ґрунтової мезофауни

Трофічні групи		Систематичні групи
Зоофаги (Хижаки)		Aranea, Lithobiomorpha, Geophilomorpha, Carabidae, Staphylinidae, Tabanidae, Dolichopodidae, Asilidae
Облігатні фітофаги		Lepidopera (<i>Hadeninae</i> , <i>Noctuinae</i>), Curculionidae, Cerambicidae, Byrrhidae
Некрофаги		Silphidae, Elateridae, Carabidae
Сапрофаги – первинні руйнівники рослинних залишків	Нітроліберанти	Lumbricidae
	Карболіберанти	Mollusca, Isopoda, Diplopoda, Scarabaeidae, Elateridae, Lepidoptera (<i>Herminiinae</i> та <i>Scopulinae</i>)
Сапрофаги – вторинні руйнівники рослинних залишків	Нітроліберанти	Enchytraeidae, Lumbricidae, Tipulidae, Bibionidae
	Карболіберанти	Diplopoda (Polydesmida), Scarabaeidae, Elateridae, Carabidae, Tenebrionidae, Alleculidae

Хижаки з позакишковим травленням усмоктують «бульйон» із тканин жертви, що розчинилися. У багатьох із них ротові органи дуже специфічні й пристосовані лише до прийняття рідини. Найменше спеціалізована форма позакишкового травлення спостерігається в личинок жуколюбів, у яких секрет середньої кишки виливається в тіло жертви через ротовий отвір. Личинки й імаго *Carabus* мнуть свою їжу мандибулами й максилами, одночасно поливаючи її травним соком, а потім заковтують у рідкому й напіврідкому вигляді. Частинок тваринних тканин у шлунку жуколюбів при розтинанні не виявляється. Личинки Dytiscidae уводять кишковий секрет у тіло жертви через внутрішньомандибулярні канали, проколюючи покриви своєї здобичі гострими кінцями щелеп. Темна рідина швидко заповнює порожнину тіла жертви, і тканини її відразу розчиняються (Blunk, 1918 – цит. за Стриганова, 1966). Усмоктування їжі відбувається через ці ж мандибулярні канали.

Личинки світляків, що харчуються моллюсками, також переварюють свою їжу поза кишечником. Вони вбивають здобич отрутними укусами (уколами мандибул), причому отрутна

рідина впорскується через внутрішньомандибулярні канали. Травний секрет виливається в них через рот (Bugnion, 1929).

За винятком деяких спеціалізованих видів (аранеофагів й мірмекофагів) павуки, які живуть у природних умовах, переважно є хижаками-еврифагами артропод (*Hexapoda*, *Myriapoda*, *Crustacea*, *Arachnida*). Перебуваючи на вершині трофічної піраміди, павуки впливають на широкий спектр первинних і вторинних консументів. Цілий ряд прямих і непрямих експериментів, пов'язаних із вивченням екологічної ролі харчування павуків, які включали маніпуляції із щільністю павуків у природних умовах і застосування радіоактивних міток, точно довели, що популяції павуків можуть спожити значну кількість вторинної продукції природних екосистем (Wise, 1993). Так, кількість поглинених павуками жертв, що залежить від загальної кількості потенційних жертв (частина вторинної продукції), може бути індикатором біологічної якості місцеперебування. Із цією метою деякі біологічні параметри популяцій павуків були досліджені для оцінки рівня споживання їжі в природних умовах. Було встановлено, що кількість спожитої їжі павуками в польових умовах корелює з довжиною тіла в період між линяннями (Riechert, Tracy, 1975; Palanichamy, 1986; Vollrath, 1988; Tanaka, 1991; Ysnel, 1993), метаболічною активністю (Tanaka, 1991), продукцією екскрецій (Humphreys, 1975), швидкістю репродукції (Kessler, 1973; Riechert, Tracy, 1975; Wise, 1979; Riechert, Harp, 1987; Ysnel, 1993).

Незважаючи на велику кількість даних, у дуже малому числі досліджень визначено споживання їжі окремим видом у різних місцеперебуваннях. Vollrath (1988) запропонував метод, що дозволяє провести порівняння якості місцеперебувань у двох місцях: у внутрішній частині лісу і на узліссі шляхом порівняння параметрів зростання у двох популяціях павуків-колопрядів *Nephila clavipes* у Панамі. Обчислювався середній приріст поживних речовин між линьками. У лабораторних умовах павуки вирощувалися у двох трофічних режимах («бідний» й «багатий») і в умовах постійної температури й вологості. Відносини між вагою опістосоми (сховище резервів павука) і швидкістю збільшення розмірів (задані довжиною гомілки + коліна) були встановлені з експерименту. Середню швидкість збільшення розмірів павуків в обох місцеперебуваннях установили на основі вимірів розподілу вікових стадій, застосовуючи пік розподілу як індикатор середнього розміру вікової стадії. Було встановлено, що швидкість споживання їжі павуками на узліссі була на 70 % вища, ніж у центральній частині. Це дослідження приводить до висновку, що крайові місцеперебування надають більше різноманітної їжі.

Вплив чисельності жертв на швидкість репродукції павуків було досліджено в польових умовах. Експеримент Wise (1979) ясно демонструє позитивну кореляцію між експериментальним збільшенням чисельності жертв у польових умовах і мінливістю швидкості репродукції павуків-тенетників *M. labyrinthica* і *M. lemniscata* у змішаних хвойно-широколистяних лісах у Меріленді (США). У цьому експерименті павукам пропонувався додатковий корм (дрозофіли) для збільшення доступності жертв порівняно з природним рівнем. Швидкість репродукції групи самок, які одержували додаткове харчування, була порівняна із групою із природним рівнем харчування. Самки обох видів відреагували приблизно дворазовим збільшенням продукції яєць. Було збільшене як число коконів, вироблених кожною самкою, так і число яєць у кожному коконі.

Кліматичний вплив здатний змінювати як швидкість росту, так і швидкість репродукції павуків, незалежно від якості й кількості спожитої їжі. Це ясно показано в дослідженні Tanaka (1991), який порівняв споживання їжі у двох популяціях павука *Agelena limbata* (Agelenidae) у лісових і відкритих місцеперебуваннях. Доступність їжі була встановлена на основі двох індексів, тобто співвідношення добового споживання їжі до сухої ваги хижака й добового стандартного метаболізму. Добове споживання їжі дорослими особинами у відкритих місцеперебуваннях було майже удвічі менше, ніж у дорослих особин із лісових стацій. Таке низьке споживання їжі у відкритих стаціях обумовлене зменшенням фуражної актив-

ності. Павуки у відкритих стаціях уникають теплового стресу опівдні влітку, коли температура висока й павутиння зазнає прямого сонячного опромінення. Навпаки, кількість світла в лісі набагато менша. Отже, локальні розбіжності в споживанні їжі не мають безпосереднього зв'язку з надходженням їжі, але сильно залежать від локальних умов температурного й теплового стресу. Цей висновок підтверджують також Riechert і Tracy (1975), які виявили, що тепловий стрес знижує активність пустельного павука *A. aperta*. Багаторічні польові дослідження цього виду вказують, що репродуктивні параметри в межах популяції можуть також змінюватися залежно від температури (Riechert, Harp, 1987).

Результати багатьох польових експериментів свідчать про наявність відносин, що залежать від чисельності популяції павуків та їх жертв. Павуки-тенетники й павуки-блукальники, будуть скупчуватися в місцях з великою кількістю жертв (висока продуктивність місцеперебувань) (Wise, 1993). Ця агрегаційна відповідь може бути результатом як збільшення числа продукованих нащадків, так і міграції (Riechert, Harp, 1987). Однак ступінь агрегації в багатьох випадках сильно обмежений конкуренцією між павуками, а також паразитизмом і хижацтвом з боку інших тварин (Riechert, Harp, 1987; Wise, 1993).

Хижацтво між членами однієї гільдії може мати значні наслідки для харчових ланцюгів і динаміки популяцій (Polis et al., 1989). Павуки часто демонструють канібалізм. Це може бути сексуальний (Spence et al., 1996) або несексуальний канібалізм, який може бути важливим лімітуючим фактором, особливо серед павуків-вовків *Lycosidae* (Anthony, 2003). Вважається, що канібалізм серед павуків-вовків найчастіше зустрічається, коли їжі не вистачає (Wise, 1993; Samu et al., 1999). Канібалізм звичайніший між особинами, різними за розмірами (Anthony, 2003).

Біологія й різні стратегії полювання павуків впливають на характер розподілу в екологічному оточенні, а, отже, і на тип споживаної жертви. Для захоплення жертви необхідний просторово-часовий збіг чисельності павуків та їх харчових об'єктів. Павуки-блукальники шукають жертви, керуючись візуальними або тактильними каналами сприйняття протягом обмеженого періоду протягом доби. Тільки зустрінута в цей період жертва може бути захоплена й ужита в їжу. Захоплення їжі пауками-засадниками й павуками-тенетниками залежить від розташування ловчого знаряддя щодо їх жертви (яка може летіти, стрибати, бігти).

Розміри жертви також є важливим чинником, що впливає на можливість її захоплення павуком. Павуки, які перебувають на певному етапі розвитку, захоплюють жертви певного розмірного діапазону. Вони уникають крупніших тварин і не атакують занадто малих жертв. Nentwig і Wissel (1986) провели польові й лабораторні експерименти для визначення впливу розмірів жертв на швидкість їх споживання павуками. В експеримент із вивчення харчування були включені 13 видів павуків. За жертву були обрані цвіркуни. Було показано, що розмір жертв, який відповідає 50–80 % розмірів павуків, дає максимальний рівень споживання жертв. Цвіркуни, удвічі крупніші за павуків, споживалися в їжу тільки двома видами павуків. Павуки, які будують павутиння, перевершують у своїй здатності захоплювати крупніших жертв порівняно з павуками, які таких сітей не тчуть.

Важливо нагадати, що деякі види клейких сітей захоплюють дрібних жертв, котрі не викликають хватальної поведінки павука. Ці жертви в такий спосіб нейтралізуються. Деякі з них скидаються пізніше з павутини, інші з'їдаються разом зі старим павутинням перед будівлею нової ловчої сіті.

Навіть у межах одного виду розмірний спектр жертв може залежати від багатьох факторів, таких як фізіологічний стан павука (Turnbull, 1960), структура рослинності, спосіб пересування жертв (поле, стрибки або біг), типу конструкції ловчої сіті.

У польових умовах більшість проведених досліджень пов'язана з вивченням харчування павуків, які будують ловчі сіті. Стосовно цих видів тварин значно легше зібрати дані про швидкість споживання жертв. Споживання жертв павуком *Larinioides cornutus*, видом, що живе у високій траві у вологих умовах, вивчене у працях Kajak (1965, 1967), Nyffeler

(1982) і Ysnel (1992). У природних екосистемах одна особина цього виду споживає в середньому близько 6000 жертв протягом життя, якщо досягає дорослого стану (Ysnel, 1992). Кількість жертв, спожитих популяцією *Larinioides cornutus* на одному гектарі, становить понад 7 мільйонів особин протягом життєвого циклу павуків, що займає 12–14 місяців. Це число відповідає вилученню з екосистеми 18,6 кг артропод (суха вага), майже всі з яких – комахи (99,6 %). Основна частина жертв *Larinioides cornutus* має малі розміри; більш ніж 4/5 їхніх жертв (80,45 %) не перевищує 3 мм, але вони становлять тільки близько 2/5 (41 %) свіжої маси спожитих жертв (Ysnel, 1992). Ці результати співпадають з даними Kajak (1967). Трофічна поведінка *Larinioides cornutus* більш-менш еквівалентна поведінці інших видів із подібною стратегією харчування.

Важко досліджувати харчування павуків-блукальників у польових умовах. Вони споживають своїх жертв там, де їх відловлять, а також здійснюють переміщення, які складно відстежити. Праця Blandin (1986), що ґрунтується на даних про споживання жертв павуками в лабораторних умовах, дає порівняльні величини для деяких видів павуків-блукальників. Добове споживання їжі змінюється у різних видів та серед особин одного виду залежно від розмірів тварин. Таким чином, самки *Lycosidae* видів *Brevilabus gilloni* і *Pardosa injuconda* з ваговим еквівалентом 200 калорій споживають від 7,5 до 40 калорій на добу, що відповідає добовому споживанню 4-25% від їх енергетичного еквівалента. Проте, дуже ризиковано застосовувати дані, отримані в лабораторних умовах, для описання споживання їжі павуками в природних умовах.

Вивчення декількох видів павуків-колопрядів показало, що кількість спожитих жертв залежить від якості жертв (Leborgne et al., 1991), їх доступності (Kajak, 1978), швидкості насичення хижака (Pollard, 1989) і температури (Ysnel, 1992).

Кількісна відповідь популяції хижка на зміну чисельності популяції жертви може проявлятися в зміні чисельності хижка, його репродукції й агрегації. Було показано, що збільшення чисельності харчових об'єктів призводить до збільшення продуктивності таких видів як *Neriere radiata* (*Linyphia marginata*) (Wise, 1975), а також *Mecynogea lemniscata* і *Metepira labyrinthica* (Wise, 1979).

Біологічний цикл європейських павуків-колопрядів регулюється двома періодичними факторами: температурою й світлом (Ysnel, Canard, 1986). Хоча збільшення кількості спожитих жертв може прискорити індивідуальний розвиток, цикл не зменшується, тому що пов'язаний з абіотичними факторами середовища.

Агрегація павуків спостерігається як реакція на локальне збільшення чисельності популяції жертви (Riechert, 1974).

У кишковому тракту різних видів наземних мокриць зустрічаються залишки тваринного походження. В багатьох випадках це залишки панцирів та часто – того ж виду. При утриманні мокриць у лабораторних культурах у тварин часто спостерігається канібалізм. Дорослі особини регулярно поїдають частину молодих особин. Цим вони, з одного боку, регулюють рівень щільності популяції, а з іншого – компенсують свої потреби в кальції, потрібному для формування їх панцира (Стриганова, 1980).

Більшості з ґрунтових личинок гедзів властиве змішане харчування – хижацтво й сапрофагія. Сапрофагія, і зокрема детритофагія, більш характерні для личинок молодших віків і видів, що живуть у надмірно зволжених гуміфікованих субстратах. До типових детритофагів можна віднести лише личинок деяких видів роду *Chrysops*, для яких властива і мікрофагія. Досліди з тривалого існування хижих личинок у ґрунті без живих організмів підтвердили наявність у них сапрофагії (Андрєєва, 1974; 1984). У природних умовах хижі личинки гедзів харчуються дощовими черв'яками, енхітреїдами, моллюсками, личинками представників своєї родини й інших комах. Активність, значна сила й пружність тіла, спільно з паралізуючою дією секрету мандибулярних залоз, допомагають личинкам гедзів переборювати опір часто більших за розмірами жертв. Серед масових об'єктів харчування личинок гедзів

відмічаються трикладиди, олігохети, тубіфіциди, червоногі моллюски. У лабораторії як корм можна використати личинок мух, розчленованих комах, згустки крові, м'ясний фарш.

Незважаючи на змішаний характер харчування, кількісне співвідношення компонентів споживаної їжі для різних видів неоднакове. Тваринні білки при їх високій поживності й розмаїтості складових амінокислот мають величезне значення для росту й розмноження комах, особливо хижих (Кожанчиков, 1945; Эдельман, 1962). Однак для нормального розвитку їм також необхідні вуглеводи, вітаміни й біологічно активні речовини, повсюдно дисперговані у ґрунтах з багатою мікрофлорою. Переважання комахами різноманітної їжі, на певних етапах розвитку, навіть при багатоїдності, можна пояснити їх потребами. Еволюційно сформовані особливості харчування личинок гедзів безсумнівно впливають на локалізацію їх місцеперебувань, що, зокрема, підтверджується кореляцією між рівнем активності травних ферментів і ступенем складності споживаного харчового субстрату.

Склад їжі впливає на загальну будову травної системи комах і рівень активності ферментів. Характеристики морфофункціональних особливостей будови травної системи членистоногих із різним режимом харчування (Гиляров, Семенова, 1977) також виключають хижацтво як єдиний спосіб харчування личинок гедзів, оскільки довжина їх кишечника в 1,5–2 рази перевершує розміри тіла (представники родів *Tabanus*, *Hybomitra*, *Haematorota*, *Chrysops*, *Philipomyia*) (Андреева, 1990). І у цьому вони не є винятком серед комах, особливо двокрилих.

Ротовий апарат личинок пристосований для усмоктування рідкої їжі. При харчуванні живими організмами – це гемолімфа й деструктовані за допомогою позакишкового травлення тканини жертв; при сапрофагії – обводнені продукти життєдіяльності або розкладання рослин, мікроорганізмів і тварин.

Кількість поглиненої їжі й тривалість її прийому залежать від розміру особини, її стану, температури середовища й часу, що минув після попереднього харчування, хоча наступне харчування може відбуватися ще до вивільнення кишечника. Личинки молодших віків харчуються щодня, найінтенсивніший їх ріст у перші 2–3 місяці життя. Довжина личинок, що вийшли з яйця *T. autumnalis*, становить приблизно 2,5–3 мм, маса – 0,24–0,32 мг. Уже через 10 днів їх довжина досягає 7–9, товщина 0,5 мм, маса – 3–7 мг, а через 20 днів довжина збільшується до 10–13, товщина – до 0,6–0,7 мм, маса – до 13 мг. Отже, за 20 днів довжина більшості особин, що вийшли з яйцекладки, у середньому збільшується в п'ять, а маса майже в 50 разів (Андреева, 1990).

Протягом росту личинок проміжки між харчуванням стають усе тривалішими; особини IV–VI віків при оптимальній температурі 22–25 °C харчуються через 3–4 дні, при температурі 12–16 °C – через 4–7 днів. З ростом личинок збільшуються розміри кишечника, а відповідно й кількість поглиненої в один прийом їжі, що дозволяє їм харчуватися рідше. Середня кількість поглиненої їжі при спокійному насиченні личинки масою 70–150 мг становить 15–25 мг. Для особин старших віків (400–500 мг) ця кількість може досягати 1/3 маси тіла.

Активність харчування більшості личинок зберігається до 8–6 °C.

Особливу морфоекологічну групу серед хижаків утворюють личинки комах, що харчуються моллюсками. Моллюскоїдні форми з різних родин жуків надбули конвергентної подібності у будові переднього кінця тіла: голова й передньогруди у них дуже тонкі й витягнуті. Мандибули часто зменшені в розмірах у зв'язку із втратою функції захоплення здобичі. До моллюскоїдів належать личинки із родини *Carabidae* (деякі види *Carabus*, *Sychrus*, *Licinus*), *Lampyridae*, *Drilidae*, *Lycidae*, частково *Silphidae* (Lindroth, 1954; Korschefsky, 1951; Стриганова, 1966).

3.3. Консортивна роль сапрофагів

Способи харчування ґрунтових тварин надзвичайно різноманітні. Найпоширенішими типами харчування є: сапрофагія, фітофагія, хижацтво, паразитизм. В особливу підгрупу фітофагів виділяються комахи, що пристосувалися до харчування нижчими рослинами – бактеріями і грибами (міцетофагія) (Стриганова, 1966).

Найдавнішим способом харчування ґрунтових тварин, як і інших груп наземних безхребетних, є сапрофагія (Гиляров, 1949). Під сапрофагією розуміється харчування залишками вищих рослин і тварин. Деякі автори розділяють фітосапрофагію (харчування рослинними залишками) і зоосапрофагію (харчування залишками тварин) (Speyer, 1924 – цит. за Стриганова, 1966). Однак у багатьох сапрофагів, наприклад у ґрунтових форм, важко точно виділити речовини, споживані твариною.

Сапрофагія значно поширена серед ґрунтових тварин. Ґрунтові, підстилкові й деревні форми сапрофагів мають велике значення в ґрунтоутворенні. Поряд з іншими безхребетними вони своїми ротовими органами механічно руйнують рослинні тканини, що розкладаються. Разом із тим харчова маса зазнає дії кишкових ферментів тварин, унаслідок чого різні органічні речовини перетворюються на доступні для рослин сполуки (вуглекислоту, воду, аміак) або на речовини, що легко мінералізуються (сечовину, сечову кислоту, гуанін та ін.). У процесі травлення у ґрунтових тварин утворюються також гумусові речовини. У такий спосіб неперетравлені залишки, що викидають безхребетні, збагачуються азотними продуктами білкового обміну (Гиляров, 1939, 1951; Стриганова, 1966).

Енхітреїди можуть бути охарактеризовані як детритофаги з тенденцією до вибіркової мікофагії. Хижацтво властиве нестатевозрілим особинам багатьох видів та мешканцям напівводних біотопів. У ґрунті оптимальні умови створені в гумусовому горизонті. Там енхітреїди перебувають в умовах надлишку трофічного субстрату. Під час освоєння ярусу листової підстилки та мінерального шару ґрунту вони переходять до мікофагії та хижацтва. Споживання більш поживної їжі прискорює темпи росту та розвитку та дозволяє енхітреїдам існувати в умовах більш контрастного гідротермічного режиму (Стриганова, 1980).

Орибатиди активно залучені до процесів розкладання органічних речовин, їх міграції та ґрунтоутворення. Ці кліщі впливають на розкладання органічних решток та утворення структури ґрунтів завдяки подрібненню органічної речовини. Їх фекалії забезпечують велику площу поверхні для активізації мікробіальних процесів. Вони є найважливішою групою арахнід з точки зору прямого та непрямого впливу на формування та підтримання структури ґрунтів. Орибатиди розносять бактерії та гриби на поверхні свого тіла, а також унаслідок живлення спорами та їх пасажу крізь травну систему. Багато видів накопичують кальцій та інші мінерали у своїй товстій кутикулі. Таким чином, тіло орибатиди може розглядатися як своєрідний важливий накопичувач корисних поживних речовин, особливо в умовах їх дефіциту.

Орибатидні кліщі були поділені на трофічні групи на основі їх карбогідразної активності (Sierpel, de Ruiten-Dijkman, 1993). Травоїдні демонструють тільки целюлазну активність і можуть житися тільки клітинною стінкою й умістом клітин зелених рослин (як живих, так і мертвих) та водоростей. Грибоїдні з гризучим ротовим апаратом відрізняються активністю хітинази та трегалози й можуть перетравлювати клітинну стінку та вміст грибів. Грибоїдні з сисним ротовим апаратом мають тільки трегалозну активність і можуть перетравлювати тільки вміст живих грибів. Гербофунгіфаги спроможні перетравлювати як зелені рослини, так і гриби. Вони можуть використовувати як целюлозу зелених рослин, так і трегалозу грибів. Всеїдні демонструють активність целюлази та хітинази, тому вони здатні житися компонентами рослин, грибів та артропод. Види орибатид з дефіцитом карбогідразної активності ймовірно належать або до хижаків, або до некрофагів та (або) бактеріофагів.

У хвойних лісах далеко не всі види ґрунтових тварин здатні переробляти рослинний опад (хвою і гілки), що потрапляє на поверхню ґрунту. Саме в таких лісах роль орибатид

винятково велика, оскільки якісні зміни опаду, викликані діяльністю панцирних кліщів, не можуть бути спричинені іншими групами тварин. Хоч кількісно орибатиди тут споживають не більше 5% енергії, що надходить із рослинним опадом, виключення орибатид із біоценозу (шляхом радіоактивного забруднення середовища, обробки місцевості пестицидами і т. д.) може різко сповільнити процес переробки рослинного опаду, а отже, й інтенсивність кругообігу речовин. Багато видів панцирних кліщів живляться ґрунтовими водоростями, але кількісних даних про роль орибатид у переробці водоростей поки що немає.

Більшість орибатид не мають вузької трофічної спеціалізації, а деяка прихильність до певного типу живлення стосується, як правило, тільки до окремих стадій розвитку. М. Лакстен (Luxton, 1972), спираючись на праці ряду авторів, поділив панцирних кліщів за типами харчування на три групи: макрофітофаги, мікрофітофаги і панфітофаги.

Частина асимільованої енергії живлення витрачається на ріст тіла, запасується в його тканинах і розглядається як оцінка продуктивності, а інша частина витрачається на процеси обміну і може бути оцінена через енергетичні витрати на дихання. Величини витрат на продукцію (P) і респірацію (R) у більшості тварин приблизно рівні. У різних стадій розвитку і різних видів панцирних кліщів відношення P/R перебуває в діапазоні від 0,4 до 1,8. М. Лакстен (Luxton, 1981) висунув гіпотезу, відповідно до якої види з відношенням $P/R < 1$ є корінними мешканцями даного біогеоценозу; види, у яких P приблизно дорівнює R , являють собою першу хвилю вселенців у дане місцеперебування; а популяції видів, у яких $P/R > 1$, змушені запасати енергію в тканинах тіла. Зв'язок між продукцією і витратами дихання може бути виражений, за Лакстеном, рівнянням:

$$\log P = 1,1392 \log R - 0,3488,$$

де P та R виміряються у джоулях на квадратний метр.

Показник ефективності продукції біомаси (P/B , де B – біомаса) у дорослих орибатид різних видів складає 1,6–7,5, а з урахуванням усіх стадій розвитку – 0,4–22,0, у той час як в інших групах ґрунтових тварин – 0,3–7,8. Види орибатид, у яких цей індекс перевищує 2,5, використовують K -стратегію популяційної динаміки. Види з відношенням $P/B < 2,5$ користуються r -стратегією. Види першої групи мають велику масу і розміри тіла, відкладають більше яєць, ніж види другої групи, і тривалість їх життєвого циклу довші (Luxton, 1981). Види, у яких величини продукції і біомаси приблизно рівні, завершують цикл протягом року. Однак у природних умовах таких видів поки знайти не вдалося.

Ефективність росту визначена як відношення енергії, що витрачається на ріст тканин, до асимільованої (P/A), у панцирних кліщів (як і в більшості ґрунтових детритофагів) досить велика і складає в різних видів і стадій розвитку 25–65%. Низька ефективність росту характерна для дрібних короткоживучих видів. Більшість макрофітофагів характеризується високою ефективністю метаболізму.

Ефективність метаболізму як відношення енергії, що розсіюється, до асимільованої – (R/A), складає в панцирних кліщів 35–75%, а за даними різних авторів, для угруповань орибатид у цілому – 47–95%.

Як фізіологічний процес дихання залежить від маси тіла, температури і частки живих тканин, яку можна визначити, знаючи масу тіла, його зольність і вміст води в тілі. Експериментально знайдено залежності, що дозволяють оцінити інтенсивність дихання через калорійність і зольність кліща, вміст води в його тілі, але для практичних цілей найбільш зручні залежності, обумовлені через температуру і суху масу. Коефіцієнт Q_{10} , що визначає ступінь зміни інтенсивності дихання при зміні температури, складає для орибатид від 2 до 5–6.

У цілому величина енергії метаболізму, що розсіюється панцирними кліщами, складає в різних природних угрупованнях, за даними різних авторів, від 2,87 до 90,3 КДж/м².

Узагальнюючи праці багатьох авторів, А. Райський (Rajski, 1966) зробив ряд висновків:

1. Орибатида, як правило, не споживають свіжого корму, він стає доступним для їх живлення тільки на певному етапі мікробіального розкладання.
2. Під час пошуків корму орибатида керуються смаковими відчуттями, у чому їм допомагають педипальпи і перша пара ніг. Смак корму, імовірно, визначається мікрофлорою, яка його населяє.
3. Деякі види орибатид, наприклад *Oppiella nova*, живляться безупинно протягом усього життя, а дорослі особини *Scheloribates laevigatus*, *Ceratozetes cisalpinus* та ін. живляться з 2–3-тижневими перервами.
4. Панцирні кліщі звичайно не захоплюють мінеральні частки ґрунту, як деякі ґрунтові безхребетні.
5. Макро-, мікро- і панфітофаги мають розходження в будові хеліцер, що зокрема виявляється в різній довжині рухливого і нерухомого пальців.

Таким чином, орибатида, живлячись не тільки рослинними, а й тваринними тканинами, можуть помітно впливати на життя біогеоценозу. Орибатида – одна з найважливіших груп в економіці природи. У сприятливих умовах температури і вологості в лісах (особливо хвойних) відносна роль орибатид може настільки зростати, що вони виходять на 2–3-є місце за біомасою чи енергією метаболізму серед усіх наземних мешканців.

Дощові черв'яки як сапрофаги виконують наступні функції в деструкційних процесах (Стриганова, 1980):

- 1) механічне руйнування листової підстилки та гниючої деревини (первинне розкладання);
- 2) мацерація рослинних тканин, механічне та хімічне розкладання клітинної структури;
- 3) мінералізація та гуміфікація органічного матеріалу;
- 4) нейтралізація кислих продуктів розпаду рослинних тканин за допомогою сполук *Ca* в травному тракті;
- 5) вибіркоче стимулювання деяких груп бактерій та грибів, що беруть участь у розкладанні структурних компонентів рослинних тканин та трансформації азотних сполук;
- 6) мінералізація органіки з вивільненням деяких зольних елементів у рухливій формі.

Незважаючи на широке різноманіття трофічних об'єктів, наземні мокриці є переважно фітосапрофагами, та основне їх значення у функціонуванні комплексів ґрунтових безхребетних полягає в первинному руйнуванні рослинних залишків на поверхні ґрунту. Мокриці, на відміну від інших груп підстилкових сапрофагів, слабо вибіркоче відносно ступеня вилугованості листового опаду. Слабко розкладене листя з верхнього шару підстилки вони споживають так же активно, як і те, що зазнало попередньої обробки мікроорганізмами у ферментативному шарі. Мокриці не так чутливі до вмісту поліфенолів в опаді, як диплоподи або дощові черв'яки, на яких ці сполуки чинять репелентну дію (Стриганова, 1980).

Диплоподи становлять спеціалізовану групу споживачів рослинних залишків на поверхні ґрунту – первинних руйнівників листового опаду та деревини. Їх трофічна активність сприяє формуванню модерного профілю та стимулює мікробіальні процеси розкладу. У кишковому тракті багатьох форм відбуваються активний розклад клітковини та часткова мінералізація органічних залишків. Вуглеводні складають основні енергетичні резерви цієї групи, а азотувмісні сполуки перетравлюються ними меншою мірою. Багато видів сполучають сапро- та фітофагію, утилізуючи структурні вуглеводні як мертвих, так і живих тканин (Стриганова, 1980).

Сапрофагія характерна для більшості личинок комах, що належать до примітивних типів (*Staphylinoidea*, *Curculionoidea*, нижчі *Cucujidae*). Сапрофагами є також і багато представників більш спеціалізованих груп жорсткокрилих із сильно модифікованими ротовими орга-

нами. У ряді випадків у того самого виду сапрофагія сполучається з іншими режимами харчування – з хижацтвом або фітофагією, як, наприклад, у личинок коваликів (Долін, 1964), у личинок *Corynetidae* (Brues, 1930 – цит. за Стриганова, 1966), у личинок *Scarabaeidae* (Медведєв, 1952). У родинях *Silphidae* і *Anisatoiftidae* є личинки-некрофаги, що харчуються трупами тварин. Іноді в цих групах спостерігаються випадки змішаного живлення (Стриганова, 1966).

Серед *Tenebrionidae* є види, личинки яких живуть у зруйнованій деревині або плодкових тілах грибів. Їхні личинки є сапрофагами. Найповніший зв'язок із деревиною зберегли представники підродини *Tenebrioninae*. У цій підродині спостерігаються риси найбільшої морфологічної й біологічної примітивності (Волгін, 1951). Представники інших підродин чорнишів – *Blaptinae*, *Opatrinae*, *Sepidiinae*, *Erodiinae* (за класифікацією Волгіна) – мають ґрунтових коренегризучих личинок (Стриганова, 1966).

3.4. Консортивна роль фітофагів

Величезне число ґрунтових тварин, пристосованих до харчування різноманітними тканинами вищих рослин, включається в групу фітофагів. Серед них розрізняють гризучих, які пережовують щільні рослинні тканини, і сисних. До перших належать личинки жуків. У ряді *Coleoptera* до фітофагів належать найбільш прогресивні групи, наприклад *Chrysomelidae*, *Curculionidae*. У тих родинях жуків, де окремі представники мають різні способи харчування, фітофагія є, як правило, вторинним, похідним режимом (Стриганова, 1966).

Більшість наземних молюсків є рослиноїдними. Але серед них є хижаки – *Daudebardia*, *Trigochlamydidae*, *Zonitidae*. В екскрементах рослинних видів також зустрічаються грибні гіфи та залишки тварин. Серед рослиноїдних молюсків виділяють 2 групи: 1) споживачів грибів та рослинних залишків; 2) споживачів грибів та зелених рослин. До перших належать представники *Pupilidae*, *Vallonidae*, *Clausilidae*, *Endodontidae*, *Phylomycus*, *Euconulus*. Це малі та середніх розмірів равлики, що мешкають переважно в лісовій підстилці. Деякі з них споживають лишайники, в яких перетравлюють грибні компоненти. До другої групи належать найбільші представники фауни наземних молюсків – *Eulota*, *Trichia*, *Argianta*, *Seraea*, *Helix*. Молюски активно залучаються до розкладу клітковину та мінералізації рослинних залишків. Неперетравлені залишки в їх екскрементах збагачуються азотумісними сполуками зі слизу, який виділяється в кишечнику. В ґрунті в екскрементах молюсків розвиваються процеси гуміфікації. Трофічна активність молюсків призводить до формування тонкозернистого гумусового шару мулового типу на поверхні ґрунту (Стриганова, 1980).

Походження фітофагії відмінне в комах різних груп. Фітофагія часто вдруге виникає з хижацтва (*Coccinellidae*). Можна припустити, що в деяких інших групах *Coleoptera*, де серед личинок є хижаки й фітофаги, фітофагія також виникла від хижацтва. У надродині *Cantharidoidea* більшості личинок *Cantharididae* властиве змішане харчування – рослинні й тваринні тканини, а більш давні форми цієї групи, такі як представники *Lycidae* і *Lampyridae*, є спеціалізованими хижакками (Сгровсон, 1955).

Сполучення хижацтва й фітофагії спостерігається також у представників *Carabidae*. Личинки деяких видів цієї родини – яскраво виражені фітофаги й відомі як шкідники сільськогосподарських культур.

У родині *Elateridae* серед личинок зареєстровані різні способи харчування. Долін (1964) за типом трофічних зв'язків виділяє серед дротянок п'ять груп: 1) всеїдні, переважно рослиноїдні личинки, пов'язані зі злаками (риди *Agrioles*, *Ectinus*); 2) всеїдні із сильно вираженою фітофагією, потребують для нормального розвитку тваринної їжі: (роди *Corymbites*, *Selatosomus*); 3) всеїдні, але які віддають перевагу сапрофагії та хижацтву (роди *Melanotus*, *Limonius*, деякі види *Athous*). При нестачі вологи ці личинки харчуються живими рослинними тканинами; 4) хижі форми й некрофаги, здатні до сапрофагії (*Cardiophorus*, *Elaler*, *Synaplus*,

Prosternon, деякі види *Athous*); 5) облігатні хижаки (*Lacon*, *Adelocera*, *Hypoganus*, *Calambus*, *Stenagostus*). У цій родині фітофагія поєднується із сапрофагією і хижацтвом. На думку ряду авторів, вихідним способом харчування в личинок коваликів є хижацтво. Основою для такого припущення є те, що у всіх коваликів головна капсула личинок має «хижий» вигляд (Crowson, 1955; Стриганова, 1966).

У деяких інших родин жуків, наприклад *Tenebrionidae*, *Alleculidae*, для личинок різних видів характерні сапрофагія або фітофагія (харчування коріннями), або комбінація цих обох способів харчування.

Представники підродин чорнишів – *Blaptinae*, *Opatrinae*, *Sepidiinae*, *Erodiinae* – мають ґрунтових коренегризучих личинок. Вони пов'язані із трав'янистою й чагарниковою рослинністю й поширені переважно в степовій і пустельній зонах. Для ґрунтових личинок чорнишів більш властива фітофагія. Багато видів чорнишів відомі як шкідники сільськогосподарських культур (Стриганова, 1966).

Потреби в їжі й продукція екскрементів визначені експериментально у найбільш масових видів чорнишів півдня Західного Сибіру й Північного Казахстану (Мордкович, 1982). Співвідношення екскретованої маси до спожитої характеризує адаптованість виду до певних позицій катени (табл. 3. 2).

Таблиця 3.2

**Споживання корму й екскреція чорнишів у лабораторному експерименті
(повітряно-суха вага, $\pm\sigma$, г)
(за Мордкович, 1982)**

Вид	Показник			
	1	2	3	4
<i>Crypticus quisquilius</i>	5,0	25,7 \pm 1,4	12,3 \pm 0,9	47,8
<i>Opatrum riparium</i>	14,3	25,2 \pm 1,3	10,4 \pm 0,4	41,2
<i>O. sabulosum</i>	14,8	53,3 \pm 0,0	9,7 \pm 0,0	18,2
<i>Pedinus femoralis</i>	19,0	49,5 \pm 0,0	9,5 \pm 0,0	19,1
<i>Oodescelis polita</i>	34,0	32,7 \pm 4,2	7,6 \pm 1,3	23,2
<i>Blaps halophila</i>	202,0	34,9 \pm 2,3	7,2 \pm 0,3	20,0
<i>Platyscelis hypolithos</i>	103,0	37,9 \pm 2,4	7,4 \pm 0,4	19,5
<i>Tentyria nomas</i>	77,0	38,4 \pm 2,0	6,6 \pm 0,7	17,1
<i>Gonocephalum pusillum</i>	7,1	45,5 \pm 4,5	7,9 \pm 0,8	17,3
<i>Platyscelis picipes</i>	83,0	35,8 \pm 2,5	6,0 \pm 0,4	16,7
<i>Anatolica lata</i>	68,0	34,2 \pm 0,0	5,7 \pm 0,0	16,6

Примітка: 1 – середня вага 1 екз., 2 – споживання на 100 мг жуків за 1 добу, 3 – екскреція на 100 мг жуків за 3 доби, 4 – відсоток екскретованої маси від спожитої

Найвищий рівень споживання характерний для чорнишів типово степових ксерофілів, що тяжіють до елювіальних (степових) ділянок катен (*O. sabulosum*, *P. femoralis* – 50 мг і більше на 100 мг маси жуків). При цьому в них зберігається високий рівень екскреції (9,5–9,7 мг). Втрати вологи з екскрементами компенсуються, очевидно, більшою кількістю споживаної їжі. У сухостепових ксерофілів (*Blaps halophila*, *Tentyria nomas*, *Oodescelis polita*, *Platyscelis hypolithos*) рівень екскреції різко знижений порівняно з раніше охарактеризованими видами (6,6–7,6 мг). Це дозволяє їм дещо знизити рівень споживання їжі (до 34–38 мг на 100 мг маси жуків). Найощадливіше витрачають спожиту їжу пустельно-степові види елювіальних БГЦ на південній окраїні степів. Вони екскретують менше 17% спожитої маси. Решта йде на потреби метаболізму. Досягається це при збереженні того ж рівня споживання, що й у сухостепових видів, за рахунок зниження рівня екскреції до 5,7–6 мг на 100 мг маси

жуків (див. табл. 3. 2). Чорниші, що становлять основу населення солонцевих частин степових катен (*Gonosephalum pusillum*), відрізняються таким же високим рівнем споживання, як типово степові види, але настільки ж низьким рівнем екскреції, як пустельно-степові.

Навантаження чорнишів на підстилку може бути продемонстроване співвідношенням сумарної потенційної потреби жуків у їжі до запасу підстилки, якою вони харчуються, і по суті означає ту частину її, що деструктують безпосередньо чорниші. Зазначене співвідношення залежить від запасу підстилки й від питомої чисельності й біомаси конкретних видів у біогеоценозі.

У родині *Aileculidae* також є групи, пов'язані зі зруйнованою деревиною (личинки підродини *Alleculinae*) і ґрунтові коренегризучі форми (підродина *Omorhinae*). Друга підродина вважається більш молодшою порівняно з *Alleculinae* (Оглоблин, Знойко, 1950). На це вказує висока морфологічна спеціалізація личинок *Omorhinae* і особливості їх ареалу – ця група майже повністю відсутня на Американському континенті. Серед представників *Omorhinae* багато шкідників сільського господарства (Оглоблин і Рейхардт, 1932; Гуссаковський, 1949). Таким чином, у личинок *Tenebrionidae* і *Alleculidae* вихідним режимом харчування була, ймовірно, сапрофагія. Потім із переходом від перебування у зруйнованій деревині до перебування у ґрунті з'явилися личинки-фітофаги. Тут фітофагія, напевно, розвинулася на основі сапрофагії (Стриганова, 1966).

Особливу групу фітофагів становлять міцетофаги – споживачі живих бактерій і грибів. При визначенні режиму харчування комах сапрофагів і фітофагів слід ураховувати, що «видима» їжа часто не відповідає дійсній (Кузнєцов, 1953). Гнойовики часто харчуються бактеріями й найпростішими, що розвиваються в екскрементах у великій кількості. Однак при вивченні харчування *Geotrupes* (*Scarabaeidae*) було встановлено, що при стерилізації гною від мікроорганізмів режим харчування цих жуків не змінився (Vaternahm, 1924 – цит. за Стриганова, 1966).

Щипавки (*Dermaptera*) мешкають на поверхні ґрунту та під камінням, у деревині, що гниє. За властивостями живлення це типові поліфаги. Вони мають гризучий ротовий апарат і здатні роздрібнювати щільні рослинні тканини, живляться залишками рослин та тварин у ґрунті, в деяких випадках переходячи до фітофагії або факультативного хижацтва (Стриганова, 1980).

4

Топічний аспект консортивних зв'язків ґрунтових тварин та топоморфи

4.1. Екологічні особливості ґрунту та підстилки як середовищ 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 одне на одного. Однак екологічні властивості цих біогоризонтів дуже відрізняються (табл. 4. 1) (Жуков и др., 2007). 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.

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 ендогейних 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

Екологічні властивості підстилки й ґрунту як середовищ існування ґрунтових тварин (за Жуков и др., 2007)

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
Роль вібрації субстрату для орієнтації тварин	Низька, коливання швидко загасають	Висока, коливання передаються на достатню для орієнтації відстань
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

технічних акустичних засобів (Brandhorst–Hubbard et al., 2001). Цілком імовірно, що ґрунтови хижаки 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 педобіоти 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.

Дихання завжди здійснюється у водному середовищі – цей принцип призводить до цілого ряду труднощів, що потребують для свого вирішення формування комплексу адаптацій у наземних тварин, в тому числі і ґрунтових мешканців. Умови дихання потребують тонких покривів дихальної поверхні, яка легко висихає на повітрі. Загроза загибелі від висихання може бути виключена завдяки розвитку пристосувань, що зберігають вологу в тілі тварини. Тому найкраще пристосовані до умов існування на суші ті групи тварин, які мають найбільш досконалі органи захисту від висихання та у яких розвинулись внутрішні дихальні порожнини. До них належать вищі хордові та комахи.

Швидкість випарування води з поверхні залежить від кількох факторів: вологості повітря, що оточує поверхню, та температури середовища. Інтенсивність цього процесу тим вища, чим вища температура та менша вологість. При наявності руху повітря над поверхнею процес випарування прискорюється. Повітря в ґрунті завжди насичене водою. Тільки в аридних умовах у верхніх горизонтах ґрунту рівень насиченості повітря водою може знижуватися. Це значно поліпшує можливості дихання в ґрунті порівняно з відкритим простором завдяки запобіганню витрат води.

Кількість повітря в ґрунті залежить від його шпаруватості та вологості. У важких за механічним складом та вологих ґрунтах кількість повітря менша, ніж у легких та сухих. За кількістю кисню ґрунтове повітря мало відрізняється від атмосферного. Таке становище має місце завдяки постійному обміну газами між ґрунтом та атмосферою, що характеризується повітропроникними властивостями ґрунту. Останні також визначаються вологістю та гранулометричним складом.

На поновлення повітря у ґрунті впливають атмосферний тиск та коливання температури на поверхні землі. Вночі при охолодженні поверхні ґрунту відбувається поглинання повітря атмосфери, вдень процес має зворотний напрямок: ґрунт віддає повітря при нагріванні.

Найважливішим фактором поновлення повітря у ґрунті є дифузія. Швидкість дифузії обумовлена парціальним тиском газу в суміші. Тому ґрунтове повітря більше насичене водою та CO_2 порівняно з атмосферою, а кількість кисню майже однакова.

Можливість дихання киснем при найменших витратах води під час дихання робить умови газообміну в ґрунті мовби проміжними між тими, що існують у водному середовищі з одного боку та атмосферою – з іншого.

Процес обміну та дифузії газів у водному та повітряному середовищі суттєво відрізняється. Умови постачання киснем кращі в атмосферному середовищі, а виведення вуглекислого газу – у водному. Буферні властивості води, яка в природних умовах є завжди розчином багатьох солей, призводять до зв'язування оксиду вуглецю в інші хімічні сполуки, тому насичення води цією речовиною не відбувається. При цьому різниця парціальних тисків CO_2 у воді та рідинах тіла тварини перебуває на постійному рівні.

Товщина шару рідини, що завжди вкриває дихальну поверхню, є лімітуючим фактором, який впливає на активність газообміну. У воді цей шар дуже тоненький, а в наземних умовах він досить товстий. При постійній високій насиченості ґрунтового повітря водою

мешканці ґрунту можуть мати мінімальну товщину шару рідини, що вкриває поверхню органа дихання.

Шкірний епітелій, що має контакт із навколишнім середовищем, може виконувати функцію органа дихання. У багатьох тварин він є єдиним органом, завдяки якому виконується газообмін. Великий вміст кисню у ґрунтовому повітрі порівняно з водою іноді забезпечує у мешканців ґрунту повну компенсацію потреб у газообміні шкірним диханням навіть у тих випадках, коли у водному середовищі у близьких форм крім шкіри для дихання використовуються спеціалізовані органи (зябра).

Спеціалізовані органи дихання відсутні у нематод і олігохет, у яких дихальну функцію несе вся поверхня тіла. Шкірне дихання найбільш ефективне в ґрунті. При мешканні на відкритій поверхні ефективність шкірного дихання зменшується, бо шкіра повинна бути покрита більш товстим шаром слизу, що охороняє організм від висихання.

У водному середовищі концентрація кисню значно менша, ніж на суші. Тому швидкість дифузії газів у воді значно менша, хоч вона і здійснюється через тонкий шар слизу дихальної поверхні водних тварин. Таким чином, шкірне дихання найбільш ефективне в ґрунтовому середовищі порівняно як з водним середовищем, так і сушею. Тому серед мешканців ґрунту зустрічаються найбільш крупні з наземних безхребетних, що позбавлені спеціалізованих органів дихання. Наприклад, дощові черви, розміри яких досягають декількох метрів завдовжки.

У олігохет є добре розвинена циркуляційна система і кров містить дихальний пігмент (розчинений гемоглобін). Це може розглядатися як пристосування до підвищення ефективності газообміну через шкіру.

Відсутність загрози висихання при мешканні в ґрунті робить можливим існування в ньому тварин, у яких покриви порівняно легко пропускають воду та гази. Проникність покривів для води, що визначає високу чутливість ґрунтових тварин до висихання, визначає і їх проникність до газів. Існування тільки за рахунок шкірного дихання можливе для обмеженого кола тварин. Це залежить від розмірів тіла та інтенсивності метаболізму.

Зі збільшенням розмірів тіла відносна поверхня тіла, через яку власне і здійснюється газообмін у багатьох ґрунтових тварин, зменшується. Для організмів розміром менше 1 мм достатньо простої дифузії для газообміну. Але якщо тканини на глибині тіла знаходяться від поверхні більш ніж на 0,5 мм, то необхідна якась додаткова транспортна система, крім тих випадків, коли інтенсивність метаболізму дуже низька.

Для типово наземних груп ґрунтових безхребетних – комах та багатоніжок – властиве дихання за допомогою трахей. Але найбільш примітивні та малі форми комах, що мешкають у ґрунті та екологічно подібних субстратах, позбавлені трахей і дихають усією поверхнею тіла.

Ґрунтові тварини, що мають трахейну систему, не позбавлені можливості газообміну через покриви. Обмін газами з середовищем можливий не тільки через вологу поверхню тіла черв'яків, а і через сухі покриви личинок комах або інших артродод.

У випадку, коли погіршується структурованість ґрунтів, або коли шпари зайняті водою, газовий режим ґрунту може значно погіршитися. Брак кисню є лімітуючим фактором, що обмежує проникнення тварин у глибину ґрунту. Зміна співвідношення води та повітря в шпарах призводить до міграцій педобіонтів. При зменшенні кількості кисню в ґрунті відбувається переміщення тварин у його верхні шари.

Адаптація до нестачі кисню та надлишку CO_2 є дуже важливим пристосуванням до життя в ґрунті. Педобіонти повинні швидко переключитися з аеробного до анаеробного типів метаболізму. Тому важливою запасною речовиною ґрунтових тварин є глікоген.

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 – із 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 товщій. Адаптивні механізми, спрямовані на стабілізацію умов внутрішнього середовища організму, характерні для тварин із довгим життєвим циклом – *K*-стратегів. Великі розміри вже є морфологічною адаптацією для стабілізації внутрішнього середовища, тому що відносна поверхня тіла в силу алометричних залежностей у більших тварин менша. У свою чергу, *r*-стратегі швидко досягають статевої зрілості у 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.

4.2. Топоморфи 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 віддання 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.

Очевидно, що системи розбиття ґрунтових тварин на морфоадаптивні групи за ознакою віддання 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. 4. 2) (Жуков и др., 2007).

Таблиця 4.2

Система топоморф ґрунтових безхребетних

Топоморфи I порядку	Топоморфи II порядку		Топоморфи III 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)
ендогейні	едафобіонти	верхньогрунтові	акроедафобіонти (верхньогрунтові)
		власнегрунтові	мезоедафобіонти (ґрунтові) гіпоедафобіонти (нижньогрунтові) гіпоеуедафобіонти (глибокогрунтові)
норники	–		

У рамках морфологічних адаптацій личинок до перебування на різній глибині у ґрунті Краузе (Krausse, 1928) запропонував виділяти дев'ять морфоадаптаційних типів: екзобіонти (мешканці поверхні), екзостратобіонти (поверхнево-підстилкові), акростратобіонти (підстилкові), гіпостратобіонти (нижньопідстилкові), геміедафобіонти (підстилково-ґрунтові), акроедафобіонти (верхньогрунтові), мезоедафобіонти (ґрунтові), 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 дев'ять, а на чотири групи – підстилкові, ґрунтово-підстилкові, верхньогрунтові і власне ґрунтові. Було встановлено, що просторовий розподіл різних екоморф, який демонструє ознаки адаптації до перебу-

вання 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 такі 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, черевоногі молюски. 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, 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.

4.3. Роль безхребетних тварин у формуванні складу ґрунтового повітря

Важлива особливість ґрунту як середовища, де відбувається дихання тварин, полягає в його складному та різко мінливому в коротких межах часу газовому режимі. Для ґрунтових тварин у середовищі мешкання відмічені значні коливання парціального тиску кисню, нерідко з його дефіцитом. Для цього середовища властиве збільшення (мінімум у 10 разів порівняно з атмосферними умовами) вмісту діоксиду вуглецю. По профілю ґрунту завжди утворюється градієнт кисню, що зменшується, та діоксиду вуглецю, який збільшується. Розміри коливань концентрацій цих основних газів, що беруть участь у газообміні, залежать від типу ґрунту та сезону року. Газовий режим ґрунту може різко змінюватися під впливом природних чи антропогенних чинників. Так, при затопленні ґрунту чи під час замерзання вологи в його верхньому шарі в нижчих шарах можуть створюватись умови дефіциту кисню та залишку оксиду вуглецю.

У ґрунті можна відрізнити місця мешкання на поверхні шпар аерації та всередині зволжених агрегатів, що містять затиснуте повітря. Мешканці шпар аерації, тобто тих, що мають контакт з атмосферним повітрям, повинні бути віднесені до аеробних організмів, а продукти їх життєдіяльності повинні легко виноситися в атмосферу при газообміні ґрунту. Велике значення для утворення складу ґрунтового повітря має мікробіальна флора. Спільна діяльність зооценозу та мікробоценозу, а також система адаптацій цих живих організмів до спільного життя в ґрунтовому середовищі визначають склад повітря в ґрунті. Формування анаеробних зон у ґрунті визначається зволоженням та присутністю органічної речовини. Мікробне дихання призводить до швидкого використання розчиненого кисню, а перенесення газу проміж його бульбашками та розчином обмежує загальну швидкість процесу. Продукти

анаеробного обміну дуже повільно виносяться в атмосферу, бо спочатку вони мігрують до шпар аерації. Грунтові безхребетні споживають із ґрунтового повітря кисень та виділяють у нього вуглекислий газ та інші газоподібні продукти обміну: аміак, водень, леткі органічні сполуки.

Об'єм ґрунтового повітря умовно дорівнює об'єму шпар аерації та відрізняється в ґрунтах певних типів. Цей параметр також сильно залежить від температури та вологості ґрунту. Наприклад, об'єм ґрунтового повітря дерново-підзолистого ґрунту приблизно дорівнює 42% від об'єму ґрунту, для чорнозему – 20%, для каштанових ґрунтів – 30%. Найбільш сприятливий склад ґрунтового повітря, що може спостерігатися у верхньому шарі ґрунту при добрій аерації, становить: кисень – 20%, вуглекислий газ – 0,3%. У дерново-підзолистих ґрунтах безхребетні споживають від 2,3 до 6,1% від запасу кисню в ґрунті. У чорноземі безхребетні потребують понад 18% кисню, що є в ґрунті. В каштановому ґрунті вони потребують значно менше кисню – тільки 0,54%. Таким чином, безхребетні як фактор, що обумовлює формування градієнта кисню в ґрунтовому профілі, виконують дуже важливу роль. У дерново-підзолистому ґрунті при вдиханні кисню за добу вони можуть зменшити його концентрацію в ґрунтовому повітрі на 0,5–1,2% (Бызова, 1986).

5 Фори́чні зв'язки та фороморфи ґрунтових тварин

5.1. Форезія як консортивний зв'язок

Фори́чні зв'язки в біогеоценозі та між різними біогеоценозами створюють можливість фізичного транспорту об'єктів екосистеми. Активне пересування є специфічною особливістю тварин. Ґрунтові тварини можуть утворювати зв'язки, сприяючи перенесенню інших живих організмів, або самі можуть використовувати інших тварин або рослин для перенесення в просторі.

Ґрунт потребує особливих адаптацій для пересування в ньому, але не всі тварини, навіть власне ґрунтові, володіють такими пристосуваннями. Деякі групи ґрунтових тварин або самі виступають як активні агенти пересування живих організмів ґрунтовим профілем, або значно цьому сприяють. З іншого боку, в географічному аспекті розселення ґрунтових тварин на значні відстані за допомогою власних пристосувань не можливе. Тому більш рухливі організми на поверхні ґрунту або в повітрі є активним фактором розселення педобіонтів.

Характеристикою особливості активної участі ґрунтового безхребетного у фори́чних зв'язках є його адаптації до пересування.

Пересування тварин у щільному середовищі здійснюється або при використанні ними природної шпаруватості середовища, або шляхом розсовування й дроблення її часток. У тваринних різних груп, що живуть у ґрунті, деревині й інших рослинних тканинах та щільних субстратах, виробляються різноманітні морфологічні пристосування. Безхребетні, зокрема комахи, для прокладання ходів використовують кінцівки, останній черевний сегмент, частини головної капсули, іноді в них розвиваються спеціальні опорні структури на черевних і грудних сегментах. У ряді випадків основну роль у русі тварини відіграє скорочення мускулатури тіла (Стриганова, 1966).

У системі біоморф М. П. Акімова характер пересування тварин відповідає III порядку топоморф. Ґрунтові тварини в цій системі охарактеризовані як рийники або свердлувальники. Безумовно, це неповна характеристика всього спектра можливих адаптацій педобіонтів до пересування в ґрунті. Але Михайло Павлович не мав на меті дати вичерпну характеристику саме екологічних властивостей ґрунтових тварин, а створив робочу систему. Важливими є принципи, які в цю систему закладені.

Порядок I топоморф робочої системи найбільшою мірою відповідає ценоморфам О. Л. Бельгарда, тобто горизонтальній диференціації живого покриву, порядок II відповідає зв'язку з певними біогоризонтами, тобто вертикальній диференціації, а порядок III топоморф відображає особливості освоєння твариною середовища як комбінації горизонтальної та вертикальної строкатості.

З термінологічного боку порядок I топоморф М. П. Акімова слід за О. Л. Бельгардом визначати як ценоморфи. Значення просторової (топічної) складової у ценотичних зв'язках є похідною, а первинною є функціональна своєрідність зв'язків, які формуються в межах певного типу кругообігу речовин, чим, власне і визначається тип ценозу, або тип кругообігу – лісовий, степовий, луговий, болотний. Просторова компонента діє в тих межах, у яких простирається той або інший ценоз.

Саме просторова (топічна) компонента найважливіша для визначення порядку II топоморф, тому за цим порядком і слід залишити назву – «топоморфи». Зв'язок між горизонтальним розміщенням живої істоти в біогеоценозі та її екологічними особливостями дуже міцний.

Порядок III на рівні деталізації в системі М. П. Акімова тісно пов'язаний з порядком II, тому точно відповідає топічній детермінації. Тобто, якщо тварина едафобіонт – то це або рийник, або свердлувальник, якщо тварина стратобіонт – то вона або бродяча, або бігаюча. При більш детальній характеристиці ґрунтових тварин (або тварин з інших біогоризонтів) виникає більш широкий екологічний спектр життєвих форм, а топічна компонента дещо відходить на задній план, а на перший виходять інші. З точки зору консортивних зв'язків, порядок III відповідає форичним та фабричним зв'язкам. Адаптації до пересування вказують на те, чи може тварина сприяти переміщенню інших тварин, рослин або органічних речовин, чи, навпаки, сама для свого пересування в шарі ґрунту потребує сприяння інших. Фабрична компонента також пов'язана з рухом тварин у ґрунті, бо саме утворення ходів є основою активності, внаслідок якої виникають зоогенні форми (дрилосфера, термітники). Фабрична діяльність у ґрунтових тварин тісно пов'язана з трофічною. Тому порядок III системи М. П. Акімова більшою мірою відповідає форичним зв'язкам ґрунтових безхребетних.

Екологічні групи ґрунтових тварин, які відокремлені на основі їх адаптацій до переміщення в ґрунті та вказують на роль в утворенні форичних зв'язків, слід назвати фороморфами.

Умови пересування в ґрунті настільки своєрідні, що призвели до утворення спеціальних пристосувань у багатьох мешканців цього середовища (табл. 5. 1).

Ґрунт є трифазною системою: між твердими частками та їх конгломератами (структурними окремостями) є порожнини, зайняті повітрям та плівками води. Крім того, ґрунт має й більші порожнини – сліди коренів, тріщини, ходи, що вже зроблені крупнішими тваринами. Завдяки цим структурним особливостям ґрунту пересування в ньому тварин можливе або за допомогою використання вже існуючих свердловин, порожнин та ходів, або за допомогою активного прокладання у ґрунті ходів, як у твердому субстраті.

5.2. Фороморфа А

А. 1. Екологічна група тварин, розміри тіла яких менші, ніж розміри шпар у ґрунті

Геогідробіонти – це найпростіші та деякі малі за розмірами багатоклітинні організми, що пересуваються в ґрунті як у водному середовищі, використовуючи плівки води для існування та пересування. Особливістю ґрунтових форм найпростіших є порівняно менші розміри, ніж у аналогічних форм із прісних водоймищ. Специфічних адаптацій у геогідробіонтів до пересування у ґрунті немає. При пересуванні ці тварини використовують існуючу шпаруватість ґрунту та пасивний рух води профілем ґрунту. Для прискорення пересування як у горизонтальному, так і вертикальному напрямку вони потребують форичної допомоги з боку більш активних педобіонтів. Форична роль цих тварин пов'язана з поширенням мікроорга-

Таблиця 5.1

Адаптації до пересування, типи пересування та форична роль ґрунтових тварин (фороморфи)

Тип пересування	Різновид	Адаптації	Представники	Форична роль
А. За допомогою використання існуючої шпаруватості ґрунту або підстилки, без активного прокладання ходів	1. Розміри тіла менші, ніж розміри шпар у ґрунті або у підстилці	Специфічних адаптацій немає, пересування у ґрунтовому середовищі як по поверхні або як у водному середовищі	Protozoa, Nematoda, Enchytraeidae, Acari, Collembola, личинки Carabidae, Staphilinidae, Neuroptera, Mollusca, Myriapoda та ін.	Сприяння перенесенню грибів та мікроорганізмів. Потребують форичної допомоги від більш активних форм.
	2. Розміри тіла такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті чи підстилки	Черв'якоподібна форма тіла, зростання кількості сегментів, зміцнення покривів	Enchytraeidae, Nematoda, Myriapoda, Elateridae (Cardiophorus), Therevidae	Вирівнювання трофічного навантаження та газового режиму в ґрунті
	3. Розміри тіла більші за порожнини у підстилці	Великі розміри (мала питома поверхня тіла), щільні покриви (черепашка), здатність швидко ставати у захисну позицію	Gastropoda, Myriapoda, Isopoda (Armadillidae, Cylistidae), Silphidae, Carabidae, Micryphantidae, Linyphiidae, Gnaphosidae, Agelenidae, Lycosidae	Значні міграції в горизонтальному напрямку, межбіогеоценотичні форичні зв'язки
В. Активне прокладання свердловин та ходів	4. Пересування зі зміною товщини тіла	Фіксуючі утворення на кінці або вздовж усього тіла	Lumbricidae, Tipulidae, Limax, Lepidoptera, Tabanidae	Утворення галереї ходів (дрилосфери), придатної для пересування інших тварин
	5. Без зміни товщини тіла	Опорні органи на каудальному кінці тіла, хітинізований покрив, циліндричне тіло	Elateridae, Carabus, Calosoma	Утворення системи ходів у твердому субстраті (важкі за механічним складом ґрунти) або в дерновині рослин
	6. Риття нір за допомогою кінцівки	Спеціалізовані до копання кінцівки	Lethrus apterus, Gryllotalpa gryllotalpa, Tenebrionidae (larv.), Alleculidae (larv.), Melolonthonae (im.), Coprini (im.), Histeridae (im.), Lycosa, Eresus, Alopecosa, Atypus, Nemesia, Pelobates fuscus, Tapla europaea	Утворення системи ходів, яку можуть використовувати інші тварини для пересування або як нори-схованки

нізмів – грибів та бактерій. Найбільш відома роль нематод як поширювачів фітопатогенних мікроорганізмів.

Для малих за розмірами геоатмобіонтів, які менші порівняно з розмірами існуючих у ґрунті свердловин, пересування по них у ґрунті принципово не відрізняється від пересування по поверхні твердого субстрату. Тому в таких тварин (кліщі, ногохвістки, нематоди, тихохідки та інші) також немає специфічних пристосувань до пересування в ґрунті.

А. 2. Екологічна група тварин, розміри тіла яких такі самі або трохи більші за розмір шпар у ґрунті

Личинки комах, що використовують існуючу шпаруватість ґрунту, мають переважно камподеоподібну форму тіла. Вона дуже поширена серед личинок жуків та сітчастокрилих. Головним локомоторним органом таких личинок є кінцівки, пристосовані до пересування по поверхні твердого субстрату. Камподеоподібна форма є пристосуванням до швидкого пересування по звивистих ходах більш широких, ніж тіло тварини. Це дуже важливо, тому що личинки, які мають таку форму тіла, є переважно хижаками. Їм необхідно швидко переслідувати здобич без витрат часу на прокладання ходів. Ця група здатна підтримувати існуючу шпаруватість ґрунту. Переважно самостійно швидко рухаються галереями ходів, сприяючи розповсюдженню бактерій, грибів, найпростіших, яєць та ювенільних фаз паразитів. Є переважно хижаками, тому важливим аспектом є форичне вирівнювання трофічного навантаження.

Енхітреїди, які належать або до геогідробіонтів, або до малих геоатмобіонтів, на мікрорівні виконують функцію великих екосистемних інженерів – дощових черв'яків. Вони сприяють аерації, особливо в занадто зволжених ґрунтах (перенесення кисню вглиб ґрунту та міграція окису вуглецю до поверхні). Ця функція по суті форична, особливо важлива в ґрунтах, які зазнають періодичного короткочасного зволоження. Енхітреїди, як тварини малі за розмірами, є *r*-стратегіями, на відміну від крупніших дощових черв'яків – *K*-стратегів. Життєва стратегія енхітреїд дає можливість швидко та суттєво збільшувати свою чисельність. Періоди швидкого зростання чисельності цих тварин пов'язані зі значним зволоженням ґрунту, яке може викликати розвиток анаеробних умов у ґрунті. Висока чисельність та активність цих малих черв'яків сприяє активізації міграції газів у ґрунті та вирівнюванню їх концентрацій.

Зі збільшенням розмірів тіла тварин ґрунт перестає бути для них тільки системою шпар та ходів і з'являється необхідність у формуванні спеціальних адаптацій до пересування в ґрунті.

А. 3. Екологічна група тварин, розміри тіла яких більші за порожнини у підстилці

Великі герпетобіонти, які мешкають у підстилці на поверхні, або у верхніх пухких шарах, також не мають специфічних адаптацій до пересування у ґрунті. Їх пересування відбувається поверхнею субстрату. Розміри великих герпетобіонтів перевищують розміри між частками ґрунту або підстилки, але щільність цих субстратів незначна, тому ці частки легко розсуваються при локомоції тварин. Адаптації цієї групи тварин більше пов'язані з тим, що їх середовище існування (поверхня ґрунту та підстилка) екстремальніше, ніж власне ґрунт. Міцніші покриви (черепашка у молюсків), менша питома поверхня тіла, здатність скручуватися в кулю (деякі мокриці, багатоніжки) є адаптаціями до життя у підстилці. Ці особливості впливають на локомоційну активність. Ще одним аспектом пристосувань до пересування є сенсорні системи для орієнтації в просторі. Можливість використання зору або коливань субстрату для орієнтації як у ґрунті, так і на його поверхні, у підстилці, обмежені. Тому найважливішим джерелом інформації про навколишній світ у тварин є органи тактильних відчуттів. Це органи, які значно виступають уперед або назад від тіла – антени, кінцівки, що волочаться (багатоніжки), церки (комахи), стебла, на яких містять-

ся чутлива поверхня шкіри (молюски). Добре розвинуті бігаючі кінцівки є адаптацією до пересування тварин по поверхні ґрунту. Вони також здатні виконувати сенсорну функцію. Широко розставлена підшва у молюсків добре виконує функцію локомоції та органа тактильного відчуття.

Фори́чна функція цієї екологічної групи дуже значна, особливо в аспекті межбіогеоценотичних зв'язків, у силу значної здатності до горизонтальних міграцій. Зона активності багатьох великих герпетобіонтів виходить за межі одного біогеоценозу протягом сезону. Відомі міграції ківсяків із заплавної місцеперебувань в інші (Прищутова, 1988). Подібною міграційною активністю володіють туруни, павуки та інші герпетобіонти.

5.3. Форморфа В

В. 4. Екологічна група тварин, які пересуваються за допомогою зміни товщини тіла

Дощові черв'яки та ґрунтові личинки довгоніжок (*Tipulidae*) активно прокладають ходи та пересуваються по вже наявних свердловинах, розсуваючи частинки ґрунту шляхом зміни товщини тіла. За твариною, що пересувається, залишається хід, по якому її можуть наздогнати хижаки. Формування складної постійної системи нір – дрилосфери – є важливою адаптацією для зменшення пресингу хижаків. Крім того, ходи таких тварин добре аеруються, тому можуть швидко змінювати вологість повітря, що знаходиться у ході. При використанні цього типу пересування лімітуючими факторами є тривалість зберігання в ґрунті порожнин відповідного діаметра та потреба в незначній протидії при їх розширенні. Ці фактори призводять до того, що дощові черв'яки, личинки типулід та інші тварини з таким типом пересування переважно мешкають у вологих ґрунтах важкого механічного складу. Вони уникають легких піщаних ґрунтів, де ходи швидко обсипаються, або кам'янистих ґрунтів, де є значна протидія поширенню ходів.

Проміжний тип локомоції між пересуванням зі зміною товщини тіла та С-подібним спостерігається у личинок лускокрилих (*Lepidoptera*). Личинки цих тварин здатні легко пересуватися по рівному субстрату, що спостерігається серед багатьох мешканців крон дерев та кущів, які дуже поширені серед лускокрилих. Покриви гусениць озброєні великою кількістю чутливих щетинок, розташованих уздовж усього тіла, що властиво для тварин, які мешкають на субстраті. Але серед *Lepidoptera* є справжні ґрунтові тварини, наприклад деякі совки (*Noctuidae*). Ці безхребетні досить великі, їх розміри перевищують шпари в ґрунті. Покриви тіла гусениць досить щільні, але дозволяють змінювати товщину тіла перистальтичними рухами. З іншого боку, личинки *Lepidoptera* мають добре розвинену та сильно склеротизовану голову (Чадаєва, 1964). Щелепи значно розвинені, міцні, здатні споживати міцні частини рослин та подрібнювати частки ґрунту під час руху. Черевні ноги розташовані на 3–6 та на 10-му сегментах і цілком відповідають визначенню «фіксуючі утворення на кінці або уздовж всього тіла».

Важливою фори́чною функцією групи тварин, які пересуваються змінюючи товщину тіла, є утворення галереї ходів у ґрунті, якою можуть активно користуватися інші тварини. Ця галерея (створена дощовими черв'яками звичайно називається дрилосферою) може простиратися на значну глибину. По норах дощових черв'яків у глиб ґрунту проникають корені рослин. Відома особливість дощових черв'яків затягувати в нори органічні рештки у кількості, яка перевищує їх трофічні потреби, внаслідок чого мінеральні ґрунтові горизонти збагачуються органікою, що сприяє активізації процесів гумосоутворення. Розвинена система ходів сприяє перенесенню газів та оптимізації газового та водного режимів ґрунту.

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

використовується в такому 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 давню 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 невимірно 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 працях 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 шпаруватості 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 зони нор *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. За 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*, *Pogonota* 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 середовищевірною 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 (Андреева, 1990).

Личинки гедзів більшості видів розвиваються в рясно зволоженому субстраті, найчастіше в ґрунті прибережних ділянок мілководь невеликих рік, струмків і водойм різного типу. Багатство у природі біотопів зі співпадінням основних умов визначає значна розмаїтість місць виплоду. Умови існування в ґрунті сприяли розвитку в личинок відповідних пристосувань для харчування й пересування в ньому. Це властивий личинкам гедзів геотаксис і адаптації локомоторного значення: форма тіла, що дозволяє переміщуватися по вузьких ходах у двох напрямках, добре виражена здатність до активного скорочення й розтягування, а також розширення й звуження тіла; наявність спеціальних рухових придатків і валиків в області міжсегментних зчленувань, що дозволяють фіксувати основну частину тіла або окремі сегменти; вільне переміщення внутрішніх органів при скороченні й розпрямленні тіла. Подоланню опору ґрунту при прокладанні ходів допомагає добре розвинутий м'язовий шар, що підстилає кутикулу по всій довжині й окружності тіла.

Личинки гедзів у період активності переміщуються, як правило, у верхніх шарах ґрунту – на глибині не більше 15 см. Особини дрібних розмірів (від 0,7 до 1,5 см), не здатні до прояву значних зусиль для активного прокладання ходів, перебувають не глибше 3–8 см або на поверхні ґрунту під шаром опалого листя, ряски, нитчастих водоростей, мохів. Великі форми зустрічаються на глибині 15–20 см. Переважне знаходження личинок у верхніх шарах ґрунту пов'язане з наявністю умов, сприятливих для розвитку хижаків і сапрофагів. Тут розкладаються залишки рослин і тварин унаслідок діяльності мікроорганізмів – важливого фактора в перетворенні органічних залишків у ґрунті (Андреева, 1990).

В. 5. Екологічна група тварин, які активно прокладають ходи без зміни товщини тіла

Способи пересування комах у ґрунті та їх морфологічні пристосування до риття ходів детально висвітлені М. С. Гіляровим (1949), що виділив три морфоекологічні групи тварин із різними типами пристосувань для розпушування ґрунту й фіксації тіла в ходах. У комах, зокрема в багатьох личинок жуків, функцію розпушування й відкидання часток ґрунту виконують або грудні кінцівки, або мандибули й передній край головної капсули, які модифікуються відповідним чином. Способи пересування й прокладання ходів у ґрунті розібрані автором на прикладах личинок чорнишів, пилкоїдів, хрущів, деяких жувелиць і коваликів. У представни-

ків Elateridae у розпушуванні основну участь бере вся головна капсула, сильно склеротизована, злита, що має форму загостреного спереду клина. Автор висловлює припущення, що формування клиноподібно стиснутої голови й зубчастого назале в коваликів пов'язане саме із пристосуванням до активного пересування в ґрунті (Гиляров, 1942, 1949).

Перехід камподеоподібних личинок до активного прокладання ходів у ґрунті потребує міцного положення тіла при ритті та розвитку опорних пристосувань на задньому кінці тіла та рийних – на передньому, а також загального зміцнення всього тіла за рахунок склеротизації покривів, особливо головного та хвостового відділів, розвитку опірних урогомф на задньому кінці тіла, набуття більш циліндричної форми тіла, спеціалізації переднього відділу до розпушування ґрунту (Гиляров, 1964).

У дротянок (личинки жуків-коваликів *Elateridae*) верхня губа редукована і не видається з-під наличника, що пов'язано з особливостями їх пересування: вони головою таранять (по-слідовно вдаряють) ґрунт. За цих умов верхню губу можна було б надломити. У личинок чорнишів та пилкоїдів, габітуально схожих на дротянок, голова не бере участі у розпушуванні ґрунту. Ці функції виконує перша пара ніг, а верхня губа нормально розвинена. У зв'язку з особливостями пересування дротянок у ґрунті в передній нижній частині голови розвинутий сильно склеротизований виріст, який називається назале (Гиляров, 1949).

В. 6. Екологічна група тварин, які активно риють ґрунт

Групу «класичних» ґрунторіїв утворюють тварини, які мають спеціалізовані органи, призначенні для риття ґрунту.

До цієї групи належать капустянки *Gryllotalpa gryllotalpa*. Ці тварини мають сильні кінцівки, якими вони здатні проривати довгі та досить широкі ходи. Найчастіше капустянки зустрічаються у вогкуватих ґрунтах, у яких система нір здатна довго підтримуватися. У процесі риття нір та для живлення капустянки переробляють корені рослин. Ходами цих тварин можуть користуватися безхребетні та малі хребетні тварини.

Мандибули й головна капсула в комах нерідко виконують функції, пов'язані з пересуванням. Зокрема, у форм, що живуть у твердих природних субстратах, ці органи беруть участь у розпушуванні або розсовуванні часток субстрату (Стриганова, 1966).

У щільних глиняних ґрунтах поширені кравчики *Lethrus apterus*. Личинки кравчика-головача *Lethrus apterus* Laxm. розвиваються у ґрунтах в 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 кравчик по схилах балок, цілинах, узбіччях доріг (Андрієвська, 1946; Медведєв, 1952). За даними Н. Ю. Андрієвської (1946), зібраними в 1937–1938 роках у Дніпропетровській області, кількість нір кравчика в степу складає 2,3 екз./м². Автор указує, 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 жуки будують сімейну нору на основі нірки самки або нову. Типовою сімейною ніркою жуків-кравчиків є двоколінчаста. Крім типової сімейної нірки, інші, так звані багатокілінчасті, звичайно трапляються на 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% (Андриєвська, 1946). Масштаби вилучення жуками-кравчиками фітомаси значно більші реально споживаної кількості, тому 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, червоногого кобчика, чорнолобого сорокопуда, сорокопуда-жулана, боривітра, грака. Кравчиками живляться ссавці – кроти, лисиці, борсуки, тушканчики. Личинки дротянок і червневого хруща можуть споживати заготовлений у сімейних норах корм кравчиків. Нежилі нірки кравчика заселяють мокриці, ківсяки, мурахи, чорнотілки, вусані тощо.

У степу та пустелі зустрічається тарантул *Lycosa singoriensis*. Нори тарантулів пов'язані з відкритими місцями, позбавленими густої рослинності й вільно освітлюваними сонцем. Доступ сонячних променів необхідний не тільки для розвитку павука й дозрівання його статевих продуктів, а й для потомства, що розвивається в коконі. Крім того, на відкритій поверхні землі різні комахи, якими харчується павук, ховаються у всілякі шпарки, у тому числі заповзають у нору тарантула (Мариковский, 1956).

Ґрунти в місцях поселень тарантула можуть бути найрізноманітнішими, крім кам'янистих й галечникових, аби тільки вони були достатньою мірою вологими. Проте тарантул дає перевагу ґрунтам пухким, особливо з поверхні.

Відносно мікрорельєфу тарантул явно переважає невеликі горбки, краї улоговинок, ямок і канавок, кущики солянок тощо, охороняючи тим самим своє житло від zalивання водою після дощу.

У зоні пустель і південних степів є два надзвичайно постійних індикатори перебування тарантула. Це солонець *Salicornia herbacea*, що незмінно виростає на солончаках, які зберігають постійну вологість ґрунту протягом усього року; та капустанка *Grillotalpa unispina* Sauss., мешканка вологих і пухких ґрунтів. У роки масової чисельності павука солонець і капустанка служать індикатором фактичного, а в роки депресії – можливого перебування тарантула.

У виритих норах минає більша частина життя тарантула. Почавши рити нору, павук ніколи її не кидає й обов'язково закінчує. Місце, яке тарантул вибирає для будівництва нори, повинне мати ґрунт, що довго зберігає вологу, розташовуватися поблизу водоймища, на відкритій площадці, мати вихід на легкому піднесенні, біля нір інших тарантулів і т. п.

Приставаючи до риття нори, тарантул розшукує на поверхні землі, особливо якщо вона щільна, місце, з якого б можна було почати копання. Часто нора починається з невеликої тріщинки, поглиблення, виїмки, біля маленької присохлої грудочки землі, під якою ґрунт більше вологий і піддатливий. Багато нір починаються в глибоких слідах, залишених коровами весною, коли ґрунт був м'який. На солончаках, особливо в розпалі літа, коли поверхня покрита щільною солоною кіркою, павук, перш ніж рити нору, змочує ґрунт рідиною, виділяючи її з ротового отвору.

Функцію рийних органів у тарантула виконують головним чином хеліцери. Забезпечені потужною мускулатурою й гострими кігтками, вони є гарним зряддям. На стінках нір, виритих на щільних глинистих ґрунтах, завжди залишаються сліди у вигляді численних смужок. Відкушуючи шматочки землі, павук скріплює їх павутинними додатками, піднімає і відкидає убік. Якщо на шляху зустрічається яка-небудь перешкода, він її обходить. Як тільки пройдено поверхневий, щільний шар, тарантул не тільки рие землю, але, як це робить більшість рийних тварин, розштовхує його в сторони, чим досягається економія енергії й ущільнюються стінки нори. Тому обсяг викинутого при ритті нори ґрунту менший обсягу нори в 10 разів. Якщо ґрунт сипкий й важко зв'язується в грудочки, павук виштовхує його з нори.

Діаметр нори, як правило, відповідає розміру павука й дорівнює ширині черевця й головогрудей разом. Тому за діаметром вихідного отвору нори можна безпомилково визначити величину її мешканця. Отвір нори ретельно вигладжується, а якщо поверхня землі складена з рухливих часток землі, то обплітається тонким павутинням, що перешкоджає опаданню ґрунту в нору. Грудочки землі відкидаються з нори в різних напрямках. Деякі павуки відносять їх на відстань до 30 см, інші залишають біля самого входу, складаючи землю акуратною купкою збоку або розташовуючи її півколом. Іноді тарантули з викиданого ґрунту влаштовують валик, який безпосередньо оточує вхід до нори.

Глибина нори залежить від багатьох причин, головною з яких є вологість ґрунту. На ґрунтах сухі нори значно глибші, ніж на вологі. Особливо довгі нори на ґрунтах піщаних, де вологий шар розташований глибоко. Разом із тим, при дуже високому рівні стояння ґрунтових вод поблизу водойми глибина нори ледь досягає 10–20 см, дно її перебуває майже в мокрому шарі, а стовбур схожий на вузьку лійку, спрямовану розтрубом догори. Така форма нори, очевидно, полегшує осушення дна й стінок. Довжина нори буває різною в тому самому місці в різні сезони року, і з настанням жаркого сезону й висиханням ґрунту нори поглиблюються, про що свідчать свіжі шматочки землі. Розташовані на буграх нори завжди значно глибші тих, що між ними. На довжину нори деякою мірою впливає структура ґрунту. При однаковій вологості на щільних глинистих солончаках нори коротші, ніж на ґрунтах супіщаних і пухких. У дорослих тарантулів нори, як правило, значно глибші.

На пухких піщаних ґрунтах, особливо на пухких солончаках, павук обплітає стінки нори щільним павутинням. Воно міцне, добре охороняє стінки від опадання й не втрачає міцності після зимівлі.

Тарантул завжди стежить за своєю норою, систематично відкушує численні корінці трав, що проростають в нору, підновляє вихідний отвір, викидає ґрунт, що обвалився.

Нора, покинута павуком, проростає корінцями трав. Особливо швидко обвалюються нори на пухкому ґрунті, на пухких солончаках, тоді як на щільних глинистих солончакових ґрунтах вони добре зберігаються. Покинуті нори заселяються великими мокрицями, цвіркунами, в них проникають мурахи, молоді тарантули або маленькі бродячі тарантули *Pardosa monticola*. Займає порожні нори тарантула павук *Tarentula* sp. або маленький чорний павучок *Theridion innoctum* Th., що заплітає отвір ловчою павутиною; оселяються й інші павуки, використовуючи нору як зручне місце для лову комах. Набагато рідше нори тарантула використовують для свого лігвища й будує над нею велику ловчу сіть павук *Lithyphantes* sp. Крім того, удень часто заповзають, ховаючись від світла й сонячних променів, численні жуки. У зоні лісостепу в кинутих норах можна знайти молоденьких трав'яних жаб *Rana temporaria* L. Зрідка заповзають у нору скорпіони *Buthus eupeus* (C. Koch.) і швидка ящірка *Eremias velox* (P.) (Мариковський, 1956).

В. 7. Екологічна група з С-подібно зігнутих тілом

Більш екологічно досконалим є пересування за допомогою подрібнення ґрунту переднім кінцем тіла, згрібання ґрунту назад та затулення ним ходу позаду тварини, що пересувається.

С-подібна форма тіла личинок (такими є личинки пластинчастовусих) є адаптацією до активного руху в специфічному, дуже важкому за механічними властивостями середовищі, яким є ґрунт або щільна рослинна тканина.

Спосіб пересування личинок пластинчастовусих у ґрунті також вивчений і описаний М. С. Гіляровим (1949).

Личинка, яка починає копальні рухи в ході, що прокладається, підгинає останні членики черевця, внаслідок чого положення її тіла фіксується між двома точками опори: черев-

ний кінець останнього сегмента упирається в дно ходу, а спинна поверхня 1–3-го сегментів черевця притискається до склепіння ходу, що прокладається.

Детальний аналіз морфологічних адаптацій ґрунтових личинок пластинчастовусих подано у працях С. І. Медведєва (1952), відповідно з якою наведено цей матеріал.

Передній кінець тіла личинки буває загнутим при ритті ходу трохи нагору, отож тіло її має навіть скоріше S-подібну, ніж С-подібну форму. Розпушення твердого ґрунту виконується утиканням у нього могутніх щелеп личинки і наступним скороченням черевної мускулатури, при якому голова наближається до анального кінця. Мандибули є основними органами розпушування ґрунту, що діють при скороченні черевної мускулатури як кирка (відскоблювання часток ґрунту виконується загостреним зовнішнім краєм мандибул).

При просуванні уперед відіграють роль і ножицеподібні рухи щелеп, якими личинки можуть перегризати корені, що зустрічаються на шляху. Тому в личинок пластинчастовусих головна капсула масивна, злита, що слугує надійною опорою для щелеп і могутньої щелепної мускулатури. Сильна хітинізація черепної коробки личинок пластинчастовусих має значення і тому, що при ритті ходу саме голова приймає на себе основне тертя об частки твердого ґрунту. Сильно хітинізовані плями з боків 1-го грудного сегмента очевидно теж добре захищають тварину від механічних ушкоджень.

Після скорочення тіла личинка хвилеподібними скороченнями спинної мускулатури в напрямку від заднього до переднього кінця, що починається в сегментах, які виконують роль спинної точки опори, знову розпрямляється і витягає передній кінець тіла. Потім знову втикає мандибули в ґрунт, після чого виникає нове скорочення черевної мускулатури. Шматочки ґрунту, що відколюються, відгрібаються нижньою частиною голови і нижньою поверхнею грудних і передніх черевних сегментів у порожнину, утворену виїмкою вентрального боку зігнутого тіла. Кінцівки при цьому хвилеподібно рухаються спереду назад, відгрібаючи розпушений ґрунт. Значення кінцівок для поступального руху порівняно мале.

Після того, як декількома скоблячими рухами личинка розширила хід, фіксується положення переднього кінця тіла (за допомогою щетинистих валиків і мандибул) і черевце підтягується вперед. Після цього личинка гладким спинним боком останнього сегмента спресовує розпушений ґрунт, утворюючи у такий спосіб пробку, що закриває пророблений нею хід, і не залишаючи за собою шляху, яким могли б скористатися хижаки.

Описаний спосіб пересування личинок *Scarabaeidae* допомагає зрозуміти, чому опорні шипики містяться саме на тих частинах тіла, що приймають на себе функцію опори. Єдиною частиною черевної поверхні, що має значення точки опори личинки, яка прокладає хід, є черевний бік заднього кінця останнього черевного сегмента. У личинок *Scarabaeidae* – *Pleurosticti* уся черевна поверхня тулуба гола (точніше, майже гола), за винятком саме цієї частини, озброєної міцними шипиками, розташованими в більшості форм, що живуть у ґрунті, двома подовжніми рядами. Кількість шипиків і їх розташування строго постійні для кожного виду пластинчастовусих і служать однією з найнадійніших діагностичних ознак личинок.

Тергіти всіх сегментів тулуба личинок пластинчастовусих, крім трьох останніх, розділяються глибокими борозенками на валики – про-, мезо- і метатергіти. Особливо сильно розвинутий метатергіт. На грудних сегментах ці валики не мають особливих щетинок, що виконують локомоторну функцію, а на перших п'ятьох черевних сегментах, які упираються у склепіння ходу, що прокладається, вони усаджені міцними щетинками. Середня частина кожного валика покрита щетинками, а передні і задні чверті вільні. При скороченнях спинної мускулатури, які пробігають хвилеподібно, усаджені щетинками частини валиків по черзі розсовуються і зрушуються, просуваючи личинку вперед. Локомоторна функція забезпечених щетинками валиків особливо добре виявляється в личинок *Cetonia*, що рухаються навіть по поверхні твердого субстрату, лежачи на спині.

Значення різних пристосувань для пересування і життя личинок у субстраті виступає наочно при порівнянні будови личинок пластинчастовусих, що живуть у різному середовищі.

Загальним для всіх личинок пластинчастовусих пристосуванням для життя в ґрунті й інших субстратах є будова дихалець, що не допускає можливості потрапляння в трахеї часток ґрунту, рослинних детритів тощо.

С-подібна форма тіла, при відносній його стрункості, найкраще виражена в личинок, що вільно пересуваються в ґрунті й активно розшукують їжу. Сюди відносяться личинки *Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini*, *Glaphyrini*. Очевидно, усі ці групи сформувалися вже після переходу їхніх предків до життя в ґрунті (первісним середовищем існування личинок найдавніших пластинчастовусих, мабуть, були гниюча деревина і потерть, що цілком збереглося в сімействі *Lucanidae* – більш примітивному, а також у більшості *Dynastini*, *Trichiini*, *Valgini*, *Cetoniini*). Тіло таких личинок відрізняється більшою товщиною, а часто і менше вираженою С-подібною формою і менше розвинутими шипиками і щетинками на анальному стерніті. Деякі *Dynastini* (наприклад *Pentodon*) перейшли до життя в ґрунті; хоча їхнє тіло і товще, ніж у личинок *Melolonthini* і близьких до них триб, але воно стрункіше, ніж у деревних мешканців тієї ж триби, неправильно розсіяні шипи на анальному стерніті в них краще розвиваються, подовжуються, вигинаються, однак симетричні ряди шипиків у них не з'являються. *Cetoniini*, що живуть у ґрунті (рід *Epicometis*, підрід *Netocia* роду *Potosia*), не роблять значних пересувань і прив'язані тут до скупчень рослинних детритів, тому форма їх тіла, порівняно з мешканцями деревних детритів, не змінюється; слід лише зазначити набагато сильніший розвиток у них волосяного покриву тіла, а в *Netocia* – розширення шипиків у симетричних рядах на анальному стерніті. У тих представників гнойовиків, що відкладають яйця в природні купи калу тварин, а личинки їх роблять міграції в ґрунті (наприклад при пересиханні верхніх шарів), зберігається С-подібна форма тіла і більш-менш добре розвинені шипики на анальному стерніті, у тому числі і розташовані подовжніми симетричними рядами; щетинки на черевних тергітах хоча і залишаються нечисленними, але набувають форми як у типових землерийв, стають більш товстими і пружними, мають деякий вигин назад. Сюди відносяться личинки *Aphodiini*, багато представників яких навіть вільно живуть у ґрунті, харчуючись детритом з коренів рослин (*Psammobius*, *Cnemisus*). Нарешті, тіло личинки *Odontaeus armiger*, яка вільно живе в ґрунті, відрізняється стрункістю і добре вираженою С-подібною формою, відмінною від форми тіла інших *Geotrupini*, що живуть у гної.

Сильний розвиток шипиків на анальному стерніті, особливо їх симетричних рядів, має місце в трибах *Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini* та інших, близьких до них. У представників цих триб шипики звичайно загнуті назад, розширені в сторони і розташовані двома рядами уздовж головної осі, даючи, таким чином, максимальну стійкість проти зрушення в сторони і назад. При цьому подовження цих рядів і розходження їх у задній частині в сторони у вигляді дуг властиве, в основному, для мешканців щільних ґрунтів, наприклад *Amphimallon*, *Rhizotrogus*. У видів, що живуть тільки в щільному ґрунті, це пристосування ще підсилюється: шипики товщають і трохи подовжуються, особливо в задній частині, де ряди їх подвоюються і потроюються, наприклад у *Rhizotrogus aequinoctialis* Hrbst.

Іноді шипи розташовуються у вигляді поперечних дуг – однієї (у *Sericini*) або двох (у *Tanyproctus*), причому шипи в таких форм (і ті, що містяться в цих рядах (дугах), і позарядові) вирізняються сильним розвитком, гострі і спрямовані трохи назад і усередину – до середньої осі тіла. Очевидно, це інше пристосування для досягнення тих же результатів (у розумінні додання стійкості тілу), що і при подовжньому розташуванні шипів.

При пересуванні в легкому піщаному ґрунті, де легше досягається стійкість тіла, симетричні ряди шипиків коротшають, а іноді і цілком зникають; так, наприклад, у видів *Melolontha*, що живуть як у легкому піщаному, так і у важкому суглинному ґрунті, подовжні симетричні ряди шипиків довгі, а в *Polyphylla*, пов'язаних в основному з легкими ґрунтами, вони сильно коротшають, у *Anoxia* ж цілком зникають. У видів *Chioneosoma*, які живуть у піску

(*Ch. pulvereum* Knoch., *Ch. aralense* Sem. et Medv., *Ch. arnoldii* Medv., *Ch. komarovi* Brske), задня частина рядів, що розходяться в сторони і складаються з довгих шипів, зникає і залишається лише передня їх частина, причому кінці рядів зближаються, утворюючи в такий спосіб овал; величина останнього досить значна у *Ch. pulvereum* – мешканця задернених пісків і дуже мала в *Ch. komarovi* – мешканця барханних пісків.

У той же час у мешканців пісків розвивається ряд інших пристосувань, зокрема, у структурі голови. У той час як у мешканців щільних ґрунтів поверхня головної капсули, лиштви, а часто і верхньої губи буває гладкою, блискучою, у піщаних мешканців вона стає більш-менш шорсткуватою, принаймні в передній частині. У деяких же представників вона буває зернистою, покритою ямкоподібними крапками, що у деяких видів *Chioneosoma* несуть шипики і лусочки. Очевидно, цим запобігається ковзання по кварцових частках і досягається відповідна стійкість при русі в піску. У личинок *Phyllopertha*, *Melolontha*, *Amphimallon*, які живуть в різних ґрунтах, а також у *Rhizotrogus*, що живуть в щільному ґрунті, голова гладка, у той час як у специфічних мешканців пісків і супісків голова шорстка в різному ступені: у *Monotropus nordmanni* є шорсткість на чолі, а лиштва покрита сильними зморщечками, у *Anoxia*, *Anomala* і піщаних мешканців роду *Chioneosoma* уся голова стає шорстко-зморшкуватою, причому в деяких видів вона покрита густими ямкоподібними крапками (*Ch. aralense*), іноді з конічними або лускоподібними шипиками (*Ch. pulvereum*, *Ch. arnoldii*, *Ch. komarovi*). Така структура головної капсули не спостерігається в мешканців щільних суглинних ґрунтів, тому що це пристосування було б тут недоцільним: дрібні глинисті частки набивалися б у ямки, прилипали до шорсткуватої поверхні голови, що перешкоджало б нормальній життєдіяльності личинки.

Рівномірно округлена форма заднього кінця тіла при зазначеному способі пересування личинок у ґрунті найбільш зручна, тому у всіх личинок, що вільно живуть у ґрунті, кінець черевця завжди має саме таку форму. Слід зазначити, що рівномірно округлену вершину черевця має личинка *Odontaeus armiger*, що вільно живе в ґрунті, чим вона істотно відрізняється від личинок інших *Geotrupini*, які мешкають у гної і мають складно улаштовану анальну площадку. До цього ж типу наближаються і личинки *Aphodiini*, що мають слабку дволопатеку вершину черевця, без сплющеної анальної площадки; це, безумовно, пов'язано з особливостями їх способу життя.

Щетинисті валики на черевних тергітах найсильніше розвинуті в ґрунтових мешканців (*Rutelini*, *Dynastini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini*).

Хоча кінцівки не відіграють великої ролі для поступального руху личинки, однак їх значення велике для розпушення й відгрібання ґрунту, тому вони краще розвинуті саме у вільно живучих мешканців ґрунту (*Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini*). Подовження ноги тут досягається завжди за рахунок подовження тазика. Це пов'язано зі способом руху кінцівки, що при відгрібанні ґрунту викидається спочатку вперед, а потім рухається назад; подовження тазика збільшує рухливість ноги в цьому напрямку. Заслуговує на увагу те, що подовження тазиків має місце в комах із хватальними передніми кінцівками, які при лові жертви викидаються вперед, як, наприклад, у богомольців (*Mantodea*), *Mantispa styriaca*, *Ranatra linearis*. Збільшення площадки (для відгрібання ґрунту) досягається розвитком щетинок на ногах, що добре розвинені в мешканців ґрунту і гниючої деревини і майже відсутні в гнойовиків. Для розпушення землі служать сильно розвинені кігтики, що є у всіх типових мешканців ґрунту (триби *Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Sericini*, *Hopliini*). У гнойовиків сильний розвиток кігтиків має місце лише в *Aphodiini* у зв'язку з зазначеними вище особливостями їх способу життя.

Оскільки личинка розпушує ґрунт при русі за допомогою верхніх щелеп, причому основна робота припадає на їх кінці і зовнішні краї, то в личинок, що вільно живуть у ґрунті, порівняно з іншими, спостерігається найсильніший розвиток дистальних кінців щелеп. Унаслідок постійного тертя об частинки ґрунту відбувається поступове стирання не тільки

внутрішнього, а ще більше зовнішнього краю і вершини щелеп. Тому в давно перелинялих личинок щелепи сильно коротшають, а вершини їх притупляються.

У зв'язку з необхідністю розшукувати собі їжу в личинок, що вільно живуть у ґрунті, добре розвинені органи нюху і дотику. Вусики в *Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini* довгі, складаються з 4 члеників, причому 4-й членик завжди добре розвинутий, стовщений і несе одну або кілька нюхових площадок. У личинки *Odontaeus armiger*, що вільно живе і ґрунті, останній членик вусика добре розвинутий і стовщений, на відміну від представників тієї ж триби (*Geotrupini*), що живуть у перегної.

Умови існування в гниючій деревині і потерті загалом нагадують умови життя в ґрунті, але є і ряд відмінностей. Личинки не роблять тут великих міграцій у пошуках їжі у зв'язку з зимівлею або зміною умов вологості. При поступальному русі їм доводиться не тільки розпушувати, а й дробити, різати субстрат (деревину). Усі такі личинки мають набагато товще тіло, причому в личинок з більш слабко вираженою С-подібною формою тіла (*Cetoniini*) зменшується відносний розмір головної капсули, а щетинисті валики є не тільки на черевних, а і на грудних стернітах (ймовірно, в зв'язку з трохи іншим положенням тіла при прокладанні ходу). Шипики на анальному стерніті менше розвинуті. У личинок *Lucanidae*, з добре вираженою С-подібною формою, розташування спинних щетинок майже таке саме, як у ґрунтових мешканців. В усіх випадках ноги коротшають за рахунок скорочення довжини тазиків. Найістотніша відмінність у будові верхніх щелеп: вони сильно коротшають за рахунок скорочення дистального кінця, стають ширшими, набувають форми, близької до трикутної, а внутрішній край їх має численні зубці для розрізування субстрату. Часто спостерігається редукція кігтиків, що перетворюються на тупі придатки конічної або циліндричної форми з щетинками на кінцях. Вусики 4-членикові, причому у всіх *Scarabaeidae* (триби *Trichiini*, *Valgini*, *Cetoniini*) скорочені, товсті, але з добре розвинутим останнім члеником, з кількома нюховими площадками, що пов'язано, очевидно, з вибором їжі. У *Lucanidae* останній членик вусика дуже маленький, тонкий. Можливо, що нюх у них слабко розвинутий у зв'язку з безвивірковим заковтуванням шматочків деревини, де личинка прокладає хід.

Найбільше відхилення від зазначеного вище типу складають личинки, що живуть у субстраті, спеціально заготовленому для них батьками. Таким субстратом у видів нашої фауни є кал хребетних тварин (в основному ссавців) у *Coprini* і *Geotrupini* і рослинна маса в *Lethrini*. Через те, що личинкам тут не доводиться пересуватися в ґрунті або в іншому субстраті, зникають і відповідні пристосування до цього. Тіло стає більш товстим і коротким, що дає можливість вміщатися в обмеженому за розмірами просторі камери. У *Coprini* на середніх черевних тергітах часто буває більш-менш сильне мішкоподібне розширення у вигляді горба. Тіло стає майже голим, тверді щетинки на спині відсутні, шипики на анальному стерніті або зовсім відсутні (*Copris*), або являють собою симетричні фігури з дрібних коротких шипиків, що є, можливо, рудиментарним утворенням. Ноги сильно ослаблені, майже позбавлені щетинок, у *Lethrus* перетворені на короткі конічні придатки. Кігтики в основному перетворені на тупі придатки або зовсім відсутні. У зв'язку з харчуванням м'якою їжею верхні щелепи стають більш слабкими, тонкими, жувальні поверхні на внутрішньому боці в основі, порівняно з такими в розглянутих вище личинок, слабкіше розвинуті. У зв'язку з безвивірковим харчуванням вусики розвиваються слабко: вони складаються в *Coprini* з 4, у *Geotrupini* і *Lethrini* з 3 члеників, відносно короткі, особливо в *Lethrini*, тонкі, а останній їх членик дуже малий. Особливістю цих личинок є розвиток анальної площадки. Задній кінець тіла в них сплющений і утворює особливу площадку, покриту складками й узвишшями, з лопатями різної форми по краях. Посередині цієї площадки розміщений анальний отвір, прикритий сильно розвинутими клапанами або застінками. Очевидно, ця площадка служить для утримання стінок у камері личинки, що міститься усередині живильного субстрату. З цією функцією, напевно, пов'язаний і сильний розвиток заслінок, що закривають анальний отвір.

Aphodiini за рядом ознак наближаються до вільних мешканців ґрунту, однак у зв'язку з характером харчування в них зберігається властива для копрофагів будова ротового апарата і вусиків (Медведев, 1952).

Протягом онтогенезу пристосування до руху у ґрунті змінюються. Твердість покривів є важливою адаптацією до специфіки пересування. Вона також варіює впродовж розвитку ґрунтової тварини. Максимальна твердість тергіту личинок дротянок дорівнює 0,81–0,89 кг/м², а стерніту – 0,53–0,73 кг/м². Найтвердіше тіло мають личинки старшого віку, що ведуть активне життя та мають більший розмір.

5.4. Структура фороморф у градієнті екологічних факторів

У створенні екологічних умов біогеоценозів степового Придніпров'я важливу роль відіграють режим вологості та мінералізація ґрунтів. Ці фактори визначають типи лісу, а також особливості структури та функціонування біотичних компонентів біогеоценозу (Бельгард, 1950, 1971). У градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину структура фороморф педобінтів демонструє закономірну динаміку (рис. 5. 1). Від найбідніших до найбагатших ґрунтів монотонно знижується частка фороморф А 2. У найбагатших ґрунтах особливо важливу роль відіграють фороморфи В 5. У градієнті умов трофності ці фороморфи взаємозамінні.

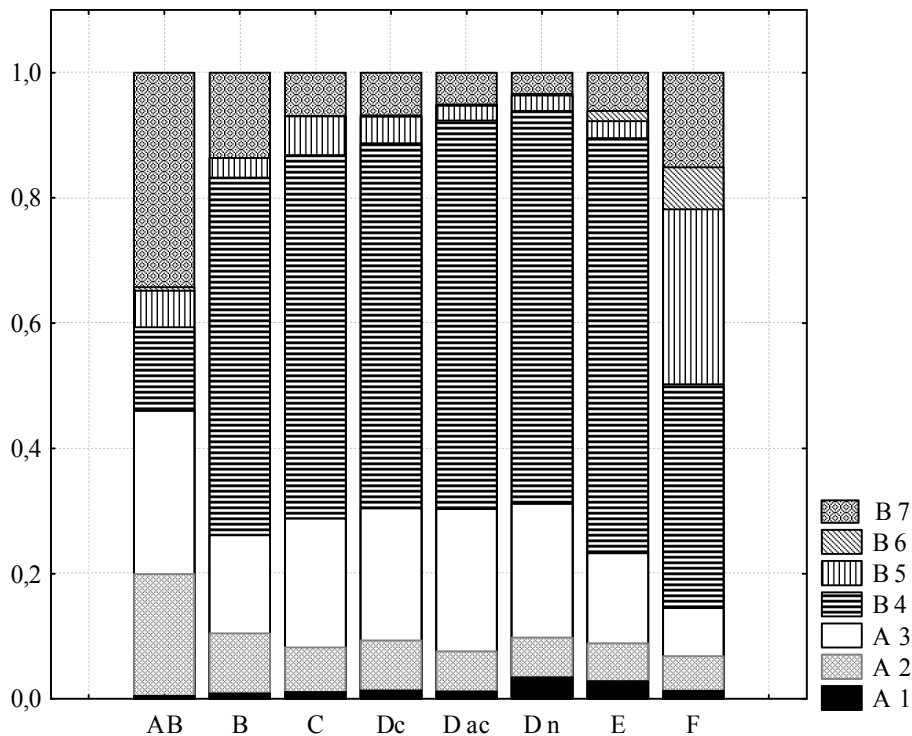


Рис. 5.1. Структура фороморф ґрунтових тварин у градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину едафотопів біогеоценозів степового Придніпров'я

Умовні позначки: по осі абсцис – трофотопи

Велике загальне значення ґрунтових тварин як педотурбаторів підкреслюється високою часткою фороморф В 4, тобто тих, які активно прокладають свердловини в ґрунті зміною товщини тіла. Виняток складають або дуже бідні, або занадто багаті ґрунти. Остання обставина скоріше за все пов'язана з тим, що в найбагатших ґрунтах фактор мінералізації часто співпадає з фактором дефіциту вологи (фізична сухість) або з ризиком засолення (фізіологічна сухість).

Альтеративним доповнювачем форморф В 4 є форморфи В 7, тобто ті, що мають С-подібно зігнуту форму тулуба. Ці тварини переважають або в бідних, або в дуже багатих ґрунтах.

У градієнті умов вологості частка форморф В 4 монотонно збільшується зі зростанням вологості ґрунтів (рис. 5. 2). Частка форморф А 3 незначно змінюється залежно від зволоження порівняно з форморфами А 1 та А 2. Очевидно, причиною тут є фактор розмірів тварин: крупніші представники форморфи А 3 мають меншу питому площу поверхні, тому загалом більше витривалі стосовно дефіциту вологи. Представники форморфи В 7 найбільше значення мають у ксерофільних умовах, тому що С-подібна форма є адаптацією до нестачі вологи у ґрунті.

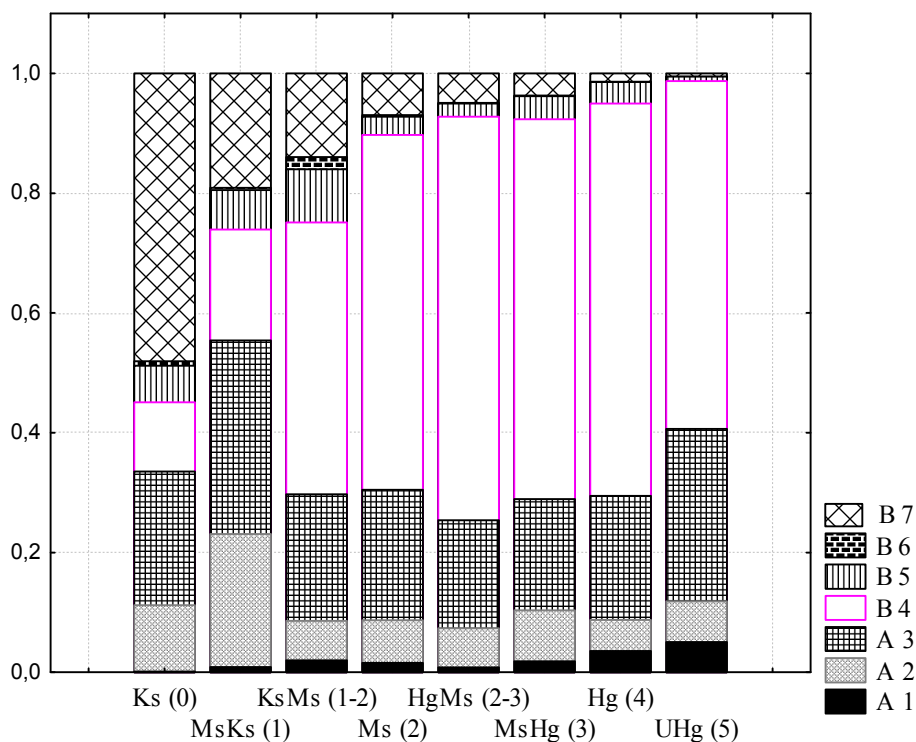


Рис. 5.2. Структура форморф ґрунтових тварин у градієнті умов зволоження ґрунтового розчину едафотопів біогеоценозів степового Придніпров'я

Умовні позначки: по осі абсцис – гігротопи

5.5. Роль птахів у розселенні ґрунтових тварин

Ґрунтові тварини можуть розселяватися на значні відстані за допомогою птахів. Так, проникнення ґрунтових мікроартропод на віддалені від материків острови через значні водні та льодові простори Північного Льодовитого океану, які є нездоланною перешкодою поширенню малорухливих видів, може відбуватися тільки завдяки існуванню потужного фактора розселення. Таким фактором розселення ґрунтових артропод можуть бути тільки птахи, які здатні долати простори в тисячі кілометрів від островів до материків. Відкрите Н. В. Лебедевою та Д. О. Криволуцьким (2003) явище існування орибатид в оперенні птахів дозволяє пояснити багато положень у біогеографії панцирних кліщів та інших ґрунтових тварин. У пір'яному покриві птахів практично завжди можна знайти різні групи ґрунтових непаразитичних кліщів (панцирні, гамазові, хлібні, тромбідієформні, простигамати), а також ногохвісток, личинок двокрилих, стафілінід та ін. (Лебедева, Криволуцький, 2003). Як було доведено цими дослідниками, орибатиди та колемболи розмножуються в пір'ї птахів.

6 Фабричний аспект консортивних зв'язків грунтових тварин

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 (=середовиществорення), 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 працях зустрічається розуміння зазначеного терміна як простору, який безпосередньо контактує зі стінкою ґрунтового ходу дощового черв'яка (Тиунов, Scheu, 1999). Ці автори провели роботу з вивчення мікробіального дихання і біомаси, рівня поживних речовин у норах дощового черв'яка *Lumbricus terrestris*.

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.

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

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

Кількість нір дощових черв'яків залежить від кількості цих тварин і способу обробки ґрунту, якщо такий є, 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 шпар 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 – $4,9 \text{ м}^2 / \text{м}^2$ (Kretzschmar, 1978).

Екскременти дощових черв'яків залишаються в норах, за рахунок чого стінки збагачуються органічними речовинами. Збільшений вміст органічної речовини і мінеральних поживних речовин у дрилосфері стимулює зростання коренів рослин (Graff, 1970).

У стінках нір дощових черв'яків збільшується кількість вуглецю й азоту порівняно з навколишнім ґрунтом (Graff, 1970). Кількість органічного вуглецю може зростати в 1,8–3,5 раза у дрилосфері. Зростання рН у дрилосфері можна частково пояснити накопиченням рослинних залишків, що мають більший рН, ніж навколишній ґрунт (Tiunov, Scheu, 1999). Крім того, виділення дощових черв'яків у вигляді мукусу можуть також сприяти зростанню рН 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 рийних 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 раза, а рівень неорганічного азоту збільшується на 21–78 % (Goertes, 1997).

Дощові черв'яки значною мірою збільшують у ґрунті кількість нітрат-іона й амонію, 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 за присутності дощових черв'яків *Lumbricus terrestris* і *Aporrectodea tuberculata*. Ці черв'яки викликали зростання концентрації іона NO_3^- й інтенсифікацію процесів мінералізації азоту в ґрунті. За оцінкою цих авторів, зазначені види дощових черв'яків із чисельністю 5 екз./ м^2 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, Kladvik, 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 апарата, тому рослинний матеріал потрапляє у стравохід відносно великими фрагментами. Основне подрібнення відбувається в мускульному шлунку за 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 розрізнати 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 відмічається 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 у 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 опаду, 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 викликав 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 у ґрунті. У досліді були задіяні два види люмбрицид – ґрунтово-підстилковий *Lumbricus rubellus* і власне ґрунтовий *Aporrectodea calliginosa*. Міткою ґрунтового вуглецю служив вуглець ^{14}C , а ізотоп, що міститься в підстилці, – ^{13}C . 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 calliginosa* 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 опаду в 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 *Allolobophora 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 et al., 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./м² здатна створити 1058 км ходів на 1 га поверхні ґрунту протягом одного тижня і втягнути в механічний оборот близько 7,9 т 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 дрилосфери 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 *A* 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 *A* 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).

7 Гігроморфічний спектр консорцій

7.1. Режим зволоження ґрунтів як регулятор консортивних зв'язків

Ґрунт є більш сприятливим середовищем порівняно з наземними екосистемами відносно умов вологості. Насиченість ґрунтового повітря водяним паром знижує вірогідність висихання та втрати води тваринами. Це дозволяє очікувати відсутності пристосувань до захисту від висихання майже так, як вони відсутні і у власне водних організмів. На відкритому повітрі загибель ґрунтових безхребетних відбувається дуже швидко. Швидкість висихання та загибелі в багатьох випадках залежить від розмірів тіла; у крупніших організмів вона менша. Це має місце тому, що витрати води відбуваються у багатьох ґрунтових тварин не тільки через трахейну систему, якщо вона є, і через усю поверхню тіла. Тому висока проникність кутикули і чутливість личинок багатьох комах, що мешкають у ґрунті, до вже не великого дефіциту вологості демонструє, що значний розвиток кутикули цих тварин не може розглядатися як пристосування до висихання. Ця особливість виникла як адаптація до умов пересування в ґрунтовому середовищі.

У деяких випадках вологість ґрунтового повітря може знижуватися за межі оптимуму ґрунтових тварин. Тому може створюватися загроза загибелі тварин від висихання. Пристосування до захисту від висихання у ґрунтових тварин дуже різноманітні і можуть бути поділені на наступні категорії:

- 1) морфологічні;
- 2) фізіологічні;
- 3) екологічні.

До морфологічних пристосувань до дефіциту води можна віднести структуру покривів, наявність непроникної кутикули, що зменшує випарування вологи, та будову органів дихання.

До фізіологічних пристосувань для захисту від висихання належать зв'язування води в організмі гідрофільними колоїдами, реабсорбція води нижніми відділами мальпігієвих судин. До них же слід віднести пристосування для відновлення запасу води в організмі. Цей процес може відбуватися за рахунок вологи, що міститься в їжі та виділяється під час метаболізму. В цьому відношенні дуже важливою запасною речовиною є жири. Наприклад, у

грунтових нематод родин *Cephalobidae* та *Dorylaimidae* жири присутні протягом усього року, в той час коли глікоген було знайдено тільки в ті сезони, коли навколишня температура була низькою. При низьких температурах жирні кислоти не можуть бути джерелом енергії внаслідок порушення ферментативних реакцій. У цей час глікоген виступає як альтернативне енергетичне джерело. Коли температура підвищується і вірогідність висихання зростає, ефективність жирового обміну відновлюється.

До екологічних пристосувань можна віднести всі елементи поведінки, що забезпечують тваринам перебування в сприятливих умовах з точки зору захисту від висихання. Вертикальна міграція в пошуках оптимального режиму вологості є досить простим та поширеним пристосуванням у ґрунтових тварин. Найбільше поширені вертикальні міграції на відкритих ділянках, позбавлених лісової рослинності. Ступінь горизонтальної диференціації рослинного покриву степових або лугових екосистем незначний. Горизонтальні міграції мають короткочасний період. У лісових екосистемах безхребетні мають змогу знайти різні умови існування в межах одного шару підстилки або ґрунту. Наприклад, скупчення листового опаду може бути резервом води. Тому міграції в горизонтальному напрямку можуть мати значення щодо адаптації до дефіциту води.

Личинки хрущів захищаються від втрати вологи в сухому ґрунті створенням навколо свого тіла камери з ущільненими стінками, повітря в якій насичується вологою, що випаровується личинкою. Обертаючись у печерці, личинка ущільнює її стінки. Відскобливши щелепами небагато ґрунту, личинка скороченням черевної мускулатури підгинає голову, причому передня частина тіла ковзає уздовж низу черевця.

При зменшенні вологості ґрунтового повітря можуть відбуватися зміни трофічного режиму ґрунтових мешканців. В умовах засухи багато з сапрофагів (багатоніжки, стоноги, личинки комах) можуть годуватися живими тканинами рослин, багатих на воду. Зміна сапрофагії на фітофагію є однією з адаптацій до засухи.

Прокладення ходів безхребетними у багатьох випадках пов'язане зі збільшенням щільності ґрунту, з якого утворюються стінки ходу. Крім того, іноді на стінки наноситься секрет, що цементує хід. Все це допомагає ізолювати хід і підвищити вологість повітря в ньому майже до 100%, що захищає мешканців ґрунту від випару води з поверхні тіла.

Панцирні кліщі в цілому є дуже вологолюбною групою, чисельність якої досягає високих значень в умовах достатнього зволоження. Багаторазово підтверджуються дані про те, що після дощів, коли повітря насичене водяними парами, панцирні кліщі піднімаються на трав'янисту рослинність, а в деяких випадках – навіть на дерева, досягаючи верхівок. У сонячну погоду кліщі залишають верхні горизонти підстилки і переміщуються в її нижні шари й у ґрунт.

При вивченні *Numerobates rostrilamellatus*, *Platynothrus peltifer* і *Tectocepheus velatus* не виявлено значних розходжень у посухостійкості, незважаючи на значні варіації в морфології цих видів (Jalil, 1972). Відзначено тенденцію до зростання посухостійкості в міру зміцнення покривів у процесі розвитку кліщів, а також розходження в стійкості до висихання в популяціях одного виду з різних помешкань. Аналогічні спостереження з використанням мікрокамер були проведені Меджем (Madge, 1964), який експериментально установив оптимальні умови зволоження деяких видів орибатид і розділив вивчені види на ксерофілів, мезофілів і гігрофілів. Також в експерименті встановлено, що *Phthiracarus pulcherrimus* і *Ph. globozus* є дуже стійкими до низької відносної вологості повітря, витримуючи до 90 годин при 10°C в абсолютно сухому повітрі, тоді як види родів *Hoploderma* і *Oribotritia* у цих умовах виживали тільки протягом 12 годин (Riha, 1951). Висока стійкість до сухої атмосфери відзначена також для *Steganacarus magnus* (до 55% відносної вологості), а *Phthiracarus piger* і *Physotritia ardua* залишаються активними тільки при 90–100% вологості і швидко впадають у заціпеніння при її зниженні (Hayes, 1963).

У працях багатьох авторів встановлено, що орибатиди віддають перевагу вологій атмосфері, а перебування в сухому повітрі переносять тільки деякі види, що мають міцні покриви з епікутикулою на поверхні (Семенова, 1963; Тарба, 1974).

Існує ряд спостережень у вивченні впливу затоплення заплавних біоценозів на панцирних кліщів, що їх населяють. Встановлено, що орибатиди можуть переносити тривале перебування у воді, причому його тривалість зростає при зниженій температурі (Крамной, 1974; Москачева, 196; Шалдыбина, 1956). При проведенні досліджень у заплаві р. Волги в Астрахані відзначено зменшення чисельності орибатид після паводкового затоплення, викликане, головним чином, змивом кліщів разом з підстилкою і загибеллю в результаті поверхневого замулення ґрунту.

Панцирні кліщі віддають перевагу невисокій температурі навколишнього середовища. У дослідях встановлено, що *Belba geniculosa* з Європи концентрувалася на ділянках з температурою 12–16°C (Madge, 1964 a, b), види зі США віддавали перевагу температурі 16–20°, тоді як види із Західної Африки – 24–30°C (Wallwork, 1960). На думку Волворка, температура середовища може впливати на формування та динаміку комплексів орибатид.

Проведені в польових умовах Московської області Д.О. Криволицьким (1980) дослідження показали, що після сильних морозів (від -24 до -35°C), що настали в майже безсніжний період після порівняно теплої погоди, щільність домінуючих за чисельністю видів різко зменшилася. Відзначено, що витримування проб на морозі навіть протягом декількох годин спричиняло майже повну загибель орибатид, виживали тільки поодинокі особини підстилкових видів.

Аналогічні результати отримані в Сибіру на півночі Євенкії при вивченні населення орибатид у зоні вічної мерзлоти. Фауна орибатид багатша за кількістю видів і чисельніша там, де сильніше відтають ґрунти влітку (Пузаченко, Криволицький, 1969).

У різних типах ялинників поширення більш теплолюбних неморальних видів пов'язане з характером зимового промерзання ґрунту. Вони більше поширені в біотопах, промерзання ґрунту в яких короточасне (Криволицький, 1970).

Експериментальне вивчення стійкості до температури трьох видів орибатид провели Вудринг і Кук (Woodring, Cook, 1962). Вони установили, що орибатиди активно рухаються при зниженні температури до +5°C, при цьому *Orpia neerlandica* відкладає нормальну кількість яєць, *S. cisalpinus* – явно зменшену, а *Sch. laevigatus* взагалі не відкладає яєць. Виділення сперматофорів відбувається і при +3°C, а рух і живлення у вивчених видів – аж до +2 – -3°C. Що ж стосується стійкості до високих температур, то самці і самки *Ceratozetes cisalpinus* зберігають життєздатність при +35°C. При цій температурі самці здатні до відкладення сперматофорів, однак самки не відкладають яєць. Нормальна яйцекладка спостерігалася при +25°C. Експерименти показали, що при температурі +35°C через 1–2 години відбувається теплова стерилізація сперми, що міститься в сперматофорах. Однак у природі така температура впливає на кліщів не часто, а самі кліщі можуть знайти придатні сховища. Прикладом може бути Середня Азія, де кліщі (*S. cisalpinus*) живуть у ялівцевих і горіхових лісах передгір'їв Копет-Дагу, коли в літній період температура на поверхні ґрунту може досягати +35°C. Дуже багато видів орибатид населяють поверхневі шари ґрунту в Каракумах, де влітку температура може підніматися до +64°C. В умовах африканських пустель ґрунт може прогріватися і до більш високих значень.

Таким чином, високі температури в природі цілком можуть бути чинником, що впливає якщо не на скорочення чисельності, то на придушення розмноження орибатид. За даними Вудринга і Кука (Woodring, Cook, 1962), відкладені яйця при низькій температурі (+4°C) у *S. cisalpinus* зберігали життєздатність протягом кількох тижнів, а в *Sch. laevigatus* – протягом одного тижня. Негативні температури призводили до загибелі яєць усіх трьох видів. Проби для дослідження відбирали на лузі під льодом ковзанки, що існувала усю зиму. Для дорослих особин *Sch. laevigatus* низькі температури і шар льоду на поверхні не були згубними, але перед-

імагінальних стадій виявлено не було. Є відомості, що в Середній Європі більшість видів панцирних кліщів проводять зиму на стадії імаго (Riha, 1951). Інші результати отримані в Гренландії, де встановлено, що усі види орибатид зимують на стадії тритонімф (Наагіов, 1942).

Проведені в природі спостереження дають можливість зробити висновок, що найбільш морозотривкими є види, які живуть у підстилці і на поверхні ґрунту. Імовірно все-го, що у форм, не здатних уникати впливу низьких температур шляхом міграції в нижні шари ґрунту, виробилися фізіологічні особливості, що дозволяють переносити сильне тривале охолодження.

На відміну від інших кліщів, у орибатид ніколи не буває справжніх очей. У передній частині протеросоми (*Hypochthoniella minutissima*) чи гістеросоми (*Scutovertex*, *Passalosesetes*, *Diapterobates* та ін.) іноді є світлі ділянки кутикули, що нерідко сприймалися за світлочутливі органи. У той же час встановлено, що орибатиди реагують на світло (Riha, 1951), а *Zetorchestes micronychus* стрибають убік при спробі наблизитися до них ближче ніж на 30–40 см. Найбільш глибоке дослідження фототаксичних реакцій орибатид проведене Вудрингом (Woodring, 1966), який установив в експериментальних дослідженнях негативний фототаксис до білого та зеленого світла при зростанні його інтенсивності в імаго *Schelorbates parabilis*. При висвітленні синім світлом негативний фототаксис знижується в міру зростання інтенсивності висвітлення, до червоної частини спектра цей вид проявляє позитивний фототаксис. Личинки і німфи *Sch. parabilis* не реагували на зміну освітлення за кольором та інтенсивністю.

Досліди проводили в гіростаті, що містить насичений розчин хлористого цинку ($ZnCl_2$), над поверхнею якого створювалася 10% відносна вологість повітря. Спочатку орибатид поміщали в скляні бюкси, затягнуті мірошницьким газом, а потім у гіростат. Через визначені проміжки часу бюкси з кліщами витягали з гіростата і визначали відсоток загинлих кліщів (Тарба, 1977).

За ступенем стійкості до висушення усі досліджені види можна поділити на три групи: 1) види зі слабкою стійкістю до дефіциту вологості. Значний відсоток загинлих відзначено при 24-годинній експозиції; 2) види із середньою сухостійкістю. Значний відсоток загинлих особин спостерігався при експозиції від 48 до 72 годин; 3) види з високою стійкістю до дефіциту вологості. Значний відсоток загинлих спостерігається лише при експозиції в 96 годин і більше.

При значному дефіциті вологості повітря загибель орибатид відбувається через надмірну втрату води організмом, а остання залежить від структури покривів тіла. Більшість видів із низькою сухостійкістю мають тонкі, слабо склеротизовані покриви; із середньою сухостійкістю – середньосклеротизовані покриви з темним забарвленням. Види з високою сухостійкістю відрізняються потужними, сильно склеротизованими і сильно пігментованими покривами.

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 КПа (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).

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 займають 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 лімітуючим 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).

7.2. Локальний коефіцієнт зволоження А. П. Травлєєва як основа обчислення міри гігрофільності видів

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 покладено тип лісу, який являє собою єдність трофо- і гігротопу й пов'язаний з фактором заплавності. Далі наведено 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 належністю 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).

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 віддають перевагу 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 переважання певного гігротопу – гігоморфи, серед тварин також можуть виділятися гігоморфи. Гігоморфу варто розглядати як синекологічну категорію на протипагу такій аутекологічній категорії як морфоекологічний тип адаптацій до умов зволоження. Тому для встановлення приналежності виду ґрунтових тварин до конкретної гігоморфи 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 запропоновано алгоритм визначення приналежності видів ґрунтових тварин до конкретних гігоморф, який може бути застосований до інших груп живих організмів. Природно, що отримані результати екологічної класифікації справедливі для угруповань у межах дослідженого регіону.

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 із 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 (Жуков, 2006, 2007).

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 на протипагу 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).

Умовам зволоження гігротопу може бути дана характеристика за допомогою локального коефіцієнта зволоження (ЛКЗ) Л. П. Травлєєва (1982), який є континуальною мірою, на протипагу дискретним рівням зволоження гігротопів.

Елементарною топологічною структурною одиницею виду є група особин, що перебуває в рамках конкретного біогеоценозу. Такі групи особин, що є екологічно локалізованими, але репродуктивно пов'язаними частинами популяційного континууму, називаються демами (Майр, 1971). Популяцію цілої катени можна розподілити на суму демів (Мордкович и др., 1985).

Ступінь, за яким одним біотопам віддається перевага порівняно з іншими, можна показати за допомогою частки, яку складає число особин окремих демів від загальної чисельності екземплярів у популяції цілої катени. За ступенем перевищення щільності одного дема над іншими можна робити висновок про екологічні претензії виду (Стебаєв, 1971).

Якщо число зустрічей деякого виду ґрунтових безхребетних у межах певного гігротопу розділити на загальне число зустрічей у діапазоні умов вологості, то одержимо частоту

зустрічальності виду в цьому гігротопі (табл. 7.1). Частота зустрічальності виду в гігротопі є мірою переважання (або уникання) відповідного гігротопу.

Міру гігрофільності виду (МГ) можна визначити як середній зважений локальний коефіцієнт зволоження (ЛКЗ) місцеперебувань, у діапазоні умов вологості яких існує вид:

$$MG = \sum_{i=1}^N p_i * LKZ_i$$

де МГ – міра гігрофільності виду; p_i – вірогідність зустрічі виду в i -му місцеперебуванні; N – число місцеперебувань, де знайдений вид; LKZ_i – локальний коефіцієнт зволоження i -го місцеперебування.

Таблиця 7. 1

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

№	Види ґрунтових тварин	ЛКЗ Л. П. Травлєєва								МГ
		>0,25	0,25–0,50	0,50–0,80	0,80–1,20	1,2	1,2–1,5	1,8–2,0	<2,0	
		Гігротопи								
		Ks	MsKs	KsMs	Ms	HgMs	MsHg	Hg	UHg	
34	Agriotes sputator	–	–	0,76	0,09	0,12	0,03	–	–	0,77
35	Agrypnus murinus	0,12	–	0,03	0,44	0,25	0,16	–	–	1,01
...
37	Aporrectodea trapezoides	–	0,01	0,04	0,22	0,36	0,26	0,08	0,03	1,26
38	Aporrectodea rosea	0,01	0,01	0,15	0,19	0,28	0,32	0,03	0,00	1,14
...
78	Arctogeophilus macrocephalus	–	0,03	0,06	0,13	0,09	0,62	0,04	0,03	1,29
...
211	Eiseniella tetraedra	–	–	–	–	0,07	–	0,42	0,52	1,86
...
293	Hessebius multicalcaratus	–	–	0,34	0,51	–	0,15	–	–	0,94
294	Lithobius forficatus	–	–	0,19	0,25	0,26	0,10	0,20	–	1,18
295	Megaphyllum rossicum	–	0,02	0,15	0,33	0,22	0,23	0,04	0,01	1,12
296	Melanotus brunnipes	–	0,23	0,63	0,07	0,04	0,03	–	–	0,64
297	Melolontha melolontha	0,10	–	–	0,54	0,18	0,19	–	–	1,03
...

Міра гігрофільності може змінюватися від 0 до 2, вказуючи на положення оптимуму виду в градієнті умов вологості, охарактеризованому за допомогою ЛКЗ. Малі значення міри гігрофільності вказують на тяжіння виду до ксерофільних стацій, а більші – до гігрофільних. Так, наприклад, личинки ковалика *Agriotes sputator* мають міру гігрофільності 0,77, що свідчить про приуроченість виду до ксерофільних стацій (табл. 7. 1). Справді, цей вид зустрічається у степових угрупованнях, є фітофагом, що вважається адаптацією до дефіциту вологості. Інший вид коваликів *Agrypnus murinus* (МГ=1,01) частіше трапляється під пологом лісу в більш вологих стаціях. Серед дощових черв'яків *Aporrectodea trapezoides* і *A. rosea* перший є більш вологолюбним (МГ=1,26). Цей вид віддає перевагу луговим угрупованням, у той час як дощовий черв'як *A. rosea* (МГ=1,14) часто може бути зустрінутий у степових угрупованнях. Дощовий черв'як *Eiseniella tetraedra* (МГ=1,86) є амфібіонтом і може жити в сильно зволжених ґрунтах і переносити довгий час існування у водному середовищі.

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

7.3. Гігморфи ґрунтових тварин та їх консортивна роль

На підставі приуроченості ґрунтових тварин до градацій зволоження едафотопу – гігротопу – можуть бути встановлені гігморфи ґрунтових тварин. Гігморфа – 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 гігморф, 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. Гігморфи 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 (Жуков, 2006).

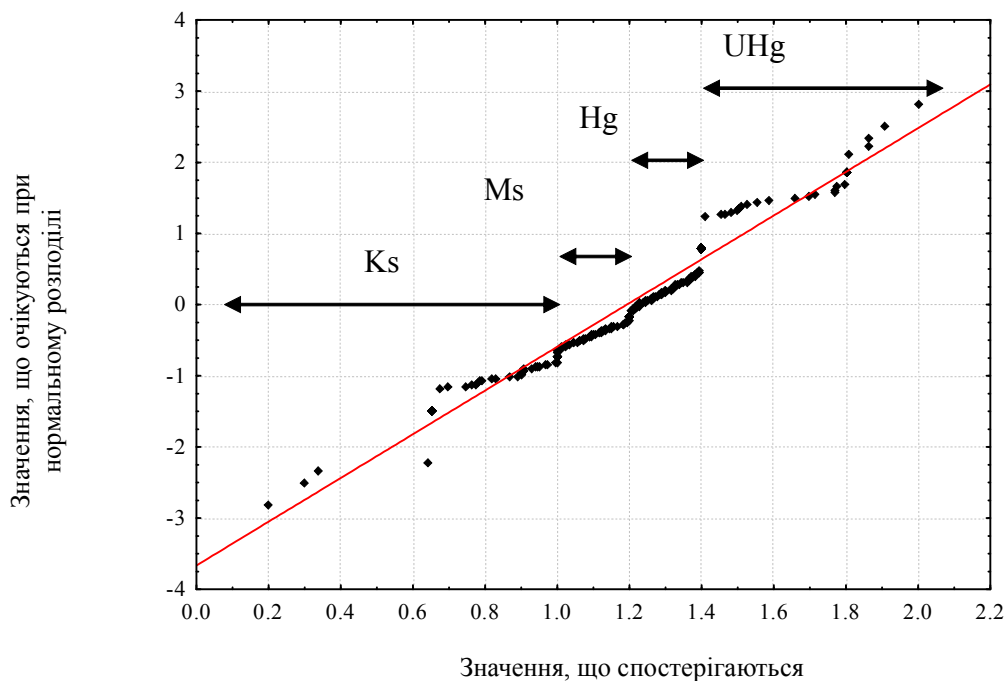


Рис. 7.1. Упорядковані значення міри гігморфності ґрунтових тварин (МГ), їх очікувані значення при нормальному розподілі, а також розподіл на гігморфи. Умовні позначки: Ks – ксерофіли; Ms – мезофіли; Hg – гігрофіли; UHg – ультрагігрофіли

Гігморфа як екологічна група повинна мати властивості однорідності й відносної дискретності. Запропонована міра гігморфності 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 процедура Хазена–Хардінга (Hazen, 1913; Harding, 1949; Крамаренко, 2006). Кількісні дані про міру гігморфності ґрунтових

тварин можуть бути перетворені у вигляді z -значень (рис. 7. 1). Для обчислення z -значення необхідно упорядкувати відхилення досліджуваної величини від середнього в порядку зростання. Після цього z -значення розраховується таким чином:

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

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 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 7. 1 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 0 до 1, друга – від 1 до 1,2, третя – від 1,2 до 1,4, четверта – від 1,4 до 2 (і більше).

Види ґрунтових тварин, які характеризуються мірою гігрофільності від 0 до 1, 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 1 до 1,2 можуть бути віднесені до групи мезофілів – їх 112 видів (23,7%). Гігрофіли характеризуються мірою гігрофільності в інтервалі від 1,2 до 1,4. Таких видів виявлено 170 (36%). Якщо міра гігрофільності виду перебуває в інтервалі від 1,4 до 2 (та більше), такий вид є амфібіонтом-ультрагігрофілом. До числа цієї гігроморфи належать 133 види (28,2%) (Жуков и др., 2007).

Гігроморфічна структура тваринного населення ґрунтів закономірним чином змінюється в градієнті умов вологості ґрунту (Жуков, 2007).

За законом мінімуму-максимуму екстремальними умовами вологості є умови сухості або надлишкового зволоження. Тому саме серед гігроморфи ксерофілів, з одного боку, і серед гігроморфи ультрагігрофілів, 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 гігрофілів – підстилкові. Немає серед ксерофілів і гігрофілів норників, тому що норникам необхідні оптимальні умови для існування в інтервалі підстилки й ґрунтової товщі, що досягається в мезофільних стаціях.

Зміна умов вологості ґрунту призводить до зміни екологічної структури угруповань ґрунтових тварин. Простежується виразна динаміка трофічної і топічної структур комплексів ґрунтової мезофауни в градієнті умов вологості (Жуков, 2007).

Екологічна поведінка видів олігохет, яка може бути описана індикаторними значеннями, типами стратегії й життєвих форм (Graefe, 1993), дозволяє виділити типи угруповань-деструкторів (Beylich, Graefe, 2002). Типи угруповань-деструкторів виділяються за характеристичними видами. Оскільки тільки анеліди були вивчені в процесі цитованого дослідження, назви виділених одиниць стали похідними з латинських назв характеристичних видів. Так, порядки (таксономічні одиниці найвищого рангу) називаються Lumbricetalia, Cognettietalia, Henleetalia. Розвиток рослинних угруповань, ґрунтових типів, форм гумусу й угруповань ґрунтових деструкторів відбувається в різних просторових і часових масштабах. Тому той самий тип угруповань деструкторів може зустрічатися в комбінації з різними рослинними угрупованнями й ґрунтовими типами (Beylich, Graefe, 2002). Типи угруповань ґрунтових

деструкторів чітко можуть бути диференційовані за допомогою урахування інформації про екологічну структуру угруповань дощових черв'яків.

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 віддання спільної переваги певним умовам вологості. Приналежність тварини до певної гігроморфи свідчить про те, що саме в конкретних умовах зволоження едафотопу вид із 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 – гігротопи – первісно виділяються за властивостями рослинного покриву).

Уведення концепції міри гігрофільності видів дозволяє на основі ідеї про принциповий взаємозв'язок тваринного населення та рослинного покриву визначити позиціювання 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, її стосунків із 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.

8 Трофоценоморфи

8.1. Трофотоп як структуротвірний чинник консорцій ґрунтових тварин

Тип лісу як екологічна категорія може бути задіяний 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 причин, указаних у праці 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 у 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 степової 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 (Pontegnia 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.

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, Травлеєв, 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.

Основним корелятом гігротопу на рівні фітоценозу є гігроморфи, а корелятом ординати мінералізованості – трофоморфи. Для тваринного населення уявлення про гігроморфи 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 – хижаки, фітофаги, сапрофаги й паразити. Тому що мінералізованість ґрунтового розчину в едафотопі (трофічний аспект диференціації рослинності) на тваринному населенні ґрунту відбивається через сукупність ценотичних взаємодій, найпридатнішим терміном є трофоценоморфа.

8.2. Міра трофоценоморфічності

Угрупування 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 (Жуков, 2007).

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

При аналізі розподілу тварин в екологічному просторі їх чисельність є показником віддавання 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 y порівняно з умовами в трофотопі T ; F – дія інших факторів; $noise$ – шум.

Для одержання даних, які 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 може бути описана дзвіноподібною 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 коваліків *Agriotes gurgistanus* міра гігрофільності дорівнює 1,1, що вказує на віддання переваги цим видом ксерофільних стацій, для дощового черв'яка *A. s. 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 8.1 показаний розподіл евритопного виду *A. s. 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 із 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:

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

де p_y – частка виду в сумарній чисельності угруповання у трофотопі у після виправлення відхилення умов вологості від оптимальних; $p_{x,y}$ – частка виду в сумарній чисельності угруповання у 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; МГ – міра гігрофільності виду; δ – дисперсія розподілу; x – гігротоп.

Корекція спостережуваних значень частки ґрунтових безхребетних *A. s. trapezoides* і *E. t. tetraedra* наведена в таблиці 8.1.

Корекція на умови вологості гігротопу надає можливість істотно уточнити характер взаємозв'язку між розподілом ґрунтових безхребетних і умовами мінералізації ґрунтового розчину едафотопу. Так, розподіл дощового черв'яка *A. s. trapezoides* без урахування умов вологості створює враження про цей вид, немов він тяжіє до оліготрофних стацій (рис. 8.2 А). Однак, якщо врахувати вплив вологості, то виявляється, що цей вид віддає перевагу мегатрофним умовам.

Стосовно дощового черв'яка *A. g. rosea* корекція з урахуванням умов вологості якісно не змінює картину взаємозв'язку розподілу тварини в градієнті умов мінералізації, але картина стає більш чіткою (рис. 8.2 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 дзвіноподібна

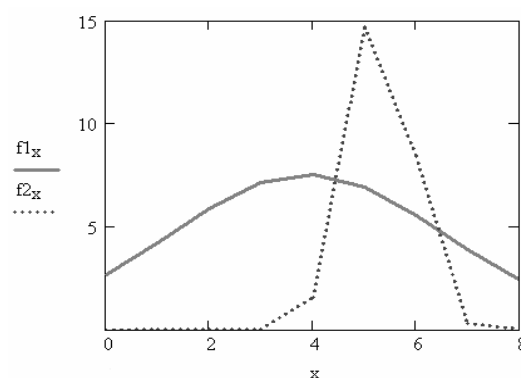


Рис. 8.1. Розподіл ґрунтових безхребетних у градієнті умов вологості

Умовні позначки: $f1_x$ – *Allolobopora s. trapezoides*; $f2_x$ – *Eiseniella t. tetraedra*; по осі абсцис – гігротопи; по осі ординат – частина в % від загальної чисельності угруповання

крива, що вказує на віддання 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.

Таблиця 8.1

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

Порівняння розподілу ківсяка *Megaphyllum gossicum* у градієнті умов мінералізації без корекції й з корекцією на умови вологості (рис. 8. 3) змінює уявлення про екологічну пластичність цього виду стосовно фактора мінералізації. Відфільтровування 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.

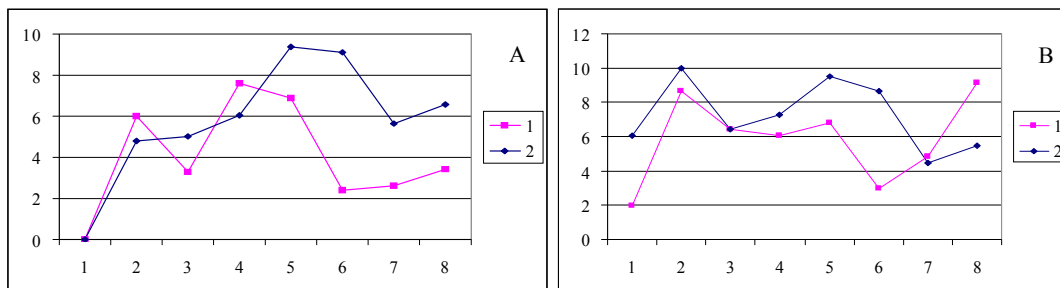


Рис. 8.2. Розподіл *Allolobophora c. trapezoides* (А) та *Allolobophora g. rosea* (В)

Умовні позначки: вісь ординат, у % від загальної чисельності мезофауни в градієнті умов мінералізації едафотопу. 1 – без урахування діапазону умов вологості; 2 – після корекції з урахуванням гігротопу. По осі абсцис – трофотопи в ряду зростання мінералізації

Корекція на умови вологості дозволяє одержати значення частоти зустрічальності виду в інтервалі кожного рівня трофності едафотопу, які можуть бути порівняні між собою (табл. 8. 2).

Кожному рівню мінералізації ґрунтового розчину можна привласнити ваговий коефіцієнт: АВ – 1, В – 2, ..., F – 8... Далі необхідно знайти добуток міри віддання 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.

Таблиця 8. 2

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	АВ	В	С	D _c	D _{ac}	D _n	Е	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 brunnipis</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

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. 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.

Для виділення дискретних і однорідних угруповань тварин може бути застосована така 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:

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

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 8. 4 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.

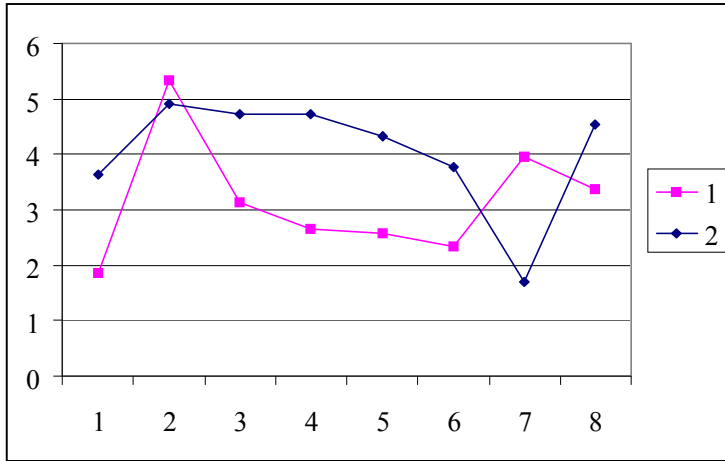


Рис. 8. 3. Розподіл *Megaphyllum rossicum* (по осі ординат, в % від загальної чисельності мезофауни) в градієнті умов мінералізації едафотопу

1 – без урахування діапазону умов вологості; 2 – після корекції з урахуванням гігратопу. По осі абсцис – трофотопи в ряду зростання мінералізованості

Перша група охоплює діапазон значень міри трофоценоморфічності від 1 до 4 (оліготрофоценоморфи, OI_{Tr}), друга – від 4 до 5 (мезотрофоценоморфи, Ms_{Tr}), третя – від 5 до 6 (мегатрофоценоморфи, Mg_{Tr}) і четверта – від 6 до 8 (ультрамегатрофоценоморфи, UMg_{Tr}). 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%).

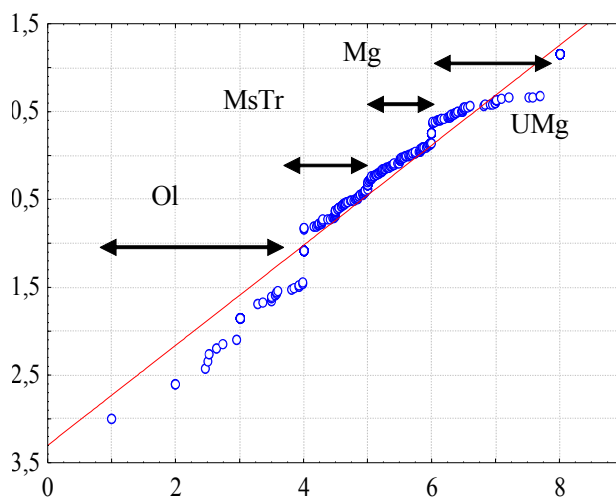


Рис. 8. 4. Упорядковані значення міри трофоценоморфічності ґрунтових безхребетних та їх z-трансформовані значення, а також групування на трофоценоморфи

У градієнті умов мінералізації ґрунтового розчину змінюється співвідношення трофоценоморф ґрунтових тварин (Жуков и др., 2007). Оліготрофоценоморфи тяжіють до бідніших ґрунтів. Мезотрофоценоморфи зустрічаються у всіх типах біогеоценозів, але пік їх чисельності відзначений для мезотрофних стацій. Мегаценоценоморфи трапляються в дібровах і багатих чорноземних ґрунтах степових угруповань. Ультраценоценоморфи є мешканцями практично винятково степових угруповань.

Мінералізація ґрунтового розчину впливає на трофічну і топічну структури тваринного населення ґрунтів (Жуков и др., 2007). 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.

На іншому полюсі діапазону мінералізації ґрунтового розчину розташувалися 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 вилуження 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. gosea* та *A. c. trapezoides*. Дощовий черв'як *A. gosea* дуже чутливий до ступеня гумусованості ґрунтового горизонту, що безпосередньо пов'язано в легких за механічним складом ґрунтах із 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.

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.

9 Консортивні зв'язки тваринного населення урочища Яців Яр

9.1. Біогеоценологічні умови функціонування консорцій грунтових тварин

Особливий географічний варіант байрачних угруповань становлять ліси колишньої порожистої частини Дніпра (Бельгард, 1971), які є складовою частиною екологічної мережі півдня України (Травлєєв и др., 2005).

О. Л. Бельгард (1971) наводить такий опис: «Ярово-балкова система, що прорізає правобережжя порожистої частини Дніпра, дає притулок байрачним лісам і переліскам, що становлять один із південних форпостів байрачних лісів. Лісова рослинність зосереджена головним чином у верхів'ях балок і частково по схилах північних експозицій. Тальвег і південні схили найчастіше безлісі; якщо південні схили прорізані поперечними водоріями, то деревинночагарникова рослинність розташовується по цих улоговинках. Дендрофлора цих лісів відрізняється відсутністю таких видів як ільм (*Ulmus scabra*) і клен гостролистий (*Acer platanoides*). Деякі види: липа (*Tilia cordata*) і ліщина (*Corylus avellana*) — зустрічаються рідко й перебувають тут на грані свого загасання. Із груп типів, що утворюють основу лісової рослинності байрачних лісів порожистої частини Дніпра, треба в першу чергу відзначити D_n і E. Перша група типів представлена пакленовими дібровами, друга – бересто-чорнокленовими дубняками».

Пастки Барбера були встановлені в урочищі Яців Яр у період з 15 вересня по 30 жовтня 2007 року. У кожному біогеоценозі розмістили по три пастки Барбера, які розташовувалися на вершинах рівностороннього трикутника з довжиною ребра 3 м (Desender et al., 1999; Pontegnie et al., 2005). Як пастки Барбера застосовували скляні ємності об'ємом 0,5 л з діаметром отвору 7,5 см, заповнені на 1/5 1 % розчином формальдегіду. Виймали тварин із пасток тричі за зазначений період, у підсумковій таблиці зазначене сумарно число виловлених екземплярів (табл. 9. 1) (Кунах и др., 2008; Жуков и др., 2008).

Проби відібрані в сімох біогеоценозах уздовж катени, закладеної поперек головного напрямку байраку в середній його частині: степова цілинка (F 1) (верхня третина схилу байраку північної експозиції), бересто-пакленова діброва з грястицею (D_{ac} 1-2) (верхня третина схилу північної експозиції), липо-ясенева діброва із зірочником (D_{ac} 2), липо-ясенева діброва із широкотрав'ям (D_{ac} 2-3) (нижня третина схилу північної експозиції), пакленова діброва з ягицею (D_n 3) (тальвег байраку), бересто-ясенева діброва з келерією лісовою (D_n 2) (нижня третина схилу південної експозиції) і степова цілинка (F 2) (середня третина південної експозиції). Пробні площі охоплюють діапазон умов вологості від мезоксерофільних сухуватих (степова цілинка у верхній третині схилу) до мезогігрофільних вологих у тальвезі. Діапазон умов мінералізації ґрунтового розчину (трофність) перебуває в межах від D_{ac} до F.

Таблиця 9.1

**Тваринне населення підстилки (герпетобій) байраку Яців Яр
(дані обліків пастками Барбера, 15 вересня – 30 жовтня 2007 р., в екз.)**

Клас	Ряд	Вид	1	2	3	4	5	6	7
		Тип Annelidae							
Oligohaeta	Haplotaxida	Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)		1				3	
		Тип Arthropoda							
Arachnida	Aranei	Aranei sp.							1
		Haplodrassus sp.	1						
		Zelotes sp.	3						
		Gnaphosa sp.				1			
		Alopecosa sp.		2			1	1	
		Xerolycosa sp.	2						
		Pardosa sp.	1	4	2	1		12	4
		Pirata sp.		4			7	1	
		Trochosa terricola Thorell 1856		3	1		2		
		Pirata hygrophilus Thorell 1872					1	1	
		Trochosa sp.					2		
		Aelurillus sp.	1						1
		Asianellus festivus (C. L. Koch, 1834)	1						
		Ballus sp.			1				
		Heliophanus sp.				1			
		Tetragnatha sp.					1		
		Xysticus sp.	1						
		Ozyptila trux (Blackwall 1846)	1						
		Ozyptila sp.		1	1				
		Eresus niger Walckenaer, 1805							1
		Pisaura mirabilis (Clerck 1757)	1	1				1	
		Centromerus sylvaticus (Blackwall 1841)		1			2		
		Tenuiphantes flavipes (Blackwall 1854)		1				1	
		Linyphiidae sp.		1			1		
		Megalephyphantes pseudocollinus Saaristo 1997					1		
		Harpactea rubicunda (C. L. Koch 1838)		3	3	3	4		
		Agroeca cuprea Menge 1873		3					1
		Agroeca dentigera Kulczynski 1913							1
		Tegenaria sp.				1			
		Zora spinimana (Dufour 1820)					1	1	
		Robertus lividus (Blackwall 1836)						1	
	Opiliones	Opilio sp.	1						
		Odiellus bieniaszi	4	1				3	7
		Oligolophus tridens					12	6	
Chilopoda	Geophilomorpha	Pachimerium ferrugineum C.L. Koch							1
	Lithobiomorpha	Lithobius forficatus L.	1						
		Lithobius piceus L. Koch, 1862	3						
		Monotarsobius curtipes C.K.				1			
Diplopoda	Diplopoda	Megaphyllum kievense (Lohmander, 1928)	15	14	3	1	1	3	7
		Megaphyllum sjaelandicum (Meinert, 1868)		2		4		5	5
		Polydesmus inconstans Latzel, 1884		4				1	
		Rossiulus kessleri (Lohmander, 1927)	1	10	3	2	2	5	4
		Schizothuranius dmitriewi (Timotheew, 1897)		3			2		
Insecta	Blattoptera	Ectobius duskei Adel.							2
	Coleoptera	Agonum (Anchomenus) dorsale Pont.		1					
		Agonum (Platynus) assimile Pk.		1	1	1	13	3	

Клас	Ряд	Вид	1	2	3	4	5	6	7
Insecta	Blattoptera	Ectobius duskei Adel.							2
	Coleoptera	Agonum (Anchomenus) dorsale Pont.		1					
		Agonum (Platynus) assimile Pk.		1	1	1	13	3	
		Agonum obscurum					3		
		Agonum viduum			1	1			
		Amara eurynota Pz.	1						
		Anisodactylus signatus Pz.	1				1		
		Asaphidion flavipes L.		1			4	4	
		Bembidion (Metallina) lampron Hbst.	1	1			9	1	
		Bembidion (Metallina) ustulatim Hbst.		1		1	45	1	
		Bembidion andreae F.		1					
		Bledius sp.	2		7	15	13		
		Calathus melanocephalus L.	14				2	1	4
		Calathus fulvipes	1						
		Calathus fuscipes	2						
		Cantharis sp. 1					3		
		Cantharis sp. 2					4		
		Carabus bessarabicus					1		1
		Carabus cancelatus Ill.		1			1	1	
		Carabus marginalis F.	7	52	26	3	5	32	1
		Chrysomelidae		1			1		3
		Clivina collaris Hbst.					1		
		Crypticus quisquilius L.	1						
		Curculionidae sp.sp.	7	2				1	2
		Harpalus (Actephilus) vernalis Duft.	1						
		Harpalus anxius Duft.	1						
		Harpalus distinguendus Duft.					2		1
		Harpalus serripes Quens	1						
		Lasiotrechus discus Rz.					1		
		Lasiotrechus micros Rz.						1	
		Lathrobium rufesceus Motch.				1			
		Leistus ferrugineus	4	2	1	1	3		1
		Leistus piceus		3				1	
		Lempyris sp.				1			
		Lesteva longelytrata Gr.						1	
		Licinus cassideus F.		1					
		Lomechusa strumosa Gr.						9	
		Nothiophilus palustris Duft.				1			
		Notiophilus laticollis Chd.	1						
		Ophonus puncticollis Pk.						10	
		Philonthus decorus Gr.				1	3		
		Platyderus rufus	1				1		
		Pogonistes convexicollis Chaud.					1		
		Pseudoophonus rufipes Deg.							1
		Pterostichus melanarius Ill.			1	1	3	6	
		Pterostichus diligens Sturm					1		
		Pterostichus niger Schall.		1			21	9	
		Pterostichus oblongopunctatus F.		1		2	9	4	
		Pterostichus strenuus F.					2	22	
		Scarabaeidae sp.	5	1	1	6	3	2	1
		Staphilinus (Platydracus) fulvipes Scop.						1	
		Staphilinus (St.) caesareus Ceder.				1	1		
		Staphilinus sp.	8	5	10	24	27	6	

Клас	Ряд	Вид	1	2	3	4	5	6	7
		Staphylinus similis F.		1					
		Taphoxenus rufitarsis F.-W.	1						
		Tenebrionidae sp. sp.		1					
		Trechus (Eraphius) secalis	1						
		Zabrus tenebrioides Gz.	14	2	1		1		
	Dermaptera	Forficula auricularis L.		9	5	5	3	7	1
	Diptera	Chloromyia sp.		12	18		1		
		Tipula brevispina Pier.		4	3				
		Tipulidae sp. sp.		2					
	Hymenoptera	Tenthredinidae sp.	3						
	Lepidoptera	Abrostola sp.		2					
		Apotelinae sp.		5	1	2	3		1
		Cryphia sp.						3	
	Raphidioptera	Agulla xanthostigmata Schum.						1	
Malacostraca	Isopoda	Trachelipus rathkii C.L. Koch		14	3	5	23	13	9
		Тип Mollusca							
Gastropoda	Stylommatophora	Limax sp.				1			

Умовні позначки: 1 – північна експозиція верхня третина, бересто-пакленова діброва з грятицею; 2 – північна експозиція верхня третина, степова цілінка; 3 – північна експозиція середня третина, липо-ясенева діброва із зірочником; 4 – північна експозиція нижня третина, липо-ясенева діброва із широколистяним; 5 – тальвег, пакленова діброва з яглицею; 6 – південна експозиція нижня третина, бересто-ясенева діброва з келерією лісовою; 7 – південна експозиція нижня третина, степова цілінка

З метою екологічної класифікації ґрунтових безхребетних була застосована процедура TWINSPAN-аналізу (Hill, 1979; Dufrene, Legendre, 1997).

Максимальна чисельність тваринного населення герпетобію відзначена в тальвегу байраку (263 екз.). Групу домінантів у цій ділянці байраку становлять хижі безхребетні: жужелиці (*Bembidion* (*Metallina*) *ustulatum* Hbst., *Bembidion* (*Metallina*) *lampron* Hbst., *Pterostichus niger* Schall., *Agonum* (*Platynus*) *assimile* Pk., *Pterostichus oblongopunctatus* F.), коротконадкрилі жуки (*Staphylinus* sp., *Bledius* sp., *Philonthus decorus* Gr.). Характерними мешканцями тальвегу є личинки м'якотілок (*Cantharis* sp.). Личинки м'якотілок – хижачки, живуть у верхніх шарах ґрунту, у моху, у лісовій підстилці й під корою дерев, віддаючи перевагу зволоженому місцеперебуванню. Харчуються яйцями й личинками дрібних комах. Для личинок м'якотілок властиве позакишкове травлення (Стриганова, 1964). Підстилкові сапрофаги представлені мокрицями (*Trachelipus rathkii* C.L. Koch), ківсяками (*Rossiulus kessleri* (Lohmander, 1927), *Rossiulus kessleri* (Lohmander, 1927)) і полідесмусами (*Schizothuranius dmitriewi* (Timotheew, 1897)). Личинки лускокрилих (*Apotelinae* sp.) і листоїдів (*Chrysomelidae*), а також імаго пластинчастовусих (*Scarabaeidae*) становлять ядро комплексу фітофагів.

У лісових біогеоценозах на схилі байраку північної експозиції (нижня й середня третина) число виловлених тварин істотно менше, ніж у тальвегу – 94 і 98 відповідно. Домінантами в цих угрупованнях є жужелиця *Carabus marginalis* F., коротконадкрилі жуки (*Staphylinus* sp., *Bledius* sp.), пластинчастовусі жуки, мокриці *Trachelipus rathkii*, щипавка *Forficula auricularis* L., ківсяки *Megaphyllum sjaelandicum* (Meinert, 1868), личинки лускокрилих (*Apotelinae* sp.), а також личинки двокрилих (*Chloromyia* sp.).

У маргінальних амфіценозах, розташованих на межі між лісом і степом, відзначено зростання чисельності герпетобіонтів. У верхній третині схилу північної експозиції й у нижній третині південної експозиції виловлено 185 і 191 екземпляр тварин відповідно. У сусідніх ділянках степу виявлено 114 і 66 екземплярів відповідно. У маргінальних угрупованнях продовжує зберігати домінуюче положення мешканець лісу *Carabus marginalis* F., важливу роль грають жужелиці *Pterostichus strenuus* F., *Ophonus puncticolis* Pk., *Pterostichus*

(*Morphnosoma*) *melanarius* Ill., *Asaphidion flavipes* L., стафіліниди *Lomechusa strumosa* Gr., *Staphilinus* sp., мокриці *Trachelipus rathkii*, щипавки *Forficula auricularis*, ківсяки *Rossiulus kessleri* і *Megaphyllum sjaelandicum*, полідесмуси *Polydesmus inconstans* Latzel, 1884.

Домінантами в степу є жужелиці *Calathus* (*Neocalathus*) *melanocephalus* L., *Zabrus tenebrioides* Gz., *Leistus ferrugineus*, диплоподи *Megaphyllum kievense* і *Megaphyllum sjaelandicum*, тарган *Ectobius duskei*, довгоносики *Curculionidae* sp.sp. і пластинчастовусі жуки (*Scarabaeidae*), активно із сусідніх лісових біогеоценозів проникають *Carabus marginalis* і *Trachelipus rathkii*.

9.2. Ординація угруповань

Багатовимірний факторний аналіз даних за чисельністю й видовим складом герпетобіонтів байраку дозволив виявити основні складові мінливості в структурі угруповання безхребетних (рис. 9. 1). Фактор 1, що описує 38,36% мінливості простору ознак, диференціює угруповання уздовж градієнта умов мінералізації ґрунтового розчину. На рисунку праворуч розташовані угруповання, які формуються в умовах високої мінералізації ґрунтового розчину й високої родючості ґрунтів (трофотоп F). Лівіше від угруповань трофотопу F розташовані угруповання трофотопу D_n , які характеризуються меншою мінералізацією ґрунтового розчину. Більш вилужені едафотопи характерні для трофотопу D_{ac} , які на рисунку розташовані ліворуч. Таким чином, фактор 1 можна ідентифікувати як структуруючу угруповання герпетобіонтів причину, пов'язану з мінералізацією едафотопу.

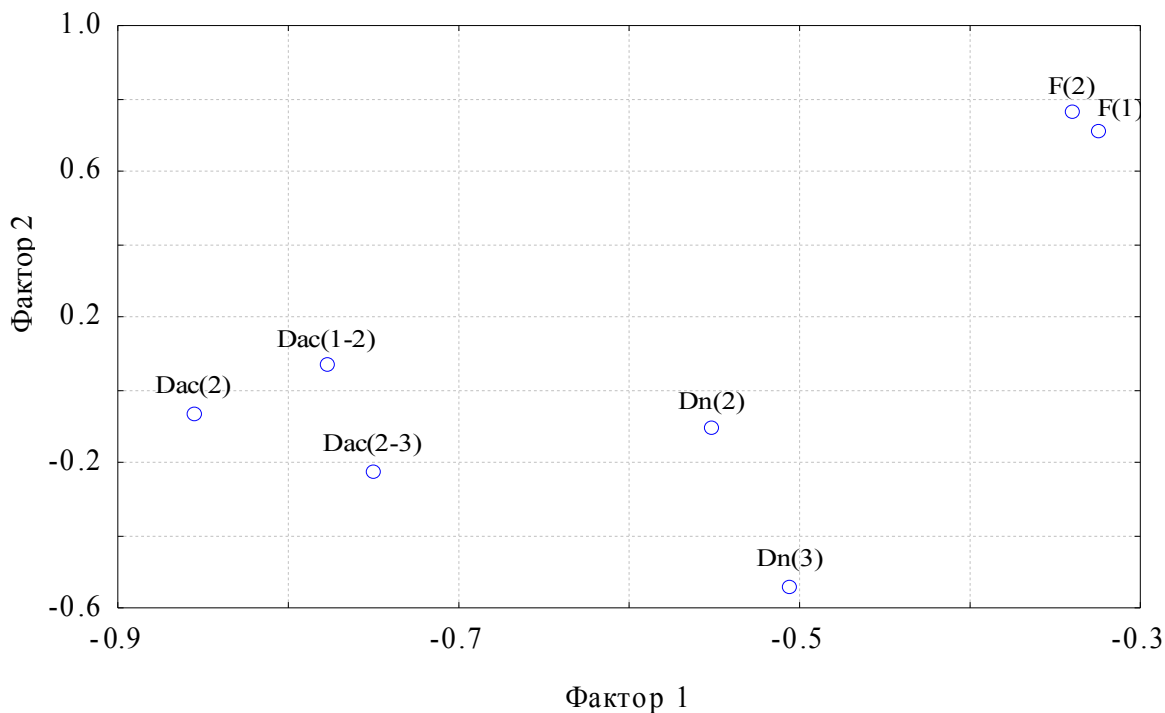


Рис. 9. 1. Розташування екологічних властивостей біогеоценозів байраку Яців Яр у просторі факторів 1 і 2, отриманих у результаті багатомірного факторного аналізу даних із чисельності герпетобіонтів

Мінералізація едафотопу визначає трофність місцеперебування й сильно впливає на рослинність. Стосовно пристосованості жити у відповідних умовах трофності виділяють екологічні групи рослин, які називаються трофоморфами – оліготрофи, мезотрофи, мегатрофи, ультрамегатрофи (Бельгард, 1950). Мінералізація ґрунтового розчину тільки в деяких випадках є прямим фізіологічним фактором, що впливає на ґрунтових тварин (наприклад, при

засоленні ґрунту). У цілому, характер впливу мінералізації на тварин опосередкований через рослинність. Цей вплив можна охарактеризувати як ценотичний. Тому диференціація тваринного населення під впливом фактора трофності едафотопу дозволяє виділити екологічні групи тварин – трофоценоморфи (Жуков, 2007; Жуков и др., 2007).

У діапазоні екологічних умов байрачних угруповань можуть активно функціонувати мезотрофоценоморфи, мегатрофоценоморфи й ультрамегатрофоценоморфи. В умовах бідних ґрунтів, які більшою мірою характерні для борових угруповань на аренах рік, зустрічаються оліготрофоценоморфи. В умовах засолення ґрунту можуть жити галотрофоценоморфи.

Уздовж фактора 2 (20,74% сумарної мінливості простору ознак) угруповання впорядковані відповідно до зміни умов вологості едафотопу. У верхній частині рисунка 9.2 розташовані більш ксерофільні угруповання, у нижній – більш гігрофільні.

9.3. Трофоценоморфи, гігморфи й ценоморфи

Значення факторів 1 і 2 (табл. 9. 2) можна використати для встановлення приналежності виду безхребетного до відповідної екологічної групи. Фактор 1 дає можливість виділити трофоценоморфи (рис. 9. 2), а фактор 2 – гігморфи герпетобіонтів (рис. 9. 3).

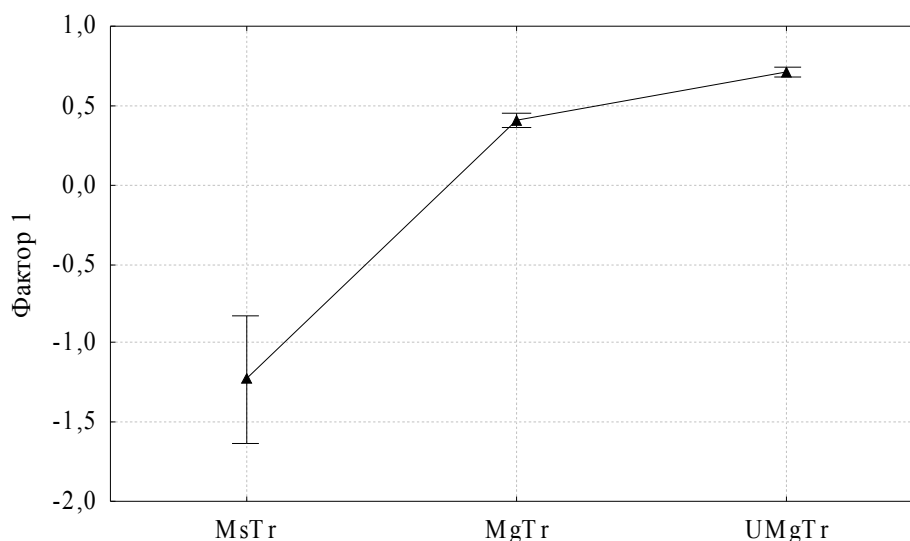


Рис. 9. 2. Значення фактора 1 у представників різних трофоценоморф герпетобіонтів

Розподіл видів на трофоценоморфи зроблено за такими критеріями. Види тварин, для яких значення фактора 1 менше 0, були віднесені до мезотрофоценоморф, якщо фактор 1 змінюється від 0 до 0,65, то такий діапазон відповідає мегатрофоценоморфам, а якщо фактор 1 більше 0,65, то мова йде про ультратрофоценоморфи.

Для розподілу видів на гігморфи обрані такі критерії. Якщо значення фактора 2 менше -0,70, то тварина належить до гігрофілів, якщо фактор 2 перебуває в межах від -0,70 до -0,10, то це мезофіл, якщо від -0,10 до 1,00 – ксеромезофіл, а якщо більше 1,00 – ксерофіл.

Для розподілу герпетобіонтів на групи ценоморф – сільвантів (лісові види) та степантів (степові види) були використані результати TWIN-класифікації (табл. 9. 2).

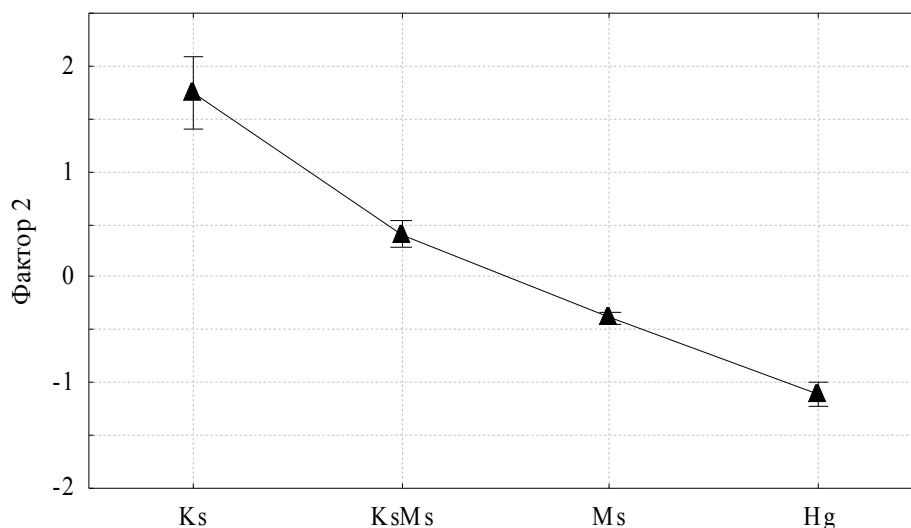


Рис. 9. 3. Значення фактора 2 у представників різних гігоморф герпетобіонтів

Приналежність тварин до відповідних екологічних груп (екоморф) показана в таблиці 9.2.

Дискретний характер екологічних груп є умовним, у дійсності спостерігається континуальний діапазон преференцій тваринами умов навколишнього середовища. Крім того, зона екологічного оптимуму тварин може істотно змінюватися залежно від взаємодії біотичних і абіотичних факторів.

Функціональний характер взаємозв'язків між живими організмами обумовлює формування консортивних комплексів, які за своєю природою цілісні й дискретні. Такого роду дискретність спричиняє можливість виділення відособлених екологічних груп тварин.

Таблиця 9. 2

Екологічна характеристика безхребетних байраку Яців Яр

Вид	TWIN- класифікація	F 1	F 2	TrCen	Gh	Ce n
Abrostola sp.	*000	0,45	-0,10	MgTr	Ms	Sil
Agonum (Anchomenus) dorsale Pont.	*000	0,66	-0,14	UMgTr	Ms	Sil
Agonum (Platynus) assimile Pk.	*000	-0,90	-1,66	MsTr	Hg	Sil
Agonum obscurum	*000	0,51	-0,89	MgTr	Hg	Sil
Agonum viduum	*000	0,35	-0,35	MgTr	Ms	Sil
Agulla xanthostigmata Schum.	*000	0,33	-0,56	MgTr	Ms	Sil
Alopecosa sp.	*000	0,19	-0,39	MgTr	Ms	Sil
Asaphidion flavipes L.	*000	-0,13	-1,00	MsTr	Hg	Sil
Ballus sp.	*000	0,6	-0,21	MgTr	Ms	Sil
Bembidion (Metallina) ustulatum Hbst.	*000	-0,34	-1,52	MsTr	Hg	Sil
Bembidion andreae F.	*000	0,66	-0,14	UMgTr	Ms	Sil
Cantharis sp. 1	*000	0,51	-0,89	MgTr	Hg	Sil
Cantharis sp. 2	*000	0,51	-0,89	MgTr	Hg	Sil
Carabus cancelatus Ill.	*000	0,4	-0,43	MgTr	Ms	Sil
Centromerus sylvaticus (Blackwall 1841)	*000	0,42	-0,62	MgTr	Ms	Sil
Chloromyia sp.	*000	-1,68	-0,42	MsTr	Ms	Sil
Clivina collaris Hbst.	*000	0,51	-0,89	MgTr	Hg	Sil
Cryphia sp	*000	0,45	-0,32	MgTr	Ms	Sil
Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)	*000	0,24	-0,28	MgTr	Ms	Sil
Gnaphosa sp.	*000	0,62	-0,31	MgTr	Ms	Sil

Вид	TWIN- класифікація	F 1	F 2	TrCen	Gh	Cen
<i>Harpactea rubicunda</i> (C. L. Koch 1838)	*000	-1,71	-1,31	MsTr	Hg	Sil
<i>Heliophanus</i> sp.	*000	0,62	-0,31	MgTr	Ms	Sil
<i>Lasiotrechus discus</i> Rz.	*000	0,37	-0,94	MgTr	Hg	Sil
<i>Lasiotrechus micros</i> Rz.	*000	0,59	-0,27	MgTr	Ms	Sil
<i>Lathrobium rufesceus</i> Motch.	*000	-0,71	-0,70	MsTr	Ms	Sil
<i>Lempyrus</i> sp.	*000	0,12	-0,59	MgTr	Ms	Sil
<i>Lesteva longelytrata</i> Gr.	*000	0,33	-0,56	MgTr	Ms	Sil
<i>Licinus cassideus</i> F.	*000	-1,34	-0,59	MsTr	Ms	Sil
<i>Limax</i> sp.	*000	0,25	-1,03	MgTr	Hg	Sil
<i>Linyphiidae</i> sp.	*000	0,54	-0,38	MgTr	Ms	Sil
<i>Lithobius forficatus</i> L.	*000	0,73	-0,22	UMgTr	Ms	Sil
<i>Lithobius piceus</i> L. Koch, 1862	*000	0,75	-0,41	UMgTr	Ms	Sil
<i>Lomechusa strumosa</i> Gr.	*000	0,31	-0,37	MgTr	Ms	Sil
<i>Megalephyphantes pseudocollinus</i> Saaristo 1997	*000	0,63	-0,65	MgTr	Ms	Sil
<i>Monotarsobius curtipes</i> C.K.	*000	0,6	-0,21	MgTr	Ms	Sil
<i>Nothiophilus palustris</i> Duft.	*000	-0,01	-0,83	MgTr	Hg	Sil
<i>Oligolophus tridens</i>	*000	-0,16	-1,52	MsTr	Hg	Sil
<i>Ophonus puncticollis</i> Pk.	*000	0,17	-0,42	MgTr	Ms	Sil
<i>Ozyptila</i> sp.	*000	0,39	-0,18	MgTr	Ms	Sil
<i>Pachimerium ferrugineum</i> C.L. Koch	*000	0,75	-0,41	UMgTr	Ms	Sil
<i>Philonthus decorus</i> Gr.	*000	0,25	-1,03	MgTr	Hg	Sil
<i>Pirata hygrophilus</i> Thorell 1872	*000	0,61	-0,46	MgTr	Ms	Sil
<i>Pirata</i> sp.	*000	-0,39	-1,07	MsTr	Hg	Sil
<i>Pogonistes convexicollis</i> Chaud.	*000	0,37	-0,94	MgTr	Hg	Sil
<i>Polydesmus inconstans</i> Latzel, 1884	*000	0,1	-0,12	MgTr	Ms	Sil
<i>Pterostichus</i> (<i>Morphnosoma</i>) <i>melanarius</i> Ill.	*000	-0,44	-1,21	MsTr	Hg	Sil
<i>Pterostichus diligens</i> Sturm	*000	0,63	-0,65	MgTr	Ms	Sil
<i>Pterostichus niger</i> Schall.	*000	-0,51	-1,53	MsTr	Hg	Sil
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.	*000	-0,76	-1,52	MsTr	Hg	Sil
<i>Pterostichus strenuus</i> F.	*000	-0,08	-0,90	MsTr	Hg	Sil
<i>Robertus lividus</i> (Blackwall 1836)	*000	0,73	-0,22	UMgTr	Ms	Sil
<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	*000	-0,01	-0,55	MgTr	Ms	Sil
<i>Staphilinus</i> (<i>Platydracus</i>) <i>fulvipes</i> Scop.	*000	0,47	-0,51	MgTr	Ms	Sil
<i>Staphilinus</i> (St.) <i>caesareus</i> Ceder.	*000	0,5	-0,55	MgTr	Ms	Sil
<i>Staphylinus similis</i> F.	*000	0,18	-0,14	MgTr	Ms	Sil
<i>Tegenaria</i> sp.	*000	0,09	-0,49	MgTr	Ms	Sil
<i>Tenuiphantes flavipes</i> (Blackwall 1854)	*000	0,52	-0,19	MgTr	Ms	Sil
<i>Tetragnatha</i> sp.	*000	0,75	-0,41	UMgTr	Ms	Sil
<i>Tipula brevispina</i> Pier.	*000	-0,58	-0,18	MsTr	Ms	Sil
<i>Tipulidae</i> sp. sp.	*000	0,45	-0,10	MgTr	Ms	Sil
<i>Trochosa</i> sp.	*000	0,63	-0,65	MgTr	Ms	Sil
<i>Trochosa terricola</i> Thorell 1856	*000	-0,28	-0,58	MsTr	Ms	Sil
<i>Zora spinimana</i> (Dufour 1820)	*000	0,61	-0,46	MgTr	Ms	Sil
<i>Apotelinae</i> sp.	*001	-1,03	-0,60	MsTr	Ms	Sil
<i>Bledius</i> sp.	*001	-2,29	-1,43	MsTr	Hg	Sil

Вид	TWIN– класифікація	F 1	F 2	TrCen	Gh	Cen
<i>Forficula auricularis</i> L.	*001	–2,61	–0,97	MsTr	Hg	Sil
<i>Bembidion (Metallina) lampron</i> Hbst.	*010	–0,06	–0,76	MsTr	Hg	Sil
<i>Carabus marginalis</i> F.	*010	–3,89	0,49	MsTr	KsMs	Sil
<i>Staphilinus</i> sp.	*010	–3,81	–0,73	MsTr	Hg	Sil
<i>Trachelipus rathkii</i> C.L. Koch	*010	–3,56	0,03	MsTr	KsMs	Sil
<i>Agroeca cuprea</i> Menge 1873	*011	0,12	0,43	MgTr	KsMs	Sil
<i>Megaphyllum sjaelandicum</i> (Meinert, 1868)	*011	–1,09	0,83	MsTr	KsMs	Sil
<i>Pardosa</i> sp.	*011	–1,72	1,36	MsTr	Ks	Sil
<i>Rossiulus kessleri</i> (Lohmander, 1927)	*011	–2,64	0,87	MsTr	KsMs	Sil
Scarabaeidae	*011	–1,43	0,26	MsTr	KsMs	Sil
<i>Harpalus distinguendus</i> Duft.	*100	0,51	–0,16	MgTr	Ms	St
<i>Leistus ferrugineus</i>	*100	–0,85	0,66	MsTr	KsMs	St
<i>Pisaura mirabilis</i> (Clerck 1757)	*100	0,43	0,2	MgTr	KsMs	St
<i>Anisodactylus signatus</i> Pz.	*101	0,66	–0,03	UMgTr	KsMs	St
<i>Carabus bessarabicus</i>	*101	0,63	0,08	UMgTr	KsMs	St
Chrysomelidae	*101	0,18	1,11	MgTr	Ks	St
<i>Megaphyllum kievense</i> (Lohmander, 1928)	*101	–2,76	3,29	MsTr	Ks	St
<i>Odiellus bieniaszi</i>	*101	–0,53	2,86	MsTr	Ks	St
<i>Platyderus rufus</i>	*101	0,66	–0,03	UMgTr	KsMs	St
<i>Zabrus tenebrioides</i> Gz.	*101	–0,42	1,56	MsTr	Ks	St
<i>Aelurillus</i> sp.	*11	0,66	0,71	UMgTr	KsMs	St
<i>Agroeca dentigera</i> Kulczynski 1913	*11	0,64	0,82	UMgTr	KsMs	St
<i>Amara eurynota</i> Pz.	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Asianellus festivus</i> (C. L. Koch, 1834)	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Calathus (Neocalathus) melanocephalus</i> L.	*11	–0,35	2,73	MsTr	Ks	St
<i>Calathus fulvipes</i>	*11	0,42	1,7	MgTr	Ks	St
<i>Calathus fuscipes</i>	*11	0,44	1,59	MgTr	Ks	St
<i>Crypticus quisquilius</i> L.	*11	0,44	1,59	MgTr	Ks	St
Curculionidae sp.sp.	*11	–0,31	2,39	MsTr	Ks	St
<i>Ectobius duskei</i> Adel.	*11	0,64	0,82	UMgTr	KsMs	St
<i>Eresus niger</i> Walckenaer, 1805	*11	0,75	0,32	UMgTr	KsMs	St
<i>Haplodrassus</i> sp.	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Harpalus (Actephilus) vernalis</i> Duft.	*11	0,56	1,1	MgTr	Ks	St
<i>Harpalus anxius</i> Duft.	*11	0,66	0,71	UMgTr	KsMs	St
<i>Harpalus serripes</i> Quens	*11	0,59	0,99	MgTr	Ks	St
<i>Notiophilus laticollis</i> Chd.	*11	0,42	1,7	MgTr	Ks	St
<i>Opilio</i> sp.	*11	0,68	0,6	UMgTr	KsMs	St
<i>Ozyptila trux</i> (Blackwall 1846)	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Pseudoophonus rufipes</i> Deg.	*11	0,23	2,48	MgTr	Ks	St
<i>Taphoxenus rufitarsis</i> F.OW.	*11	0,56	1,1	MgTr	Ks	St
Tenebrionidae sp. sp.	*11	0,23	1,63	MgTr	Ks	St
Tenthredinidae sp.	*11	0,35	1,98	MgTr	Ks	St
<i>Trechus (Epaphius) secalis</i>	*11	0,56	1,1	MgTr	Ks	St
<i>Xerolycosa</i> sp.	*11	0,68	0,6	UMgTr	KsMs	St
<i>Xysticus</i> sp.	*11	0,78	0,21	UMgTr	KsMs	St
<i>Zelotes</i> sp.	*11	0,59	0,99	MgTr	Ks	St

Кількісна відособленість цих груп добре ілюструється отриманими результатами (рис. 9.2, 9.3). Екологічні групи за кількісним значенням своїх екологічних преференцій перекриваються, але їх середні статистично вірогідно відрізняються між собою (для фактора 1 – $F = 90,74$, $p = 0,000$; для фактора 2 – $F = 251,68$, $p = 0,000$). Безумовно, поділ цілого на частини, які між собою вірогідно відрізняються, ще не є свідченням того, що отриманий результат може бути ефективно використаний.

Таблиця 9.3

Число видів гігморф і трофоценоморф

Трофоценоморфи	Гігморфи				Загальний підсумок
	Ks	KsMs	Ms	Hg	
MsTr	6	6	6	14	32
MgTr	13	2	33	9	57
UMgTr		16	7		23
Загальний підсумок	19	24	46	23	112

Розподіл числа видів за комбінаціями трофоценоморф і гігморф показано в таблиці 9.3. Серед трофоценоморф найбагатша видами група мегатрофоценоморф, а серед гігморф – мезофіли. Мезотрофоценоморфи досить рівно представлені гігморфами. Серед мегатрофоценоморф частіше зустрічаються мезофіли, але представлені також і інші групи гігморф. Найбільша частина ультраценотрофоморф є ксеромезофілами.

Очевидно, виділення екологічних груп, як результат розбивки тваринного населення на частини, правомірне в тій мірі, що дозволяє одержати додаткову інформацію, пояснити й змістовно інтерпретувати спостережувані в природі явища.

Таблиця 9.4

**Екологічна структура угруповання герпетобіонтів
(частка від 1 по групі)**

Екологічні групи	1	2	3	4	5	6	7
Ценоморфи							
Степанти (St)	0,13	0,79	0,05	0,02	0,05	0,05	0,67
Сильванти (Sil)	0,87	0,21	0,95	0,98	0,95	0,95	0,33
Трофоморфи							
Сапрофаги (Sp)	0,34	0,16	0,17	0,17	0,11	0,19	0,37
Фітофаги (FF)	0,07	0,34	0,03	0,14	0,05	0,08	0,23
Зоофаги (ZF)	0,59	0,50	0,80	0,69	0,83	0,73	0,40
Топоморфи							
Епігейні (Ep)	0,92	0,84	0,87	0,68	0,93	0,97	0,84
Ендогейні (End)	0,08	0,16	0,13	0,32	0,07	0,03	0,16
Гігморфи							
Ксерофіли (Ks)	0,13	0,66	0,06	0,02	0,02	0,10	0,58
Мезофіли (Ms)	0,27	0,00	0,34	0,20	0,10	0,22	0,02
Гігрофіли (Hg)	0,45	0,25	0,33	0,21	0,14	0,30	0,38
Ультрагігрофіли (UHg)	0,14	0,09	0,26	0,57	0,73	0,37	0,01
Трофоценоморфи							
Мезотрофоценоморфи (MsTr)	0,85	0,69	0,94	0,84	0,80	0,76	0,58
Мегатрофоценоморфи (MgTr)	0,14	0,21	0,06	0,16	0,18	0,23	0,31
Ультрамегатрофоценоморфи (UMgTr)	0,01	0,10	0,00	0,00	0,02	0,01	0,11

Умовні позначки: див. табл. 9.1

Аналіз таблиці 9.4 дозволяє зробити висновок про динаміку мінливості екологічної структури в різних біотопах байраку. Природне переважання в степу степантів, а в лісі – сільвантів. Зміст співвідношення ценоморф полягає в демонстрації взаємного проникнення лісових і степових елементів у зони панування сусідів. На узліссях у степу частка сільвантів перебуває на рівні 0,21–0,33, тоді як у більшості лісових угруповань байраку спостерігається повне домінування сільвантів, а частка степантів складає 0,02–0,05. У лісі у верхній третині схилу північної експозиції частка степантів складає 0,13, тому цей біогеоценоз можна віднести до категорії псевдомонотрофів.

Фітофаги переважають у степу, а в лісі домінують хижаки; у всіх байрачних біотопах важливу роль відіграють сапрофаги. Епігейні форми віддають перевагу лісовим угрупованням, а частка ендегейних форм вища в степу.

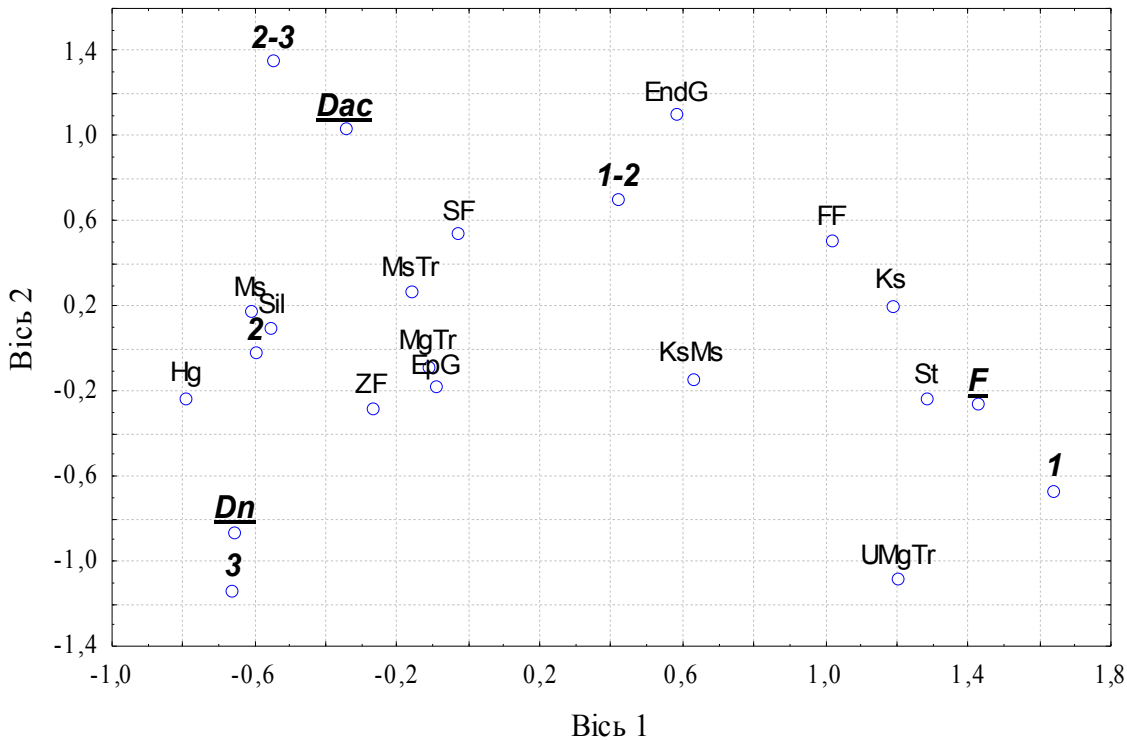


Рис. 9. 4. Аналіз відповідності між екологічними властивостями біогеоценозів (трофотоп та гігротоп) й екоморфами герпетобіонтів (відповідності в просторі осей 1 (21,45% від загальної інерції) та 2 (12,84% від загальної інерції))

Умовні позначки: **F, Dn, Dac** – трофотопи; 1, 1–2, 2, 2–3, 3 – гігротопи; ценоморфи – St (степанти), Sil (сільванти); гігоморфи – Hg (гігрофіли), Ms (мезофіли), KsMs (ксеромезофіли), Ks (ксерофіли); трофоценоморфи – MsTr (мезотрофоценоморфи), MgTr (мегатрофоценоморфи), UMgTr (ультрамегатрофоценоморфи); трофоморфи – ZF (зоофаги), FF (фітофаги), SF (сапрофаги); топоморфи – Ep (епігейні), End (ендегейні)

9.4. Аналіз відповідності структури угруповання

Між екологічними групами тваринного населення герпетобіонтів і властивостями біогеоценозу спостерігається відповідність (рис. 9. 4, 9. 5). Множинний аналіз відповідностей (Multiple Correspondence Analysis – MCA) дозволяє в межах одного простору зіставити (знайти відповідність) ознаки, які відбивають властивості біогеоценозу (в описових таблицях звичайно стовпці) і властивості тваринного населення герпетобіоту (у таблицях звичайно рядки).

Вісь 1, отримана в результаті MCA, дозволяє впорядкувати угруповання у градієнті умов вологості від сухуватих (1) до ксеромезофільних (1–2) і мезофільних (2) стацій. Групу мезофільних (2), гігомезофільних (2) і мезогігрофільних (3) стацій вісь 1 не розрізняє, але ця група диференціюється за допомогою осі 2. У розглянутому діапазоні екологічних умов із мезоксерофільними стаціями тісно поєднані едафотопи з високою мінералізацією ґрунтового-

го розчину (трофотоп F). Ці біогеоценози відповідають степовим цілинкам, де переважають степанти, ультрамегатрофи, ксерофіли й фітофаги.

Кількість точок на рисунку 9.4 поблизу сільвантів свідчить про високу екологічну розмаїтість цієї групи. Сільванти перебувають посередині відрізка, що з'єднує точки трофотопів D_{ac} і D_n , сільванти частіше є мезофілами або гігрофілами, серед них часто зустрічаються епігейні хижаки й мезо- і мегатрофоценоморфи. Сапрофаги більшою мірою тяжіють до лісового оточення.

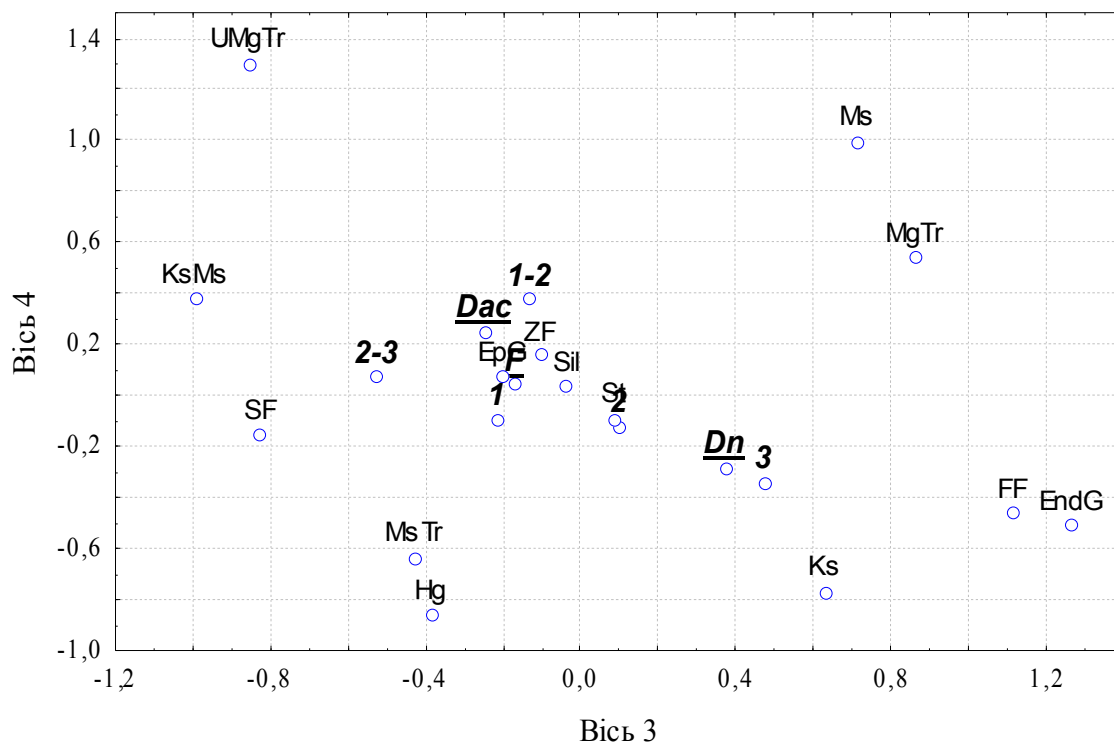


Рис. 9.5. Аналіз відповідності між екологічними властивостями біогеоценозів (трофотоп і гігротоп) і екоморфами герпетобіонтів (відповідності в просторі осей 3 (11,50% від загальної інерції) і 4 (9,12% від загальної інерції))

Умовні позначки: див. рис. 9.4

Очевидно, що тільки дві характеристики екологічного оточення, такі як умови вологості й мінералізації ґрунтового розчину, не можуть повністю пояснити закономірності формування структури тваринного населення герпетобіою. Осі 1 і 2, тісно пов'язані із зазначеними факторами, є ведучими й пояснюють 34,29% загальної інерції. Відносно осей 3 і 4 біогеоценотичні складові не є істотними (вони розташовані в центрі рисунка 9.5 і мають координати, близькі до нуля). Тому осі 3 і 4 можуть відбивати незалежну від вологості й трофності динаміку структури угруповання, або нелінійну складову впливу зазначених факторів. Вісь 3 розділяє ендегейних фітофагів і ксеромезофільних сапрофагів. Таке розрізнення має важливі функціональні наслідки, тому що вказує на переважний напрямок трансформації органічної речовини (фітофаги є переважно мінералізаторами, а серед сапрофагів зустрічаються гуміфікатори органіки) (Стриганова, 1980).

В ідентифікації екологічних властивостей угруповань фітофагів і сапрофагів важливу роль відіграє трофоценоморфічна проекція. Так, фітофаги стосовно осі 3 переважно є мегатрофами, а сапрофаги – ультрамегатрофами.

Вісь 4 упорядковує угруповання в ряду зростання мезо-, мега- і ультратрофоценоморф.

Таким чином, екологічна структура герпетобіонтів відбиває екологічні особливості біогеоценозу в цілому й може бути використана для індикації гігротопу й трофотопу лісового угруповання. Для зіставлення властивостей екологічної структури з функціонально значимими властивостями біогеоценозу структура повинна бути описана в термінах екологічної розмаїтості.

9.5. Графічне подання екологічної структури

Екологічні особливості видів дозволяють установити стосунки подібності/розходження між ними в екологічному аспекті. Існує широке розмаїття мір подібності, на основі яких можна одержати матрицю мір подібності. Така матриця використовується в кластерному аналізі, у результаті чого можна одержати графічне відображення екологічної структури – дендрограму (рис. 9. 6). Для побудови дендрограм на рисунку була використана матриця, де мірою подібності було обрано манхетенівську відстань, а за процедуру об'єднання – метод Ворда.

Графічне подання екологічної структури досить наочне, однак судження, зроблені на підставі дендрограм, можуть бути досить суб'єктивні.

Наприклад, на наш погляд, екологічна структура із чітко відособленими угрупованнями характерна для лісового угруповання в тальвегу байраку й почасти – у нижній третині схилу. У верхній третині схилів у лісових і степових ділянках чітка відособленість угруповань не простежується, а види формують безперервний екологічний ряд.

Наочність подання структури у вигляді дендрограм не завжди дає можливість зробити оцінку рівня організаційної складності угруповання. Така оцінка можлива тільки в крайніх, найбільш виразних випадках. Тому графічний підхід має цінність тільки як ілюстративний засіб. Однак на підставі матриць мір подібності, які використовуються для побудови кластерних дендрограм, можуть бути розраховані індекси екологічної розмаїтості. Між цими індексами й графічними образами існує певний зв'язок. Кожний індекс відбиває тільки деякий аспект організаційної складності угруповання й у цьому сенсі є числовим аналогом графічного образу. Вся інформація про структуру зберігається в дендрограмі, але така форма не операціонабельна – у практичному плані нею неможливо скористатися. Індексом можна оперувати (порівнювати між собою або іншими перемінними), але вони несуть тільки частину інформації про структуру угруповання.

9.6. Екологічне і таксономічне різноманіття

Відношення подібності/розходження між видами можуть бути встановлені за допомогою різних критеріїв. Оцінка розмаїтості угруповання залежно від обраного критерію може виконуватися в екологічному, таксономічному, функціональному й т. д. аспекті. У даній праці обговорюються екологічний і таксономічний аспекти розмаїтості угруповань ґрунтових тварин.

Для оцінки розмаїтості угруповання герпетобіонтів були обрані такі індекси: організація угруповання (Org), екологічна (таксономічна) відстань (DT), його дисперсія (VDT) і асиметрія (SKW) (табл. 9. 5) (Жуков, 2005; Жуков и др., 2007).

Показники організації угруповання в екологічному й таксономічному аспектах характеризуються наявністю максимумів у різних біогеоценозах байраку. Найбільша таксономічна організація характерна для двох угруповань, які займають маргінальні ділянки на стику різних ценотичних комплексів. Тому лісові моноценотичні угруповання на схилі байраку північної експозиції відрізняються найменшою таксономічною організацією. Подібна тенденція, але більш чітко, відбивається й стосовно екологічної організації. Низька екологічна організація характерна для лісових моноценозів, вищий рівень організації властивий амфіценозам у тальвегу (лісові й лугові ценотичні елементи) і на межі ліс/степ на узліссях. Степові псевдомоноценози у верхніх третинах схилів відрізняються найбільшою екологічною організацією.

9.7. Організація як форма угруповання

Між екологічною організацією й екологічною відстанню існує високий рівень кореляції ($0,92, p = 0,0033$). Менш сильний позитивний кореляційний зв'язок існує також між цими показниками й у таксономічному аспекті ($0,53, p = 0,22$). Очевидно, за своєю природою основою для організації угруповання є його розмаїтість.

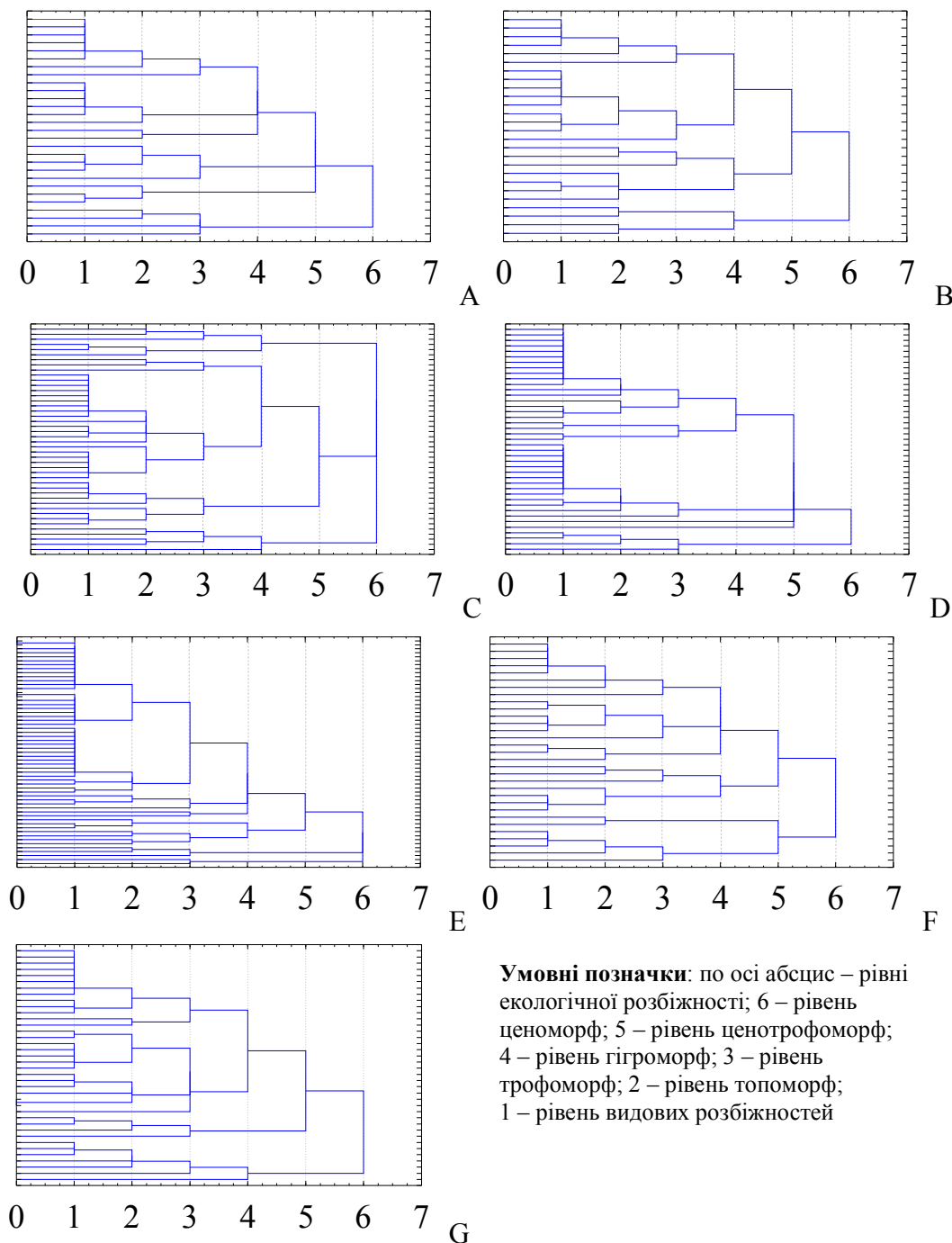


Рис. 9. 6. Екологічна організація угруповання герпетобіонтів байраку Яців Яр

А – липо-ясенева діброва із широколистяв'ям (D_{ac} 2–3) (північна експозиція нижня третина схилу); В – липо-ясенева діброва із зірочником (D_{ac} 2) (північна експозиція середня третина схилу); С – липо-ясенева діброва із зірочником (D_{ac} 1–2) (північна експозиція верхня третина схилу); D – бересто-ясенева діброва з тонконогим лісовим (D_n 2) (південна експозиція нижня третина схилу); Е – пакленова діброва з яглицею (D_n 2) (тальвег); F – степова цілинка (F 1–2) (південна експозиція середня третина схилу); G – степова цілинка (F 1) (північна експозиція верхня третина схилу)

**Екологічна й таксономічна розмаїтість угруповань
герпетобіонтів байраку Яців Яр**

Біогеоценоз	Org _{Eco}	Org _{Tax}	DT _{Eco}	VDT _{Eco}	SKW _{Eco}	DT _{Tax}	VDT _{Tax}	SKW _{Tax}
1	0,22	0,42	0,57	0,21	0,09	0,67	0,24	-0,52
2	0,18	0,35	0,56	0,20	-0,12	0,59	0,27	-0,13
3	0,12	0,35	0,52	0,18	0,01	0,66	0,23	-0,46
4	0,12	0,43	0,52	0,18	-0,05	0,64	0,26	-0,27
5	0,15	0,37	0,50	0,21	0,13	0,60	0,27	-0,10
6	0,15	0,43	0,51	0,20	0,07	0,66	0,26	-0,50
7	0,27	0,34	0,62	0,21	-0,21	0,63	0,25	-0,37

Умовні позначки: 1 – північна експозиція верхня третина, бересто-пакленова діброва з грестицею; 2 – північна експозиція верхня третина, степова цілінка; 3 – північна експозиція середня третина, липо-ясенева діброва із зірчником; 4 – північна експозиція нижня третина, липо-ясенева діброва із широкотрав'ям; 5 – тальвег, пакленова діброва з яглицею; 6 – південна експозиція нижня третина, бересто-ясенева діброва з келерією лісовою; 7 – південна експозиція нижня третина, степова цілінка. Індекс Eco указує екологічний аспект, індекс Tax – таксономічний аспект розмаїтості

Розмаїтість надає певні можливості для взаємодії усередині угруповання та з середовищем існування. Внутрішньоекосистемні взаємозв'язки й середовище впливають на угруповання, при цьому відбувається його організація. Таким чином, організація є формою угруповання, яка виникає внаслідок вибору деякої екологічної й таксономічної конфігурації з тих можливостей, які виникають унаслідок розмаїтості. Сам вибір, власне кажучи, є інформаційною взаємодією.

Первинний характер розмаїтості стосовно організації існує в контексті деякого масштабно-ієрархічного рівня. Кількість розмаїтості як міра можливостей залежить від властивостей організації іншої, більш об'ємної системи, наприклад системи байраку в цілому, системи ландшафту й т. д. Тому індексні міри організації й розмаїтості тісно пов'язані в обчислювальному й змістовному розумінні. Екологічне (таксономічне) розмаїття для свого повного описання вимагає ряду індексів, які відбивають окремі сторони розмаїтості як природного феномену.

Дисперсія екологічної відстані як додатковий індекс за властивостями наближається за своїм виразом до міри організації, тому що чутлива до складності зв'язків у системі. Асиметрія також доповнює індекси розмаїтості, але сама вказує на інтенсивність зовнішнього або внутрішнього організуючого впливу. Асиметрія, близька до нуля, характерна для симетричного розподілу довжин екологічних (таксономічних) зв'язків, що властиво, наприклад, нормальному розподілу. Зрушення вліво розподілу (негативна асиметрія) свідчить про те, що в угрупованні переважають короткі зв'язки, а меншість представників в угрупованні значно екологічно відрізняється від досить екологічно однорідної більшості. Зрушення вправо розподілу (позитивна асиметрія) свідчить про збільшення числа угруповань, екологічно відмінних від інших, тобто в угрупованні частіше зустрічаються тривалі (високий рівень розбіжності) екологічні зв'язки. Наявність екологічно однорідного ядра або декількох таких комплексів в угрупованні, безумовно, відбиває рівень його організації.

Таким чином, характеристики екологічної структури угруповання створюють основу для обчислення індексів екологічної й таксономічної розмаїтості та організації. Розмаїтість формує передумови для організаційних процесів у угрупованні. Факторами, які визначають організацію угруповання, є внутрішньоекосистемні взаємодії й вплив зовнішнього середовища. Як зовнішні фактори стосовно герпетобіою виступають абіотичні фактори, а також вплив екосистем вищого ієрархічного рівня. Умови мінералізації ґрунтового розчину (трофотоп) і вологості (гігротоп) прямо або опосередковано через біогеоценотичний зв'язок виступають як фактор, що організує угруповання герпетобіонтів.

10 Термоморфи, сезонні й циркадні групи павуків

10.1. Життєвий цикл павуків

На сучасний момент у світовій фауні відомо близько 40000 видів павуків. Усі вони – хижаки, які харчуються переважно комахами. Незважаючи на винятково хижий спосіб харчування, павуки не є однорідною функціональною групою, а демонструють значну розмаїтість типів стратегії хижацтва, способів пересування й істотну здатність протистояти негативним факторам середовища (Patric et al., 1999).

Павуки колонізували найширший спектр місцеперебувань. Високою видовою розмаїтістю й чисельністю характеризуються угруповання павуків природних і антропогенних біогеоценозів. Павуки становлять одну з найбільш значимих груп хижаків серед макробезхребетних наземних екосистем (Specht, Dondale, 1960; Tischler, 1965; Van Hook, 1971; Moulder, Reichle, 1972; Schaefer, 1974; Edwards et al., 1976; Lyoussoufi et al., 1990). Екологічні особливості павуків дозволяють розглядати цю групу як важливих контролерів чисельності шкідливих комах, а також як біоіндикаторів (Patric et al., 1999).

Відповідно до термінології, запропонованої Canard (1987), життєвий цикл павуків може бути розподілений на чотири періоди.

Ембріональний і первинний періоди мають місце в коконі й тривають від відкладення яєць до появи з них тварин. На цій стадії розвитку тварини не харчуються, однак вони самі можуть бути з'їдені іншими павуками (Araneidae, Clubionidae, Dysderidae, Heteropodidae, Thomisidae) (Lecaillon, 1905; Canard, 1984; Marc, 1993). Ювенільні особини, що вижили та з'явилися із частково з'їденої маси яєць, виростають швидше, ніж у тому випадку, коли особини з'являються з недоторканої маси яєць.

Ювенільний період (від появи з яйця до дорослих линянь). Групова фаза поза коконом триває від декількох днів до чотирьох–п'яти тижнів. Ювенільні форми відразу після того, як з'явилися з кокона, часто бувають недорозвиненими й продовжують харчуватися за рахунок жовтка або іноді – нерозвиненими яйцями у виводку (Clubionidae) (Marc, 1993). У деяких видів самки відкладають трофічні яйця протягом трьох днів після появи молоді. Молодь споживає цю масу яєць і потім линяє. Далі мати сама споживає молодь, перш ніж відбудеться останнє линяння групової фази. Кілька днів по тому, після другого линяння, молодь стає здатною захоплювати жертви, які споживаються колективно. Колективне споживання їжі відбувається доти, поки ювенільні особини мають відносно малі розміри. Близько двох тижнів по тому починається прогресуюче розселення, що може тривати наступні два тижні (Tahiri et al., 1989).

У Pisauridae молодь споконвічно живе в ясельному павутинні, побудованому самкою в траві за кілька днів до появи малюків на світ. Вони залишаються в захисному павутинні із самкою протягом майже двох тижнів перед розселенням. У Lycosidae ювенільні форми проводять початковий період життя на черевці самки, яка продовжує рухатися.

Після групового періоду, що минає або в місці відкладення яєць, або на черевці самки, або в ясельному павутинні, молодь розселяється, що означає початок одиночної фази існування павуків. Розселення звичайно відбувається після одного-двох линянь, однак у деяких видів (*Coelotes*, *Amaurobiidae*) відбувається чотири линьки перед фазою розселення. У деяких видів самка піклується про молодь тривалий час. Існує близько 20 видів суспільних павуків, які зустрічаються переважно в тропічних регіонах. Вони продовжують жити на загальній павутині все своє життя, а також розподіляють деякі функції (наприклад, *Mistaria consociate*, *Agelenidae* і *Mallos gregalis*, *Dictynidae*).

Одиночна фаза розпочинається з розселення, що звичайно спостерігається від першого до третього линяння. Павуки в період одиночної фази є хижаками. Конкретна стратегія полювання варіює в різних видів. Майже всі види полюють на живі об'єкти (переважно комахи). Відомо дуже мало видів, які харчуються мертвими організмами. Такі види живуть у специфічних умовах, наприклад, Антарктика (*Myro*, *Desidae*) (Ysnel, Ledoux, 1988).

Дорослий період безпосередньо пов'язаний з репродукцією. Життєвий період самців звичайно коротший, ніж у самок. Ця розбіжність може бути пояснена тим, що самці більш активно переміщуються в пошуках самок, піддаючи себе ризику з боку хижаків. Більше того, самці багатьох видів у період пошуку самки нічим не харчуються. У цілому, тривалість життя самців у природних умовах не перевищує одного-півтора місяця.

У сім'яприймачах самки сперма залишається життєздатною протягом декількох місяців. Самка здатна відкладати яйця тривалий період після копуляції. У деяких видів із коротким життєвим циклом (майже всі *Araneomorphae*) самка ховає кокони в рослинності й гине, перш ніж з'явиться молодь із кокона. Інші можуть охороняти свої яйця й гинуть тільки після розселення молоді.

Тривалість розвитку залежить від умов навколишнього середовища, особливо температури. Тому життєвий цикл змінюється географічно (Juberthie, 1954; Penicaud, 1979). Проте життєвий цикл європейських павуків може бути розподілений на два типи, залежно від тривалості: тривалий (понад три роки) і короткий. У деяких особливих випадках життєвий цикл може бути довшим – приміром, у печерних або деяких домашніх видів.

Тривалий цикл характерний для *Mygalomorphae* і деяких *Araneomorphae* (*Filistatidae*, *Egesidae*). Цикл триває понад три роки, самки живуть довше. У деяких тропічних видів самки живуть більше 10 та навіть аж до 20 років. При дозріванні самки продовжують линяти, це найчастіше спостерігається серед *Mygalomorphae* і *Filistatidae*.

Короткий життєвий цикл характерний майже для всіх *Araneomorphae* (97–100% європейських видів). Тривалість життя становить один–два, максимум три роки. Дорослі не линяють (за рідкісним винятком) і часто гинуть, не досягши року. Schaefer (1976, 1987) розрізняє три типи біологічного циклу: еврихронний, стенохронний і диплохронний. У дійсності, тільки два перших є чистими типами, а диплохронний тип є особливим випадком стенохронного. Необхідно відзначити, що відношення кожного типу біологічного циклу (еврихронний, стенохронний) в угрупованні й тривалість циклу змінюються відповідно з кліматичними умовами. Даний вид із значним географічним поширенням може здійснити цикл за два роки в Північній Європі й за один рік на півдні, а в центральній частині популяція завершить цикл частково за один рік, а частково – за два.

Еврихронні види розмножуються й розселяються від весни до осені й зимують на різних стадіях. Ця фаза регулюється тільки температурними змінами. Стану діпаузи немає. Деякі *Linyphiidae*, *Clubionidae* (*Clubiona phragmitis*) і *Tetragnathidae* (*Meta mengei*) мають цей тип біологічного циклу.

Стенохронні види демонструють вузький період репродукції й розселення.

Весняно-літні (весняні стенохрони). Ці види проводять зиму як статевонезрілі фази, стають дорослими навесні або влітку й розселяються протягом літа. Такий тип життєвого циклу характерний для багатьох видів із різних родин, включаючи *Pisauridae* (*Pisaura*

mirabilis), Clubionidae (*Clubiona corticalis*) та інші. На ритміку життєвого циклу впливає температура й фотоперіодичність. Зниження температури викликає запізнювання постембріонального розвитку з діапаузою або стан заціпеніння. Короткі дні збільшують тривалість періоду між линяннями та іноді викликають діапаузу. Температура й фотоперіодичність спільно впливають на розвиток гонад.

Види, які вказуються Schaefer (1976, 1987) як диплохрони, насправді є весняно-літними стенохронами, у яких відбуваються два періоди парування протягом року – навесні й восени. Якщо дорослі здатні до парування восени, то самки не відкладають яйця до весни (деякі Lycosidae); дорослі зимують у цьому випадку. Коротка тривалість денного часу доби гальмує виробництво жовтка й у такий спосіб відкладання яєць.

Осінні (осінні стенохрони). Яйця відкладаються восени й перебувають у стані облігатної діапаузи, що є стадією гібернації. Види Linyphiidae (*Floronina bucculenta*) і Araneidae (*Araneus diadematus*) характеризуються таким типом життєвого циклу й звичайно лупляються з яєць і поширюються навесні. У деяких випадках (*Argiope bruennichi*) вилуплення з яєць відбувається перед зимовим періодом, молодь зимує в коконі, а розселення відбувається в травні.

Зимові (зимові стенохрони). Репродукція відбувається взимку. Це характерно для багатьох видів Linyphiidae. Фотоперіодичність є важливим чинником, що регулює цей тип життєвого циклу: зі збільшенням денного часу доби збільшується інтервал між линяннями.

Механізми, що регулюють біологічні цикли, дозволяють синхронізувати періоди появи молоді й дорослих особин з моментом високої чисельності можливих харчових об'єктів.

10.2. Циркадні групи павуків

Динаміка угруповань павуків складається з наступних компонент: добова, сезонна та пов'язана з особливостями місцеперебування. Добова й сезонна мінливість тісно залежить від кліматичних умов (температура повітря, температура ґрунту, вологість, опади, кількість сонячного світла, утворення роси й т. ін.). Біотопічні особливості трансформують зазначені кліматичні фактори. При цьому важливу роль відіграють властивості рослинності, ґрунту й рельєфу місцеперебування.

Зазначені фактори виконують структуруючу роль стосовно тваринного населення, внаслідок чого виділяються угруповання, які формують у просторово-часовому континуумі цілісні спільності (екологічні групи, функціональні групи, екоморфи, гільдії тощо). Екологічні фактори взаємозалежні між собою, однак у межах деякого масштабу можна виділити провідний фактор, що найбільшою мірою в рамках зазначеного просторово-часового масштабу виконує структуруючу функцію. Тому в добовій динаміці можна виділити деякі сукупності видів, активні в певному добовому інтервалі (циркадні групи). Аналогічно можна виділити сезонні й біотопічно пов'язані групи (ценотичні групи, або ценоморфи).

У методичному плані завдання класифікації об'єктів виконує кластерний аналіз. Це формальна процедура, яка на основі інформації про статистичні властивості досліджуваних об'єктів здійснює розбивку цілого на частини (кластери). Тому, якщо нас цікавить розбивка цілого на частини з певними властивостями, вихідний масив даних для кластерного аналізу повинен містити максимальну кількість інформації про властивість, що цікавить, і мінімальну кількість інформації про інші структуруючі властивості цілого. Інакше кажучи, перед процедурою кластерного аналізу інформаційний масив повинен зазнати процедури фільтрації з метою виділення компоненти, яка більшою мірою цікавить дослідника.

Увесь масив інформації про поведінку павуків у просторі (різні біотопи – різнотравно-типчакково-ковиловий степ і петрофільний степ) і в часі (добова динаміка й сезонна динаміка) міститься в таблиці (матриці) вихідних даних. У ній у стовпцях наведено дані про кожен вид павуків, а в рядках – інформація про кожен точку збору інформації в просторі й у часі. Групування видів із подібною динамікою може здійснюватися за допомогою аналізу

відповідностей. У результаті в межах одного простору вимірів (*вимір* – латентна змінна, котра виділяється в результаті аналізу відповідностей, аналогічна *факторові* або *головній компоненті* у факторному аналізі й аналізі головних компонент) можуть бути розміщені як досліджувані види (стовпці), так і властивості середовища (рядки), тобто таким способом установлюється *відповідність* між ними.

Аналіз може проводитися як зі змінними, що вказують на властивості середовища, так і без них. Уведення в аналіз змінних-сигніфікаторів властивостей середовища дозволяє змістовно інтерпретувати природу угруповань видів, які виділяються в ході аналізу. Угруповання видів можуть виникати як унаслідок впливу навколишнього середовища, так і внаслідок внутрішньовидових взаємодій. Включення в аналіз змінних-сигніфікаторів факторів середовища можна розглядати як запит на виділення тих угруповань, які із цими факторами пов'язані.

Як змінна-сигніфікатор властивості середовища, що вказує на час відбору, виступає додатковий вектор-стовпець матриці вихідних даних (або просто – стовпець у таблиці), що містить «1», якщо властивість або час має місце, або «0» – якщо вони відсутні. Наприклад, для вказівки сезонів збору (весна, літо, осінь) необхідно три змінних. Перша змінна буде містити «1» там, де збори проводилися навесні й «0» – в інших стовпчиках. Друга змінна матиме «1» у літніх зборах і «0» – в інших. Третя змінна відзначатиме «1» осінні збори й «0» – усю решту.

У таблиці 10. 1 наведені результати аналізу відповідностей угруповань павуків, де як зміні – сигніфікатори застосовані індикатори часу доби (показані тільки перші 4 виміри). Очевидно, що для класифікації видів із метою виділення циркадних груп необхідно для кластерного аналізу використати тільки виміри 1–3, бо саме в цих вимірах змінні-сигніфікатори мають найбільші за модулем координати.

У вимірі 4 та інших (у таблиці не показані) координати змінних-сигніфікаторів малі. Це значить, що вимір 4 та інші описують мінливість угруповань павуків, не пов'язану з добовою динамікою.

Таблиця 10. 1

**Результати виділення циркадних груп за допомогою аналізу відповідностей
(координати змінних у просторі вимірів)**

№	Змінна (час відбору проб та види)	Вимір 1	Вимір 2	Вимір 3	Вимір 4	Клас-тер	Циркадна група
	1 година	0,32	-0,26	-1,60	0,11	1,00	–
	7 годин	1,48	0,24	0,89	0,02	2,00	–
	13 годин	-1,02	1,43	0,19	0,02	3,00	–
	19 годин	-0,86	-1,40	0,68	0,00	3,00	–
1	<i>Aelurillus laniger</i>	-0,80	0,82	0,00	0,37	3,00	Денні
2	<i>Agroeca cuprea</i>	1,10	0,42	0,79	-0,03	2,00	Ранкові
3	<i>Agroeca sp., juv</i>	0,89	0,01	-0,29	-2,15	1,00	Нічні
4	<i>Alopecosa cursor</i>	-0,55	-0,19	0,06	0,19	1,00	Нічні
5	<i>Alopecosa pulverulenta</i>	-0,40	-0,36	0,00	0,52	1,00	Нічні
6	<i>Alopecosa shmidtii</i>	0,90	-0,02	-0,41	0,44	1,00	Нічні
7	<i>Alopecosa solitaria</i>	0,80	-0,06	-0,62	0,43	1,00	Нічні
8	<i>Alopecosa sp.</i>	0,13	-0,11	-0,67	0,19	1,00	Нічні
...
86	<i>Zora pardalis</i>	0,51	0,29	-0,18	-1,27	1,00	Нічні
87	<i>Zora sp., juv</i>	1,45	0,24	0,86	-0,19	2,00	Ранкові

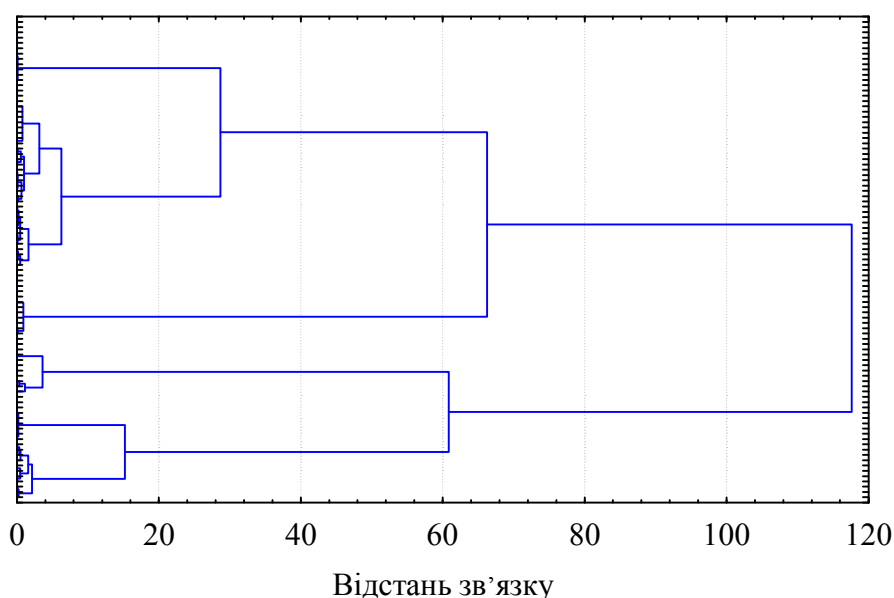


Рис. 10. 1. Кластерний аналіз угруповань павуків для виділення циркадних груп

Виміри 1–3 були застосовані для проведення кластерного аналізу (евклідова відстань, метод Ворда) (рис. 10. 1). У результаті аналізу можна виділити 3 кластери (табл. 10. 1), які відповідають *денним*, *нічним* і *ранковим* групам видів.

Природу кластерів можна встановити на підставі інформації про розподіл чисельності кластерів у різні періоди часу (табл. 10. 2). Очевидно, що максимальна чисельність кластера 1 спостерігається під час збору в період із першої години ночі й до сьомої ранку. Тому кластер 1 слід ідентифікувати як групу нічних видів. Аналогічно, представники кластера 2 зустрічаються практично винятково у зборах о сьомій ранку, тому кластер 2 – це ранкові види. Кластер 3 треба визначити як групу денних видів. Таким чином, виділені кластери досить добре відбивають добову складову у структуруванні тваринного населення павуків.

Таблиця 10. 2

Кількість зібраних павуків
із циркадних груп у різні періоди часу

Час збору (години)	Денні (кластер 3)	Нічні (кластер 1)	Ранкові (кластер 2)
1	95	314	1
7	30	134	29
13	126	48	3
19	218	34	
Загальний підсумок	469	530	33

10.3. Сезонні групи павуків

Для виділення сезонних груп в аналіз були введені змінні-сигніфікатори сезону відбору проб (табл. 10. 3). Перші два виміри, отримані у результаті аналізу відповідностей, тісно пов'язані зі змінними-сигніфікаторами. Саме їх слід застосовувати для виділення сезонних груп павуків за допомогою кластерного аналізу.

**Результати виділення сезонних груп за допомогою аналізу відповідностей
(координати змінних у просторі вимірів)**

№	Змінна	Вимір 1	Вимір 2	Вимір 3	Вимір 4	Клас-тер	Сезонна група
	Весна	1,17	-0,44	0,01	-0,11	1,00	
	Літо	-0,32	1,44	0,13	0,00	2,00	
	Осінь	-1,22	-0,97	0,02	0,00	3,00	
1	<i>Aelurillus laniger</i>	0,99	-0,20	0,08	0,79	4,00	Весняна
2	<i>Agroeca cuprea</i>	-0,27	-0,25	0,09	-0,22	2,00	Літня
3	<i>Agroeca sp., juv</i>	-0,32	1,39	-1,87	-0,06	1,00	Весняно-літня
4	<i>Alopecosa cursor</i>	1,18	-0,44	0,04	-1,29	1,00	Весняно-літня
5	<i>Alopecosa pulverulenta</i>	1,14	-0,42	-0,09	2,19	4,00	Весняна
6	<i>Alopecosa shmidti</i>	-1,21	-0,96	0,20	0,01	3,00	Осінь
7	<i>Alopecosa solitaria</i>	0,40	-0,18	0,17	-0,83	1,00	Весняно-літня
8	<i>Alopecosa sp.</i>	-1,21	-0,96	-0,09	-0,02	3,00	Осінь
...
86	<i>Zora pardalis</i>	0,27	0,67	-1,23	0,01	2,00	Літня
87	<i>Zora sp., juv</i>	-0,30	1,39	0,49	-0,06	2,00	Літня

Координати сигніфікаторів у просторі вимірів допоможуть описати характер сезонної динаміки угруповання. Так, вимір 1 чітко розділяє періоди активності тварин навесні з одного боку, та влітку й восени – з іншого. Вимір 2 відрізняє літній період активності від інших.

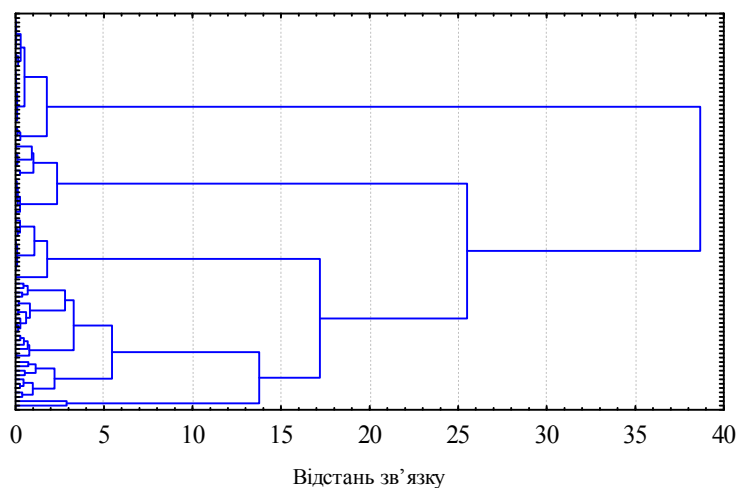


Рис. 10. 2. Кластерний аналіз угруповання павуків для виділення сезонних груп

Результати кластерного аналізу наведено на рисунку 10. 2. Було виділено 4 кластери. Розподіл числа зібраних тварин із різних сезонних груп залежно від часу збору показано в таблиці 10. 4.

Кластер 1 і кластер 4 мають максимум чисельності у весняний період. Однак улітку чисельність видів, що входять у кластер 1, плавно знижується, а тих, що складають кластер 4, різко падає. Тому кластер 1 можна ідентифікувати як весняно-літню групу видів, а кластер 4 – як весняну групу видів. Відповідно, кластер 2 можна визначити як групу літніх видів, а кластер 3 – групу осінніх видів.

Таблиця 10. 4

**Кількість зібраних павуків
із сезонних груп у різні місяці зборів**

Місяць	Весняно-літня (кластер 1)	Весняна (кластер 4)	Літня (кластер 2)	Осіння (кластер 3)
Травень	102	370	60	1
Серпень	55	4	310	4
Вересень	12	3	75	36
Загальний підсумок	169	377	445	41

10.4. Ценоморфи павуків

Для виділення ценотично пов'язаних груп видів (ценоморф) як змінних-сигніфікаторів застосовані змінні, які вказують на місце відбору проб – петрофільний степ (ПФС) і різнотравно-типчаково-ковиловий степ (РТК). Тільки вимір 1 (табл. 10. 5) має значення для диференціації комплексу павуків на ценотичні групи.

Таблиця 10. 5

**Результати виділення ценоморф за допомогою аналізу відповідностей
(координати змінних у просторі вимірів)**

№	Змінна	Вимір 1	Вимір 2	Вимір 3	Вимір 4	Кластер	Ценоморфа
	ПФС	-1,08	0,01	-0,01	0,01	1,00	–
	РТК	0,93	0,05	-0,09	0,01	2,00	–
1	<i>Aelurillus laniger</i>	0,43	0,59	0,97	0,49	2,00	St 1
2	<i>Agroeca cuprea</i>	0,78	0,16	-0,77	-0,40	4,00	St 2
3	<i>Agroeca sp., juv</i>	-0,09	-2,25	0,60	0,48	5,00	St _{ev}
4	<i>Alopecosa cursor</i>	-1,09	0,05	-0,03	1,22	3,00	St _{ev}
5	<i>Alopecosa pulverulenta</i>	0,84	0,87	2,20	0,01	5,00	St 1
6	<i>Alopecosa shmidti</i>	-1,08	0,05	-0,08	-0,42	1,00	St _{ev}
7	<i>Alopecosa solitaria</i>	-0,68	0,06	-0,25	-1,73	2,00	St P
8	<i>Alopecosa sp.</i>	0,93	0,11	-1,01	0,02	2,00	St 2
...
86	<i>Zora pardalis</i>	0,91	-1,16	0,14	-0,28	0,91	St 2
87	<i>Zora sp., juv</i>	0,91	0,03	-1,10	-2,83	0,91	St 2

Можна припустити, що тваринне населення павуків з погляду біотопічного зв'язку (ценоморфічна структура населення) розподіляється на дві групи – степантів (St), пов'язаних із різнотравно-типчаково-ковиловим степом, і петрофільних степантів (St P), пов'язаних із кам'янистим степом. Однак результати кластерного аналізу (рис. 10. 3) свідчать про те, що ценоморфічна структура має складніший характер. Правильніше виділити не 2, а 4 групи видів.

Аналіз розподілу чисельності виділених видів за біотопами і сезонами (табл. 10. 6) дозволяє встановити, що представники кластера 1 і 2 тісно пов'язані з різнотравно-типчаково-ковиловим степом, однак вони розділені в часі. Тому представників цих кластерів необхідно віднести до степантів (St) та розрізнити за сезонними групами: St 1 – весняні, а St 2 – літні.

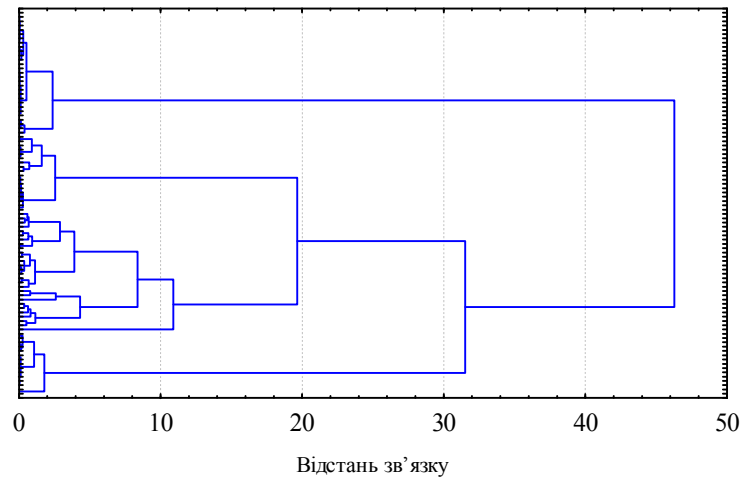


Рис. 10. 3. Кластерний аналіз угруповання павуків для виділення ценоморф

Представники кластера 3 зустрічаються в обох біотопах, тому їх слід віднести до евритопних степантів – St_{ev} . Евритопні павуки не віддають перевагу якому-небудь зі степових біоценозів.

Представники кластера 4 заселяють переважно петрофільний степ, тому їх можна охарактеризувати як петрофільних степантів – $St P$.

Таким чином, з погляду ценотичної структури, тваринне населення павуків розпадається на два комплекси: степантів та петрофільних степантів. Існує комплекс видів, які не віддають переваги жодному з досліджених степових варіантів.

Таблиця 10. 6

**Кількість зібраних павуків
із ценоморф і сезонних груп**

Ценоморфа	Сезонна група	Петрофільний степ	Різнометрово-типчакково-ковилловий степ
St 1 (кластер 1)	Весняно-літня	8	14
	Весняна	20	353
	Літня	4	9
St 1 Підсумок		32	376
St 2 (кластер 2)	Весняно-літня	–	3
	Літня	31	331
	Осінь	–	14
St 2 Підсумок		31	348
St_{ev} (кластер 3)	Весняно-літня	1	1
	Літня	27	35
	Осінь	5	6
St_{ev} Підсумок		33	42
St P (кластер 4)	Весняно-літня	128	14
	Весняна	4	–
	Літня	7	1
	Осінь	16	–
St P Підсумок		155	15

10.5. Термопреферендуми павуків

У градієнті температурних умов змінюється активність павуків. Мінливість активності відповідає дзвіноподібній залежності від температури. При дуже низькій температурі (трохи вище нуля) або при дуже високій спостерігається мінімальна активність цих тварин. У зоні оптимуму активність павуків досягає найбільших із можливих значень. У діапазоні температур від мінімальних до оптимальних спостерігається позитивний зв'язок між температурою й активністю. У цьому випадку збільшення температури викликає активізацію рухової активності (як видно, й іншої активності: рівень обміну речовин, дихання, інтенсивність споживання їжі тощо). При значному перевищенні оптимальної температури спостерігається негативний зв'язок між температурою й активністю. У зоні оптимуму температурні коливання не призводять до істотних змін активності: температура в зоні оптимуму не є лімітуючим фактором.

Ця загальна схема залежності активності від температури властива для всіх видів павуків. Види павуків відрізняються значенням зони оптимальних температур і діапазоном оптимальності. За цією ознакою павуків можна розподілити на наступні групи: *гіпотермні* – віддають перевагу відносно низьким температурам (нижче температурного оптимуму за групою павуків у цілому); *мезотермні* (температурний оптимум перебуває в межах оптимуму групи павуків); *гіпертермні* – теплолюбні, віддають перевагу температурам вищим температурного оптимуму групи павуків у цілому.

Температурні преференції тварин графічно можна зобразити у вигляді гістограми зустрічальності залежно від температурних інтервалів (рис. 10. 4). Очевидно, що температурним оптимумом виду буде середня зважена температур, при яких спостерігається активність тварини:

$$T_{opt} = \frac{\sum_{i=1}^M (t_i * n_i)}{N},$$

де T_{opt} – оптимальна температура, M – число вимірів температури, при яких зустрінутий даний вид, t_i – температура, при якій у пастку потрапило n_i екземплярів тварини, N – загальне число виловлених тварин.

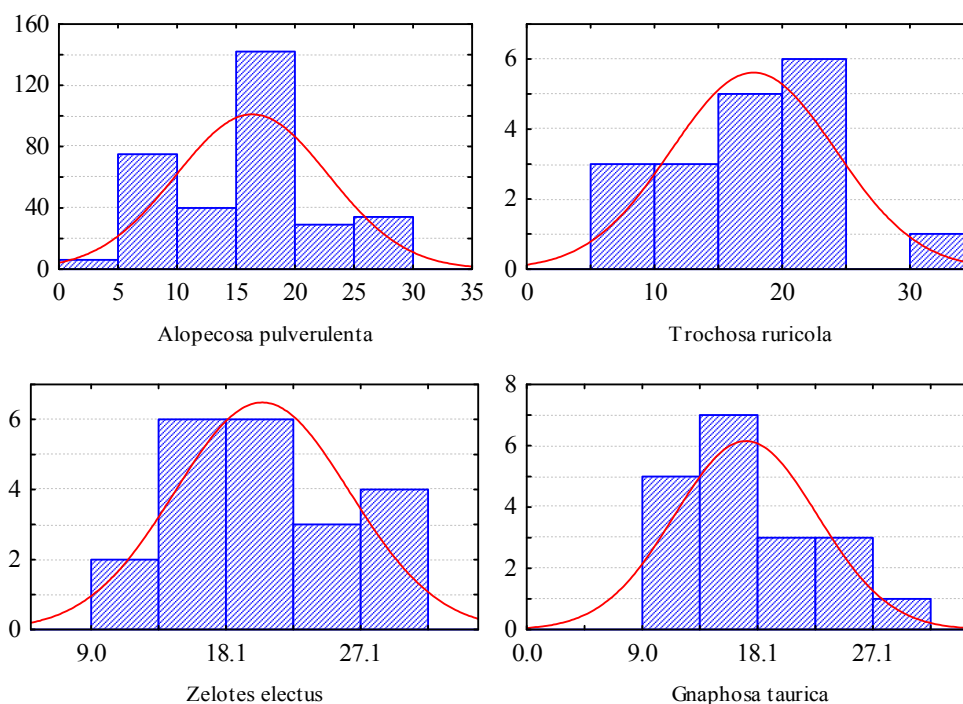


Рис. 10. 4. Температурні преферендуми деяких видів павуків
Умовні позначки: по осі ординат – число екземплярів

На динаміку павуків впливає не тільки середня температура за період відбору проб, а і її зміна (дельта температур). Оптимальна дельта температур може бути знайдена:

$$\Delta T_{opt} = \frac{\sum_{i=1}^M (\Delta t_i * n_i)}{N},$$

де $\Delta t = t_2 - t_1$, t_2 і t_1 – кінцева й початкова температура за період.

Таблиця 10. 7

Екологічна характеристика павуків

Ценоморфа	Сезонна група	Циркадна група	Термоморфа	Вид	Термопреферендум	
					T_{opt} , °C	ΔT_{opt} , °C
1	2	3	4	5	6	7
St 1	Весняна	Денні	Гіпертермний	Aelurillus laniger	20,96	-13,08
St 2	Літня	Ранкові	Мезотермний	Agroeca cuprea	15,63	7,08
Stev	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Agroeca sp., juv	22,33	10,05
Stev	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Alopecosa cursor	18,89	-4,87
St 1	Весняна	Нічні	Гіпертермний	Alopecosa pulverulenta	16,30	-3,32
Stev	Осінь	Нічні	Мезотермний	Alopecosa shmidtii	16,23	6,90
St P	Весняно-літня	Нічні	Мезотермний	Alopecosa solitaria	15,49	9,32
St 2	Осінь	Нічні	Гіпертермний	Alopecosa sp.	13,55	-5,70
St 2	Літня	Нічні	Гіпертермний	Alopecosa sp., juv	20,35	1,90
St 2	Літня	Нічні	Мезотермний	Alopecosa taeniopus	11,24	5,96
St 1	Весняна	Ранкові	Гіпотермний	Aranei gen. sp., juv	6,30	18,20
Stev	Літня	Нічні	Мезотермний	Cheiracanthium erraticum	14,75	7,27
St 2	Літня	Нічні	Гіпертермний	Cheiracanthium sp., juv	22,45	0,60
Stev	Літня	Нічні	Мезотермний	Clubiona sp., juv	16,87	6,42
St P	Весняно-літня	Нічні	Мезотермний	Dictyna sp.	11,30	5,10
St P	Літня	Нічні	Гіпертермний	Drassodes lapidosus	24,19	6,88
St 2	Літня	Нічні	Мезотермний	Drassodes pubescens	12,89	9,43
St 1	Весняна	Нічні	Гіпертермний	Drassylus pusillus	19,35	-12,90
St 2	Осінь	Нічні	Гіпертермний	Eresus niger	18,10	-7,93
Stev	Осінь	Нічні	Гіпертермний	Eresus sp., juv	23,95	-10,10
St 1	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Euryopis quinguttata	23,51	-8,26
St P	Весняно-літня	Нічні	Мезотермний	Gnaphosa sp., juv	18,10	7,08
St P	Весняно-літня	Нічні	Мезотермний	Gnaphosa taurica	17,08	4,31
St P	Весняно-літня	Нічні	Мезотермний	Gnaphosidae gen. sp., juv	16,42	6,89
Stev	Весняна	Нічні	Мезотермний	Gnaphosidae gen., sp., juv	14,40	1,70
St P	Весняно-літня	Нічні	Мезотермний	Gnaphosidae sp., juv	17,89	4,13
St 1	Весняна	Денні	Гіпертермний	Hahnia nava	18,44	-2,83
St 1	Весняно-літня	Нічні	Мезотермний	Haplodrassus kulczynskii	12,35	3,49
St 1	Весняно-літня	Нічні	Гіпотермний	Haplodrassus signifer	6,01	17,28
St P	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Haplodrassus signifer	22,82	5,83
St 2	Осінь	Нічні	Гіпертермний	Heriaeus sp., juv	23,15	-4,20
St P	Весняно-літня	Ранкові	Мезотермний	Lepthyphantes sp., juv	13,64	4,79
St 2	Літня	Нічні	Гіпертермний	L. quadrimaculatus	22,40	9,05
St P	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Linyphiidae gen. sp., juv	27,55	0,93
Stev	Осінь	Нічні	Мезотермний	Linyphiidae gen., sp.	17,05	0,50
St 2	Осінь	Ранкові	Гіпотермний	Linyphiidae gen., sp., juv	4,95	12,70
St 2	Літня	Нічні	Гіпертермний	Lycosidae gen. sp., juv	22,87	0,39
Stev	Осінь	Ранкові	Гіпотермний	Marpissa muscosa	8,50	20,70
St 2	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Micaria formicaria	32,60	-9,70

Закінчення таблиці 10. 7

1	2	3	4	5	6	7
St 2	Осінь	Ранкові	Гіпотермний	Linyphiidae gen., sp., juv	4,95	12,70
St 2	Літня	Нічні	Гіпертермний	Lycosidae gen. sp., juv	22,87	0,39
Stev	Осінь	Ранкові	Гіпотермний	Marpissa muscosa	8,50	20,70
St 2	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Micaria formicaria	32,60	-9,70
St P	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Nomisia aussereri	26,40	1,60
St 1	Літня	Нічні	Гіпертермний	Ozyptila scabricola	14,20	-4,80
St P	Весняно-літня	Денні	Гіпертермний	Ozyptila scabricula	19,90	-10,80
St 2	Літня	Ранкові	Мезотермний	Ozyptila sp., juv	15,67	11,63
St P	Весняно-літня	Нічні	Мезотермний	Pardosa sp., juv	11,30	5,10
St P	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Philodromus sp., juv	27,95	6,50
St P	Літня	Нічні	Гіпертермний	Phlegra fasciata	20,95	-2,18
Stev	Весняно-літня	Денні	Гіпертермний	Phlegra fuscipes	29,30	5,00
Stev	Літня	Нічні	Гіпертермний	Salticidae gen. sp., juv	23,87	-7,62
St 2	Літня	Денні	Гіпертермний	Sibianor aurocinctus	21,10	-4,10
St 1	Весняна	Нічні	Гіпотермний	Stemonyphantes lineatus	7,50	11,38
Stev	Весняно-літня	Ранкові	Гіпертермний	Stemonyphantes sp.	22,05	16,70
Stev	Літня	Нічні	Гіпертермний	Stemonyphantes sp., juv	23,50	3,91
Stev	Весняно-літня	Денні	Гіпертермний	Styloctetor romana	26,10	-17,40
St 2	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Synageles lepidus	33,65	-10,40
Stev	Літня	Ранкові	Гіпертермний	Talavera aequipes	22,40	15,70
St 1	Весняна	Денні	Гіпертермний	Talavera petrensis	18,79	-2,68
Stev	Осінь	Нічні	Мезотермний	Tegenaria agrestis	12,84	9,99
St P	Весняно-літня	Ранкові	Гіпертермний	Tegenaria lapidinarum	23,65	5,00
Stev	Осінь	Нічні	Гіпертермний	Tegenaria lapidinarum	19,58	10,30
Stev	Літня	Нічні	Гіпертермний	Tegenaria sp., juv	23,45	8,40
St 1	Весняна	Нічні	Гіпертермний	Thanatus arenarius	29,07	-8,63
Stev	Осінь	Нічні	Мезотермний	Thanatus pictus	10,02	6,90
Stev	Осінь	Нічні	Мезотермний	Thanatus sp., juv	15,80	-1,00
St 2	Осінь	Нічні	Гіпертермний	Theridion innocuum	25,70	-17,50
St 2	Літня	Денні	Гіпертермний	Thomisus sp., juv	12,65	-4,20
Stev	Літня	Денні	Гіпертермний	Tibellus sp., juv	23,52	-5,35
St P	Весняно-літня	Ранкові	Гіпотермний	Trichoncus auritus	9,65	14,60
St P	Весняно-літня	Денні	Мезотермний	Trichopterna cito	14,85	1,10
St 2	Літня	Нічні	Мезотермний	Trochosa ruricola	17,66	2,79
St 2	Літня	Нічні	Мезотермний	Trochosa sp., f	17,22	1,97
St 2	Літня	Нічні	Гіпертермний	Trochosa sp., juv	20,24	6,13
St 2	Літня	Нічні	Мезотермний	Trochosa terricola	13,50	0,95
Stev	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Xysticus acerbus	21,70	-4,68
St P	Весняно-літня	Ранкові	Гіпотермний	Xysticus kochi	11,00	16,80
Stev	Осінь	Нічні	Гіпертермний	Xysticus marmoratus	19,82	-7,83
Stev	Весняна	Нічні	Мезотермний	Xysticus sp.	10,70	5,90
St P	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Xysticus sp., juv	25,68	2,30
St 1	Весняна	Нічні	Гіпертермний	Zelotes sp., juv	22,20	-11,60
St P	Весняно-літня	Нічні	Гіпертермний	Zelotes caucasicus	27,10	7,85
St 1	Весняна	Нічні	Гіпертермний	Zelotes electus	20,44	-10,43
Stev	Літня	Нічні	Гіпертермний	Zelotes longipes	27,17	-7,45
St 2	Літня	Нічні	Мезотермний	Zodarium cyprium	14,69	6,30
St 1	Літня	Нічні	Мезотермний	Zodarium sp., juv	16,76	3,14
St 2	Літня	Нічні	Мезотермний	Zora pardalis	17,42	3,14
St 2	Літня	Ранкові	Гіпертермний	Zora sp., juv	22,45	13,00

Негативна оптимальна дельта температур указує на те, що для тварини є кращою динаміка зниження температури (охладження), позитивна дельта вказує на перевагу прогріву середовища, нульова дельта вказує на вузькість температурного оптимуму й на стено терміст тварини. Перепади температур пов'язані з іншими кліматичними факторами, такими як вологість і росоутворення.

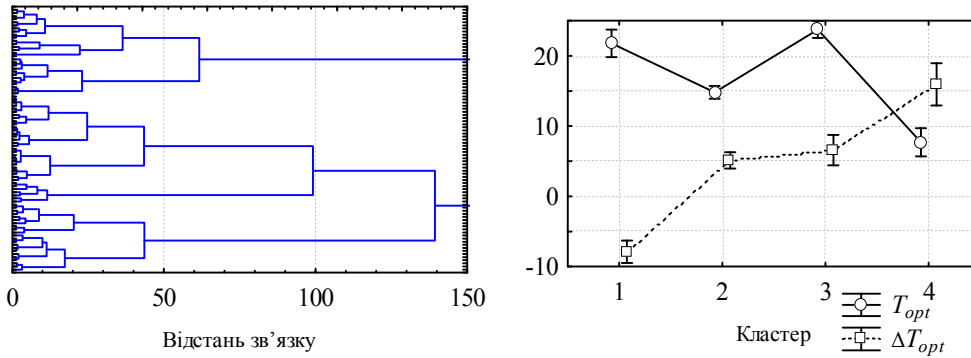


Рис. 10. 5. Кластерний аналіз термопреферендумів павуків (ліворуч) і значення T_{opt} і ΔT_{opt} для чотирьох виділених кластерів

10.6. Термоморфи павуків

Дані про температурні преферендуми (табл. 10. 7) можна використати для розподілу угруповання павуків на термоморфи. Процедура розподілу (класифікації) може бути проведена засобами кластерного аналізу (рис. 10. 5). У результаті аналізу виділено чотири кластери, котрі характеризуються певними значеннями температур, яким тварини віддають перевагу. Кластери 1 і 3 можна віднести до групи *гіпертермофілів* – види, які входять у ці кластери, віддають перевагу відносно високим температурам (середня оптимальна температура 22,6°C, 95% довірчий інтервал – 21,4–23,8°C). Розходження між кластерами 1 і 3 стосується значень дельти температур. Для кластера 1 цей показник становить –7,88°C, а для кластера 3 – +6,57°C.

У таблиці 10. 8 показано розподіл числа видів за кластерами термопреферендумів і циркадними групами. З неї видно, що розбіжності кластерів 1 і 3 обумовлені приналежністю їх до денної групи (кластер 1) і нічної групи (кластер 3).

Таким чином, термоморфа гіпертермофілів представлена двома циркадними групами: денною і нічною. Розходження денних і нічних термофілів полягають у характері реакції на зміну температури. Денні термофіли віддають перевагу тенденції похолодання, а нічні – тенденції нагрівання навколишнього середовища.

Таблиця 10. 8

Розподіл числа видів за кластерами термопреферендумів і циркадними групами

Циркадна група	Кластер			
	1	2	3	4
Денні	18	1	–	–
Нічні	2	27	20	7
Ранкові	8	1	1	–
Усього	28	29	21	7

Кластер 2 характеризується середньою оптимальною температурою $+14,8^{\circ}\text{C}$ (95% довірчий інтервал – $13,9\text{--}15,7^{\circ}\text{C}$). Дельта температур, властива цьому кластеру, помірно позитивна ($+5,1^{\circ}\text{C}$, 95% довірчий інтервал – $3,9\text{--}6,3^{\circ}\text{C}$). Цей кластер можна охарактеризувати як групу *мезотермофілів*.

Кластер 3 можна ідентифікувати як *гіпотермофілів*, тому що оптимальна температура цієї групи становить $+7,7^{\circ}\text{C}$ (95% довірчий інтервал – $5,7\text{--}9,7^{\circ}\text{C}$). Дельта температур найбільша серед усіх кластерів – $+15,9^{\circ}\text{C}$ (95% довірчий інтервал – $13,0\text{--}18,9^{\circ}\text{C}$).

У цілому, чим нижча оптимальна температура, тим вища оптимальна дельта температур. При відхиленні оптимальної температури даного виду від оптимальної температури, характерної для групи в цілому, дельта температур прагне повернути активність тварин в область, ближню до оптимальної для групи.

З погляду структури термоморф найбільш різноманітними серед циркадних груп є нічні види. До складу нічних видів входять гіпер-, мезо- і гіпотермні види (табл. 10. 8). Денні й ранкові види переважно є гіпертермними.

10.7. Аналіз відповідностей екологічних груп

Виділені екологічні групи (ценоморфи, сезонні й циркадні групи, термоморфи) не є незалежними між собою. Кожна ценоморфа має відмінну структуру сезонних і циркадних груп, види, які вона включає, відрізняються особливим спектром термопреферендуму. Установити відповідність між екологічними групами – це значить дати інтерпретацію однієї групи в термінах інших.

Аналіз відповідностей (рис. 10. 6) дозволяє встановити зв'язок між елементами екологічної розбивки угруповань павуків.

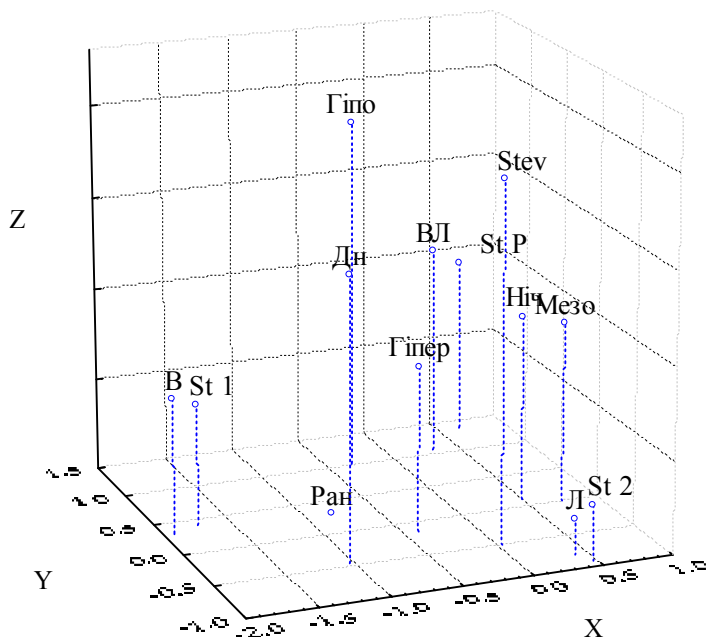


Рис. 10. 6. Розміщення екологічних груп павуків у просторі перших трьох вимірів, отриманих у результаті аналізу відповідностей

Умовні позначки: X – вимір 1; (20,88% інерції); Y – вимір 2; (17,44% інерції); Z – вимір 3; (13,57% інерції); ценоморфи (St 1, St 2 – степанти, Stev – евритопні степанти, St P – петрофільні степанти), сезонні групи (B – весняні, ВЛ – весняно-літні, Л – літні, О – осінні), циркадні групи (Дн – денні, Ран – ранкові, Ніч – нічні), термоморфи (Гіпер – гіпертермні, Мезо – мезотермні, Гіпо – гіпотермні)

Група степантів St 1 є весняними видами, а група St 2 – літніми. Таким чином, диференціація ценоморфи степантів на дві групи відбувається в площині сезонної динаміки. На рисунку 10. 6 до двох цих груп – весняних і літніх степантів близька – категорія ранкової циркадної групи. Таким чином, для степових видів у весняний і літній період характерним є ранковий тип добової активності.

Для петрофільних і евритопних степантів більшою мірою властивий весняно-літній і осінній типи активності, представники цих ценотичних угруповань є нічними мезотермними видами.

Гіпертермні види закономірно тяжіють до весняного й літнього періодів, а гіпотермні – до весняного й осіннього.

11 Еколого-морфологічне розмаїття павуків урбанізованих територій

11.1. Фактори урбанізації

Вивчення типів динаміки тваринного населення й екологічних процесів в урбанізованому середовищі є відносно новим напрямком в екології (Grimm et al., 2000). Мала кількість екологічних досліджень урбанізованих територій особливо критична в галузі охорони навколишнього середовища (Miller, Hobbs, 2002). Більшість досліджень живих організмів у містах зосереджено на вивченні птахів (Marzluff et al., 2001). Значно менше відомо про інших хребетних тварин урбанізованих ландшафтів і майже нічого не відомо про вплив діяльності людини в сильно забруднених територіях на угруповання артродод (McIntyre, 2000). Ряд досліджень, спрямованих на вивчення урбанізації й угруповань артродод, переважно розглядають вплив фрагментації природних місцеперебувань в урбанізованих територіях (Miyashita et al., 1998; Bolger et al., 2000; Gibbs, Stantos 2001; Gibb, Hochuli, 2002). Ці дослідження зосереджені на змінах складу угруповань артродод у фрагментах лісових і чагарникових місцеперебувань, при цьому ігнорувалися угруповання артродод, які живуть в урбанізованих місцеперебуваннях (Shochat et al., 2004).

Важливим є з'ясування питання про те, як різні таксономічні групи реагують на зміни ландшафтною структури (Shochat et al., 2004). Наприклад, угруповання птахів урбанізованих територій збільшує свою чисельність і зменшує видове розмаїття порівняно із природними умовами (Marzluff, 2001). Оскільки механізми цього явища не ясні (Marzluff et al., 2001), вивчення типів динаміки інших таксономічних груп може допомогти генерувати гіпотези про процеси, які формують структуру населення тваринних урбанізованих територій (Shochat et al., 2004). Іншою причиною вивчення артродод у середовищі, що зазнає значного антропогенного впливу, є те, що багато артродод є сільськогосподарськими шкідниками або факторами біологічного контролю (McIntyre, 2000). Серед артродод павуки є ключовою групою хижаків, що також може відбивати зміни в трофічній структурі екосистем, які зазнають впливу людини (Shochat et al., 2004).

На чисельність павуків можуть впливати мозаїчність структури місцеперебувань у цілому (Whitehouse et al., 2002) і антропогенні зміни в екосистемі, такі як урбанізація й фрагментація життєвого простору (Miyashita et al., 1998; Bolger et al., 2000).

Відомо, що продуктивність місцеперебувань є найважливішим чинником, що впливає на видову розмаїтість (Rosenzweig, 1992). Поряд з тим, що дуже продуктивні місцеперебування можуть підтримувати високу чисельність населення, за різних причин їх видове різноманіття часто нижче, ніж у помірно продуктивних умовах (Rosenzweig, Abramsky, 1993). Градієнт продуктивності в урбанізованому середовищі може бути найважливішим фактором, що впливає на тваринне населення (Emlen, 1974; Marzluff, 2001).

При вивченні населення павуків в умовах м. Фенікс (Аризона, США) було виділено шість типів місцеперебувань: пустеля, урбанізовані пустельні фрагменти, промислові, сільськогосподарські, ксерофільні й мезофільні урбанізовані ділянки (Shochat et al., 2004). Кожне місцеперебування було розміщене в просторі станів, які визначаються двома головними осями навколишнього середови-

ща: це розмір фрагментів (результат фрагментації пустелі як зонального типу рослинності) і продуктивність (результат перетворення пустельних місцеперебувань на житлові або сільськогосподарські угіддя, які одержують додаткове водне постачання) (рис. 11. 1).

Антропогенні ефекти, господарське освоєння місцеперебувань і заходи охорони були досить повно вивчені в аграрних екосистемах (Bell et al., 2001). Багато менше відомо про вплив урбанізації на угруповання павуків. Найбільш загальною реакцією павуків на урбанізацію є зниження розмаїтості й збільшення загальної чисельності (Shochat et al., 2004). Ці процеси подібні до загальних типів динаміки угруповань птахів урбанізованих територій (Marzluff, 2001).

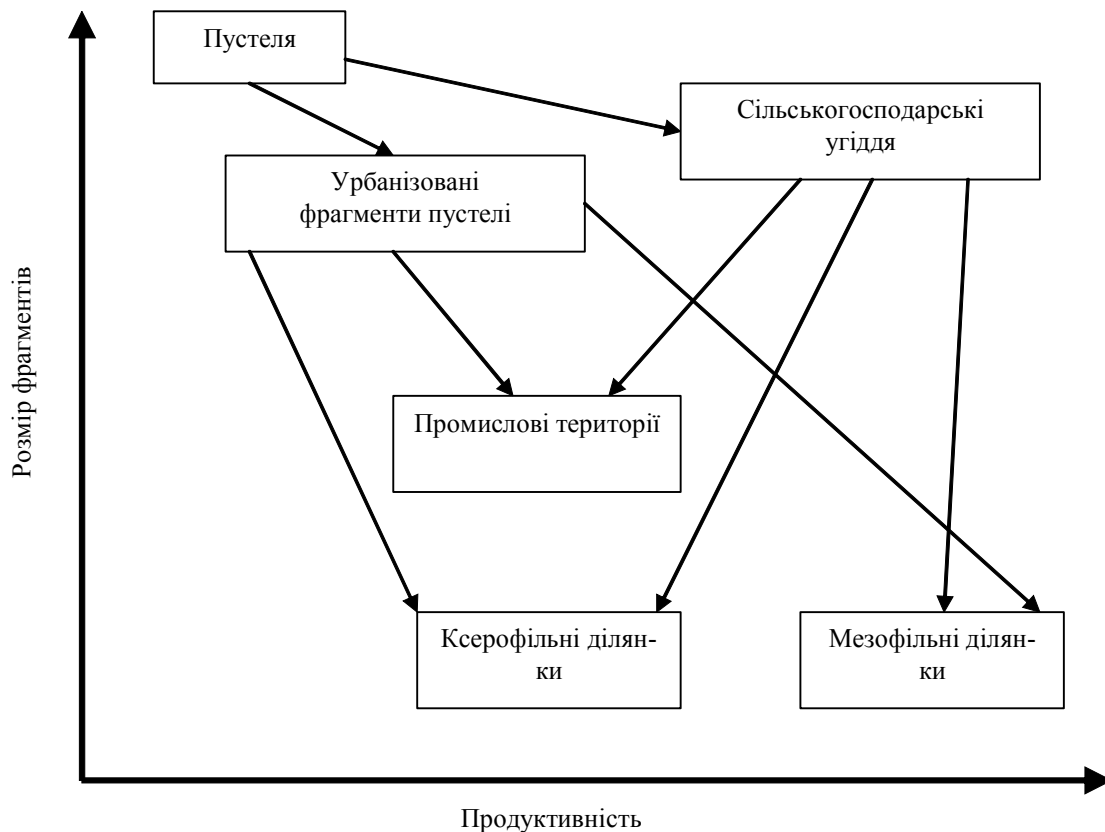


Рис. 11. 1. Розміщення місцеперебувань у просторі провідних змінних середовища – продуктивність та розмір фрагментів місцеперебувань. Стрілки вказують процеси, під впливом яких модифікуються розмір місцеперебувань, структура і продуктивність (Фенікс, Аризона, США, за Shochat et al., 2004)

Збільшення чисельності павуків відбувалося переважно за рахунок різкого зростання чисельності павуків-вовків (Lycosidae). Вони знаходять особливо сприятливими в межах вивченого екологічного градієнта мезофільні стації й сільськогосподарські поля. Значне збільшення їх частки в угрупованні радикально змінює структуру угруповання й локальне розмаїття. Наступною за чисельністю групою є Linyphiidae, їх чисельність збільшується майже удвічі в мезофільних стаціях і сільгоспугіддях порівняно з іншими ксерофільними стаціями. Ці дві родини включають більшість видів і особин, виявлених у сільгоспугіддях Центральної й Північної Європи (Toft, 1999). Подібність у складі угруповань павуків Американського південного заходу і Європи, як вважають автори дослідження (Shochat et al., 2004), узгоджується з гіпотезою, запропонованою Blair (2001), про те, що урбанізація призводить до формування гомогенної фауни птахів. Гомогенізація може також включати інші таксономічні групи й інші місцеперебування, які зазнають впливу діяльності людини (Shochat et al., 2004).

Високий рівень домінування павуків-вовків у більш продуктивних місцеперебуваннях спричиняє зниження видового різноманіття угруповання (Shochat et al., 2004).

Огляд результатів ряду досліджень показав, що біологічна розмаїтість збільшується, а потім знижується зі зростанням продуктивності екосистем (Rosenzweig, 1992; Rosenzweig, Abramsky, 1993). Збільшення продуктивності є найважливішою причиною зниження розмаїтості угруповання павуків (Shochat et al., 2004). В інших дослідженнях було встановлено зростання розмаїтості угруповань артропод, а також трофічного рівня хижаків у місцеперебуваннях, де продуктивність була експериментально збільшена (Siemann, 1998). Kaspari et al. (2000) установили збільшення розмаїтості угруповання мурах зі збільшенням продуктивності від пустель до вологих тропічних лісів.

Не ясно, як достатня кількість харчових ресурсів впливає на чисельність павуків і їх розподіл. Було показано, що розмаїтість павуків більшою мірою реагує на структуру рослинності, ніж на багатство харчових ресурсів (Greenstone, 1984). Продуктивність місцеперебувань, що є найважливішим чинником, який впливає на чисельність і розмаїтість павуків, може поєднувати в собі дію інших змінних середовища, таких як структура місцеперебувань або достатня кількість трофічних жертв (Shochat et al., 2004).

11.2. Алометричне зростання

Павуки були зібрані в п'яти біотопах, послідовно розташованих по злегка вигнутій кривій у напрямку від північного кордону м. Донецьк через центр міста до його південно-західного кордону. Ясинуватський ліс (YF) являє собою байрачну діброву. Він розташований між Донецьком і Ясинуватою і характеризується найбільшою збереженістю природного рослинного покриву. Путилівський ліс (PF) також є байрачною дібровою й розташований біля північного кордону міста. Як і два наступні біотопи, зазнає значного рекреативного впливу. Парк ім. Ленінського комсомолу (LK) оточений районами одно- й багатопверхової забудови й по заплаві р. Кальміус з'єднується із заміськими природними й малотрансформованими біотопами. Парк ім. Щербакова (PSh) розташований в історичному центрі міста й оточений багатопверховою забудовою й промисловими підприємствами. Штучний лісовий масив «Раківка» (AFR) розташований біля південно-західного кордону міста й примикає до агроценозів і дачних ділянок (матеріали розділу наведені за публікацією: Прокопенко, Жуков, 2008).

У процесі збільшення розмірів тварин в онтогенезі пропорції між частинами організму змінюються. Якщо кількісну характеристику частини організму (довжину, вагу або об'єм) співвіднести з якою-небудь кількісною характеристикою іншої частини організму, або організму в цілому, то такий зв'язок може бути описаний степінною функцією:

$$Y = A * X^B,$$

де X і Y – кількісні характеристики частин організму, або організму в цілому; A і B – коефіцієнти.

Коефіцієнт A потрібен для перетворення одиниць виміру X на одиниці виміру Y . Точніше можна сказати, що коефіцієнт A потрібний для співвіднесення масштабу двох величин, тому що він потрібний навіть у тому випадку, коли X і Y формально мають одну розмірність. Коефіцієнт B вказує на характер зв'язку між X і Y . Якщо $B=1$, то зв'язок ізометричний. Якщо $B>1$, то зв'язок гіперметричний, тобто швидкість збільшення Y випереджає швидкість збільшення X . Якщо $B<1$, то зв'язок гіпометричний, тобто швидкість збільшення Y поступається швидкості збільшення X .

Після логарифмування степінна залежність може бути перетворена на лінійну:

$$\log Y = a + B * \log X,$$

де $a = \log A$.

Таким чином, характер алометричної залежності може бути встановлений за допомогою обчислення коефіцієнтів лінійної регресії між логарифмованими даними.

Пошук регресійної прямої, що якнайкраще описує двовимірну хмару даних, є фундаментальною процедурою аналізу даних. У літературі зі статистичного аналізу міститься активне обговорення питань вибору оптимального рішення, однак проблема поки не має кінцевого рішення (Sokal, Rohlf, 1995; Carroll, Ruppert, 1996). Алометрія є дисципліною, у якій дуже необхідна альтернатива лінійній регресії, головною метою якої є встановлення значення однієї змінної на основі інформації про значення іншої (Isobe et al., 1990). В алометричних дослідженнях пряма лінія необхідна для оцінки того, який масштабний взаємозв'язок існує між двома змінними (табл. 11.1).

Таблиця 11.1

Характеристики алометричного взаємозв'язку між довжиною головогрудей та черевця й морфометричними характеристиками павука *Pardosa lugubris*

Змінна	<i>b</i>	Ст. помилка	-95%	+95%	<i>a</i>	Ст. помилка	-95%	+95%	Тип алометрії
ДГГ	-0,26	0,03	-0,28	-0,25	0,97	0,07	0,89	1,06	Ізометрія
ШГГ	-0,67	0,06	-0,69	-0,65	1,34	0,13	1,18	1,53	Гіперметрія
ДБ	-0,66	0,03	-0,68	-0,65	1,49	0,07	1,40	1,59	Гіперметрія
ШБ	-1,14	0,08	-1,17	-1,12	1,96	0,16	1,76	2,19	Гіперметрія
Дхеліцер	-0,62	0,04	-0,64	-0,61	0,86	0,08	0,76	0,98	Гіпометрія
Шхеліцер	-1,40	0,07	-1,42	-1,37	1,53	0,15	1,35	1,75	Гіперметрія
Дкігтика	-2,17	0,11	-2,21	-2,14	2,35	0,22	2,07	2,65	Гіперметрія
ШПРГ	-1,47	0,09	-1,50	-1,44	1,80	0,18	1,58	2,06	Гіперметрія
ШЗРГ	-1,53	0,09	-1,56	-1,49	1,93	0,19	1,70	2,19	Гіперметрія
ШСРГ	-1,43	0,09	-1,46	-1,40	1,75	0,18	1,53	1,99	Гіперметрія
міжСіЗ	-1,51	0,08	-1,54	-1,49	1,74	0,17	1,54	1,97	Гіперметрія
1Т+В	-1,44	0,09	-1,47	-1,41	1,85	0,17	1,63	2,09	Гіперметрія
1Стегно	-0,67	0,06	-0,69	-0,65	1,41	0,12	1,26	1,59	Гіперметрія
1К+Г	-0,66	0,07	-0,68	-0,63	1,58	0,15	1,40	1,79	Гіперметрія
1Передлапка	-0,55	0,06	-0,56	-0,53	1,26	0,11	1,12	1,42	Гіперметрія
1Лапка	-1,11	0,08	-1,14	-1,08	1,77	0,17	1,57	2,01	Гіперметрія
2Т+В	-1,31	0,08	-1,34	-1,28	1,66	0,17	1,45	1,89	Гіперметрія
2Стегно	-0,58	0,05	-0,60	-0,57	1,25	0,11	1,11	1,40	Гіперметрія
2К+Г	-0,44	0,06	-0,46	-0,42	1,21	0,11	1,07	1,37	Гіперметрія
2Передлапка	-0,50	0,05	-0,52	-0,48	1,16	0,11	1,02	1,31	Гіперметрія
2Лапка	-1,01	0,07	-1,03	-0,98	1,58	0,15	1,39	1,78	Гіперметрія
3Т+В	-1,32	0,08	-1,35	-1,29	1,69	0,17	1,49	1,92	Гіперметрія
3Стегно	-0,56	0,06	-0,58	-0,54	1,20	0,11	1,06	1,36	Гіперметрія
3К+Г	-0,41	0,05	-0,43	-0,39	1,12	0,11	0,99	1,27	Ізометрія
3Передлапка	-0,43	0,05	-0,44	-0,41	1,08	0,10	0,96	1,22	Ізометрія
3Лапка	-1,01	0,07	-1,03	-0,98	1,55	0,15	1,36	1,76	Гіперметрія
4Т+В	-1,24	0,08	-1,27	-1,22	1,72	0,17	1,51	1,95	Гіперметрія
4Стегно	-0,46	0,05	-0,48	-0,45	1,22	0,10	1,09	1,37	Гіперметрія
4К+Г	-0,61	0,07	-0,64	-0,59	1,56	0,15	1,37	1,77	Гіперметрія
4Передлапка	-0,48	0,06	-0,51	-0,46	1,41	0,13	1,25	1,60	Гіперметрія
4Лапка	-0,75	0,06	-0,77	-0,73	1,35	0,12	1,19	1,52	Гіперметрія

Для вивчення алометричних закономірностей інтерес становлять три регресійних методи: лінійна регресія, метод головних осей (major axis – MA) і метод стандартизованих головних осей (standardised major axis – SMA). Методи MA і SMA поєднують за назвою «тип регресії II». Метод SMA останнім часом більше відомий за назвою скорочених головних осей (reduced major axis regression – RMA). Лінійна регресія, MA і SMA засновані на принципі пошуку найменшої суми квадратів відхилень експериментальних даних від прямої, якою ці дані будуть описуватися. Розходження методів складається в напрямку, у якому вимірюються відхилення від лінії регресії (рис. 11. 2).

Важливою особливістю в оцінці алометричної залежності є джерела помилки при обчисленні рівняння регресії, які позначаються як помилка виміру й помилка рівняння (Fuller, 1987). Помилка виміру виникає тоді, коли обмірюване значення не точно відображає реальне значення. Помилка рівняння виникає тоді, коли відповідно зі своєю природою дані не розміщуються точно на лінії регресії. Помилка виміру може включати помилку виміру конкретного об'єкта, а також помилку вибірки, коли обмірювані об'єкти не зовсім точно представляють вибірку в цілому. Помилка рівняння в різних роботах має назву «природна мінливість» (Ricker, 1982), «природна варіація» (Sokal, Rohlf, 1995), «біологічна помилка» (Riska, 1991), «внутрішній розкид» (Akritas, Bershad, 1996).

Коли присутня тільки помилка рівняння, то прийнятним є кожний із методів регресії (лінійна, MA і SMA).

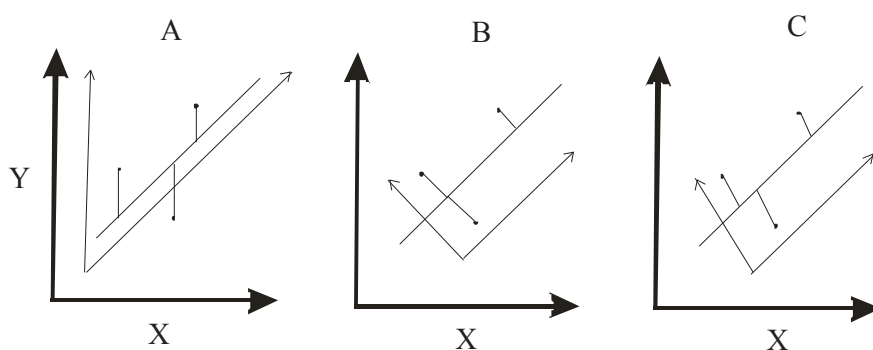


Рис. 11. 2. Напрямки, за якими вимірюються відхилення від лінії регресії: А – вертикальний напрямок для лінійної регресії; В – перпендикулярний для методу головних осей; С – уздовж напрямку, що є відбиттям лінії регресії щодо осі ординат

Якщо виникає необхідність прогнозу значень змінної Y зі значень X , то підходящим буде метод лінійної регресії.

Якщо необхідно представити відносини між X і Y , то прийнятними будуть методи MA і SMA. Отримана регресійна лінія є результуючою в тому розумінні, що вона одна є вираженням відношення між двома вихідними змінними. Таким чином, мова йде про зниження розмірності, коли одна лінія описує дворозмірні дані.

Вибір між методами MA і SMA залежить від припущення про те, як розподілена помилка рівняння між напрямками X і Y . Тому що помилка не є фізичним об'єктом і не підлягає прямому виміру, немає єдиного правильного шляху розподілу помилки між напрямками X і Y .

Для обчислення характеристик алометричного рівняння більше підходящим порівняно з методом лінійної регресії є метод регресії скорочених головних осей.

11.3. Алометрия частин тіла павука *Pardosa lugubris*

Був установлений характер алометричної залежності між довжиною тіла павука *Pardosa lugubris* (сума довжин головогрудей і черевця) його морфометричними характеристиками (табл. 11. 1). Частини тіла щодо його довжини змінюються гіпометрично, ізометрично й гіперметрично. У міру росту довжини павука відносна довжина хеліцер зменшується (гіпометрія). Ізометрично збільшуються довжина головогрудей, ширина переднього й середнього рядів вічок, переважно частини кінцівок II і III. Довжина частин кінцівок I і IV, ширина головогрудей, довжина й ширина черевця, ширина хеліцер і довжина кігтика хеліцер, ширина заднього ряду вічок й відстань між середнім і заднім рядами вічок змінюються гіперметрично стосовно довжини тіла.

Характер алометричного зв'язку вказує на загальну тенденцію змін пропорцій між частинами організму в процесі його розвитку. Ця тенденція закріплена у філогенезі і є видовою властивістю. Для виявлення особливостей між субвидовими угрупованнями необхідно вичленувати ту складову мінливості, що перебуває поза тенденціями мінливості, характерної для виду в цілому. Таке завдання можна вирішити шляхом подальшого аналізу не морфометричних ознак як таких, а їх відхилень від алометричної регресійної моделі:

$$resY = Y - Y_{RMA},$$

де *res* – відхилення (залишок) від алометричної моделі; *Y* – експериментальне значення змінної, Y_{RMA} – значення змінної, прогнозоване відповідно до алометричної моделі.

11.4. Морфологічне різноманіття популяцій

Матриця відхилень морфологічних даних павука *Pardosa lugubris* від значень, прогнозованих алометричною моделлю, була піддана ієрархічному кластерному аналізу (рис. 11. 3). Очевидно, вся вибірка може бути розбита на довільне число кластерів (у цьому випадку від 2 до 100). Ми виділили 8 кластерів-морфотипів (рівень деталізації на рисунку показаний штрих-лінією). Характеристика морфотипів буде наведена нижче. Розподіл морфотипів за різними біотопами показано в таблиці 11. 2.

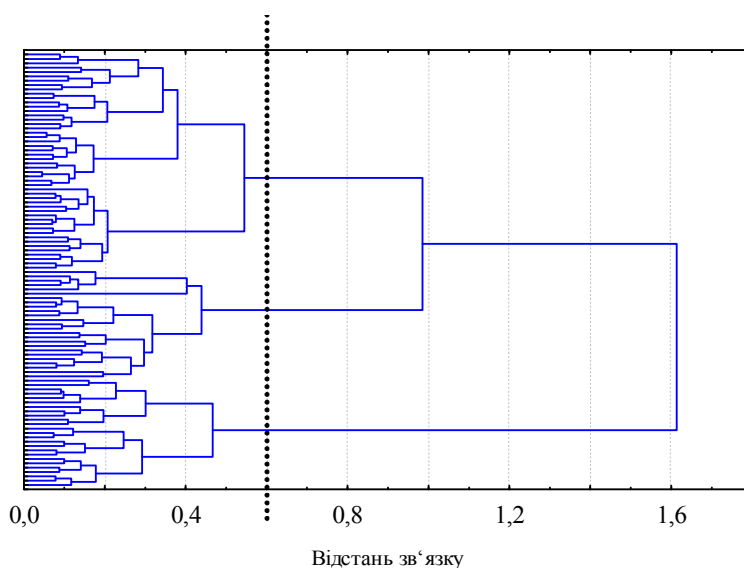


Рис. 11. 3. Кластерний аналіз павуків *Pardosa lugubris* за морфометричними ознаками (відстань Чебишева, метод кластеризації Ворда). Штрих-лінією показано рівень виділення 8 кластерів (морфотипів)

Морфологічна розмаїтість популяцій *Pardosa lugubris* у біотопах м. Донецьк

Місце збору	1	2	3	4	5	6	7	8	H
Ленком	5	2	1	3	1	1	7	–	2,42
Путилівка	8	3	–	3	–	–	6	–	1,87
Раківка	7	–	2	1	1	–	4	5	2,26
Щербаківка	7	–	6	–	5	1	1	–	1,98
Ясинувата	3	8	2	2	1	1	2	1	2,58
Загальний підсумок	30	13	11	9	8	3	20	6	2,72

Умовні позначки: 1–8 кластери (морфотипи); H – морфологічна розмаїтість за Шенноном (біт/кластер)

Число й співвідношення частот зустрічальності морфотипів у біотопі формує морфологічну розмаїтість популяції тварини, що цей біотоп займає. Цю розмаїтість можна оцінити за допомогою індексу Шеннона:

$$H = -1 * \sum_{i=1}^N p_i * \log_2 p_i,$$

де H – індекс морфологічного розмаїття популяції; p_i – частота (імовірність) трапляння в популяції i -го морфотипу; N – число морфотипів у популяції.

Максимальною розмаїтістю морфотипів характеризується популяція із природного біогеоценозу (Ясинувата) – 2,58 біт/кластер. У цьому біотопі зустрічаються всі виділені морфотипи, а домінуючим є морфотип 2.

У біотопах у межах міста зустрічається менше число морфотипів, що призводить до зменшення морфологічного розмаїття популяцій. Проміжний рівень займають Ленком і Раківка, найменша морфологічна розмаїтість відзначена для Путилівки й Щербаківки.

Зниження розмаїтості відбувається з тієї причини, що далеко не всі морфотипи, представлені в природних умовах, можуть існувати в умовах урбанізації. Можлива інша причина, пов'язана з особливостями розселення тварин у міській межі. Біотопи в межах міста мають характер локальних острівних місцеперебувань, при заселенні яких істотну роль відіграють випадкові фактори.

11.5. Головні компоненти морфологічної мінливості павука *Pardosa lugubris*

Матриця морфометричних відхилень була оброблена за допомогою багатовимірною аналізу головних компонентів (алгоритм *NIPALS*). Алгоритм *NIPALS* дозволяє врахувати нелінійний компонент у взаємозв'язку між досліджуваними ознаками, що значно розширює можливості такого підходу порівняно з класичними варіантами методу головних компонентів.

У результаті аналізу нами було виділено шість перших головних компонент, які в сумі описують 69,34 % мінливості простору ознак.

Компонента 1 позитивно скорельована з більшістю ознак, тому можна говорити про те, що вона відбиває мінливість розмірів павуків (табл. 11. 3 – 11. 5). Зі швидкістю росту розмірів павуків немає зв'язку такої ознаки як ширина черевця. Імовірно, це пояснюється тим, що ширина черевця обумовлена наповненням його їжею, що досить мінливо в часі.

Компоненти 2 і 3 пов'язані з характеристиками, які описують поле вічок й розміри тазика й вертлуга. Компонента 2 відбиває позитивний зв'язок між цими ознаками, а компонен-

**Аналіз головних компонент морфометричних ознак павука *Pardosa lugubris*
(наведено навантаження, що перевищують за модулем 0,2)**

Ознака	Компонента 1	Компонента 2	Компонента 3	Компонента 4	Компонента 5	Компонента 6
ДГГ	0,7	–	–	–	–	–
ШГГ	0,49	–	–0,26	–	–	–
ДЧ	0,48	0,25	–	0,32	–0,22	–0,42
ШЧ	0,46	0,24	–	0,49	–	–0,42
Дхеліцер	0,36	0,22	–	0,48	0,23	0,24
Шхеліцер	0,31	–0,22	–	0,56	–	–
Дкігтика	0,28	–	0,27	0,53	–0,24	–
ШПРГ	–	0,56	0,52	–	–	–
ШЗРГ	–	0,41	0,79	–	–	–
ШСРГ	–	0,42	0,59	–0,4	–	–
міжСтаЗ	0,43	0,45	–	–	–	0,23
1Т+В	0,45	0,55	–0,28	–	–	–
1Стегно	0,64	–	–	–	–	–0,35
1К+Г	0,66	–0,32	–	–0,21	0,29	–0,29
1Передлапка	0,7	–	–	–	–	–
1Лапка	0,57	–0,27	–	–	0,3	–
2Т+В	0,24	0,66	–0,46	–	–	–
2Стегно	0,7	–	–	–	–	–
2К+Г	0,64	–	–	–	–0,36	0,23
2Передлапка	0,61	–	–	–	–	0,27
2Лапка	0,59	–	–	–	–0,56	–
3Т+В	0,45	0,53	–0,45	–	–	–
3Стегно	0,54	–0,32	–	0,24	–	–
3К+Г	0,62	–	–	–	0,23	0,32
3Передлапка	0,71	–0,26	–	–	–	–
3Лапка	0,57	–	–0,24	–	–	0,36
4Т+В	0,47	0,46	–0,49	–	–	–
4Стегно	0,73	–	–	–	–	–
4К+Г	0,58	–	–	–	–0,47	–
4Передлапка	0,64	–	–	–0,41	–	–
4Лапка	0,66	–0,22	–	–	–	–

та 3 відбиває різноспрямовані тенденції розмірів очного поля з одного боку й розмірів тазика й вертлуга – з іншого. Швидкість росту розмірів тазика й вертлуга також впливає на значення компоненти 4. Компоненти 2 і 4 залежать також від пропорцій між головогрудьми й черевцем. Ці компоненти описують зміни, які супроводжують відносно збільшення довжини черевця (відповідно, відносно зменшення довжини головогрудей) у павуків.

Тазики й вертлуги павука по обидва боки головогрудей стикаються, а їх розміри визначають розміри основи головогрудей у цілому. Таким чином, спільна зміна розмірів Т+В усіх пар кінцівок указує на збільшення розмірів основи головогрудей, які описуються компонентами 2, 3 і 4. Ці зміни відносно незалежні від розмірів павука (компонента 1), а описують

**Аналіз головних компонент морфометричних ознак павука *Pardosa lugubris*
(RMA)**

(наведено навантаження, що перевищують за модулем 0,2)

Ознака	Компонента 1	Компонента 2	Компонента 3	Компонента 4	Компонента 5	Компонента 6
ДГГ	0,51	-0,5	-	-0,59	0,26	-
ШГГ	0,68	-	-	-	-	-
ДЧ	-	0,67	-	0,65	-0,22	-
ШЧ	0,43	0,32	0,42	-	0,3	-
Дхеліцер	0,63	0,28	-	-	0,39	-
Шхеліцер	0,6	-	-	-	0,53	-
Дкігтика	0,51	0,28	-	-	0,45	-0,22
ШПРГ	0,58	0,48	-0,43	-	-	-
ШЗРГ	0,48	0,41	-0,66	-	-	-
ШСРГ	0,62	0,34	-0,52	-	-	-
міжСта3	0,65	0,27	-	-0,25	-	-
1Т+В	0,63	0,32	-	-0,37	-	-
1Стегно	0,63	-0,24	-	-	-	0,23
1К+Г	0,73	-0,31	-	0,21	-	0,37
1Передлапка	0,72	-0,28	-	-	-	-
1Лапка	0,7	-	-	0,3	-	0,31
2Т+В	0,66	0,43	0,24	-0,34	-	-
2Стегно	0,68	-	-	-	-	-
2К+Г	0,73	-	-	-	-0,21	-0,37
2Передлапка	0,73	-	-	-	-	-
2Лапка	0,67	-	-	-	-	-0,51
3Т+В	0,7	0,36	0,33	-0,2	-	-
3Стегно	0,68	-	-	0,3	0,22	-
3К+Г	0,74	-	-	-	0,21	-
3Передлапка	0,74	-0,3	-	-	-	-
3Лапка	0,76	-	-	-	-	-
4Т+В	0,72	0,27	0,32	-0,25	-	-
4Стегно	0,67	-0,21	-	-	-	-
4К+Г	0,73	-	-	-	-	-0,36
4Передлапка	0,72	-0,23	-	-	-0,3	-
4Лапка	0,7	-0,28	-	-	-	-

зміни форми головогрудей. Довгочеревцевість (компоненти 2 і 4) може бути пов'язана як зі збільшенням основи головогрудей (компонента 2), так і зі зменшенням (компонента 4). Збільшення основи передньоюгрудей у довгочеревцевих павуків (компонента 2) супроводжується й розширенням передньої частини головогрудей, яка несе поле вічок, тому ширина всіх рядів очей в цьому випадку збільшується. Крім того, відбувається збільшення розмірів хеліцер.

Збільшення основи головогрудей може супроводжуватися звуженням передньої її частини без зв'язку із пропорціями довжина головогрудей/довжина черевця (компонента 3).

**Аналіз головних компонент морфометричних ознак павука *Pardosa lugubris*
(МА)
(наведені навантаження, що перевищують за модулем 0,2)**

Ознака	Компонента 1	Компонента 2	Компонента 3	Компонента 4	Компонента 5	Компонента 6
ДГГ	0,43	-0,79	0,38	-	-	-
ШГГ	0,88	-	-	-	-	-
ДЧ	0,23	0,91	-0,33	-	-	-
ШЧ	0,72	0,25	0,22	-	-	0,44
Дхеліцер	0,45	-	0,46	0,71	-	-
Шхеліцер	0,91	-	-	-	-	-
Дкігтика	0,88	-	-	-	-	-
ШПРГ	0,93	-	-	-	-	-
ШЗРГ	0,88	-	-	-	-	-
ШСРГ	0,95	-	-	-	-	-
міжСта3	0,9	-	-	-	-	-
1Т+В	0,89	-	-	-	-	-
1Стегно	0,78	-	-	-	-	0,39
1К+Г	0,9	-	-	-	-	-
1Передлапка	0,79	-0,25	-	-	-0,26	-
1Лапка	0,92	-	-	-	-	-
2Т+В	0,95	-	-	-	-	-
2Стегно	0,75	-	-	0,26	-	-
2К+Г	0,82	-	-	-	-	-
2Передлапка	0,8	-	-0,21	-	-	-
2Лапка	0,87	-	-	-	-	-
3Т+В	0,93	-	-	-	-	-
3Стегно	0,81	-	-	0,24	-	-
3К+Г	0,78	-	-	0,24	-	-
3Передлапка	0,73	-0,3	-0,31	-	-0,32	-
3Лапка	0,95	-	-	-	-	-
4Т+В	0,95	-	-	-	-	-
4Стегно	0,71	-0,24	-0,21	-	0,5	-
4К+Г	0,93	-	-	-	-	-
4Передлапка	0,87	-	-	-	-	-
4Лапка	0,83	-	-	-	-	-

Якщо основа головогрудей довгочеревцевих павуків зменшується (компонента 4), то це пов'язано зі зменшенням відстані між середнім і заднім рядами очей, а також збільшенням довжини деяких ділянок кінцівок I і III.

Компонента 5 відбиває морфологічні особливості, які сприяють мисливському успіху павуків: це збільшення розмірів хеліцер, що супроводжується збільшенням ширини черевця й зменшенням його довжини (тобто ступінь наповнення черевця їжею).

Компонента 6 описує різноспрямовані тенденції зміни розмірів частин кінцівки I (стегно, коліно+гомілка, лапка) з одного боку й кінцівок II (коліно+гомілка, лапка) і IV (коліно+гомілка) – з іншого.

Таким чином, на популяційному рівні павуки *Pardosa lugubris* зазнають зміни форми тіла, які мають закономірний характер. Ці зміни зачіпають пропорції тіла, співвідношення довжини головогрудей й черевця, розміри основи головогрудей, форму передньої частини головогрудей, розміри ротових органів і хідних ніг. Адаптивний характер цих змін не завжди є очевидним.

11.6. Діагностика морфотипів

Морфотипи були виділені за допомогою формальної процедури кластерного аналізу. Однак існує необхідність дати характеристику виділеним морфологічним типам і знайти спосіб їх практичного виявлення. Для цього була використана процедура дендрограм класифікації (рис. 11. 4, 11. 5).

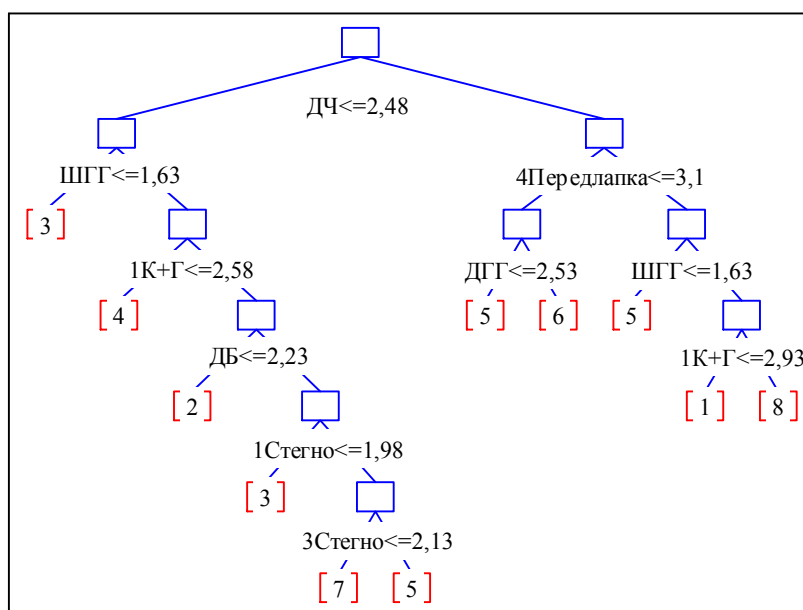


Рис. 11. 4. Дендрограма класифікації морфотипів на підставі морфологічних ознак

Для діагностики морфотипів було побудовано класифікаційні дерева, де як індикаторні ознаки використовуються морфологічні характеристики (рис. 11. 3) і значення головних компонент (рис. 11. 4). Із практичної точки зору коректнішим є перший підхід, тому що морфологічні ознаки підлягають прямому виміру, а перелік необхідних вимірів для діагностики морфотипів досить обмежений. Цей перелік включає найістотніші морфологічні ознаки, необхідні для діагностики морфотипів. Пріоритетна індикаційна значимість ознаки говорить про те, що ця ознака навряд чи важливіша, ніж будь-яка інша, з нею скорельована. Однак для розуміння сенсу морфологічних особливостей павуків важливий підхід із застосуванням як індикаторних ознак, так і головних компонент.

Так, із рисунка 11. 4 видно, що для діагностики морфотипів важливу роль відіграє компонента 1 (у дихотомічному ключі вона зустрічається найчастіше). Компонента 1 зустрічається в дихотомічних ключах на верхньому, середньому й нижньому рівнях дерева класифікації. У процесі формування морфологічної розмаїтості розміри тварин тісно переплітаються зі змінами форми тіла.

Крім головної компоненти 1, у класифікаційному дереві беруть участь компоненти 2 і 5. Компоненти 3, 4 і 6 мають меншу індикаційну значимість для діагностики морфотипів, тому в побудові класифікаційного дерева не беруть участі.

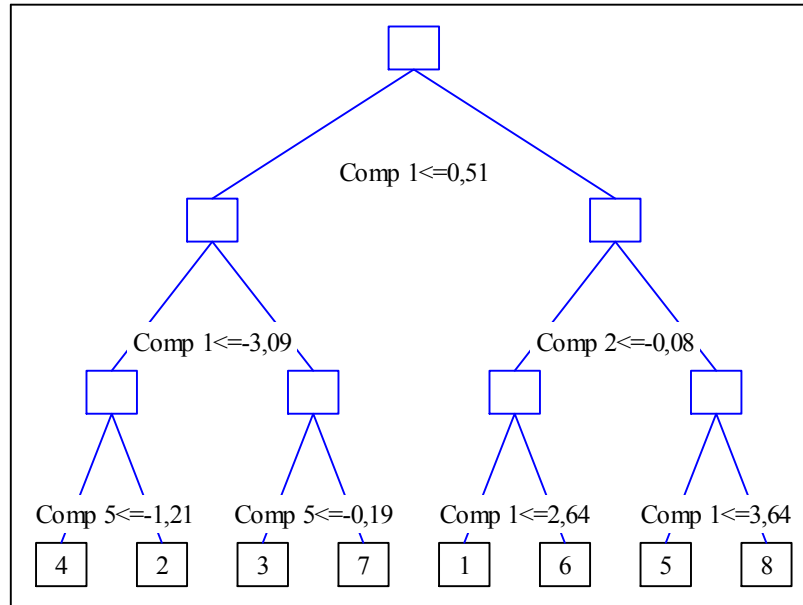


Рис. 11. 5. Дендрограма класифікації морфотипів на підставі головних компонент

Таким чином, у диференціації морфотипів ключову роль відіграють такі патерни як розмірні характеристики тварин, розміри основи головогрудей й очного поля та пов'язана із цим довгочеревцевість, а також розміри хеліцер.

11.7. Розподіл морфотипів у просторі

Питання про адаптивну цінність морфотипів у даному дослідженні не може бути вирішене. Але отримані дані переконливо свідчать про те, що екологічний простір у межах градієнта урбанізації не є однорідним з погляду морфологічної розмаїтості популяції *Pardosa lugubris*. Для встановлення зв'язку між морфотипами й біотопами був проведений множинний аналіз відповідностей (рис. 11. 6, 11. 7). Аналізу була піддана таблиця зустрічальності морфотипів у різних біотопах (табл. 11. 2). Спільне розміщення морфотипів і біотопів у просторі перших чотирьох вимірів дозволяє встановити зв'язок між ними.

Морфотип 1 розташований у просторі вимірів відособлено, що говорить про інваріантність розподілу цього морфотипу серед обраних біотопів.

Морфотип 2 тяжіє до природних біотопів (Ясинувата). Морфотипи 4 і 7 тяжіють до біотопів Ленком і Путилівка, морфотипи 3 і 5 – до Щербаківки. Немає морфотипів, специфічних для Раківки.

Вимір 1 можна інтерпретувати як градієнт умов урбанізації. Уздовж цього виміру розташовані біотопи за ступенем зростання трансформації як наслідок впливу комплексу факторів у міському середовищі. Вимір 2 дозволяє диференціювати біотопи, які формуються на плакорних місцеперебуваннях (штучне лісове насадження Раківка) і місцеперебування в депресіях рельєфу (байраки в ярах або заплавні угруповання й похідні від них). Виміри 3 і 4 відбивають перетворення морфологічної структури популяцій павука *Pardosa lugubris* у маргінальних угрупованнях, тобто на початкових фазах зростання умов урбанізації. Тому на рисунку 11. 6 ліворуч розташований біотоп, де трансформація ще не відбулася (Ясинувата) і в центрі розташований біотоп, де відбулася корінна трансформація (Щербаківка). Той факт,

що навколо точки, яка відповідає на рисунку 11. 6 Щербаківці, розташовані інші менш трансформовані ділянки, говорить про багатоваріантність перетворення морфологічної структури популяцій павуків *Pardosa lugubris* на ранніх етапах трансформації місцеперебувань.

Таким чином, морфологічна структура популяцій павуків *Pardosa lugubris* зазнає впливу від природних (вимір 2) і антропогенних (виміри 1, 3 і 4) факторів. Основною тенденцією зміни морфологічної структури в умовах зростання факторів урбанізації є зниження морфологічної розмаїтості. Питання про природу селективного виживання в міському середовищі одних морфологічних типів стосовно інших на даний момент є відкритим. Для його з'ясування необхідно встановити характер адаптивного значення різних морфологічних типів. Можливим засобом виявлення адаптивного значення морфологічних змін може бути порівняння рядів морфологічної мінливості у близьких таксономічних або екологічних групах павуків.

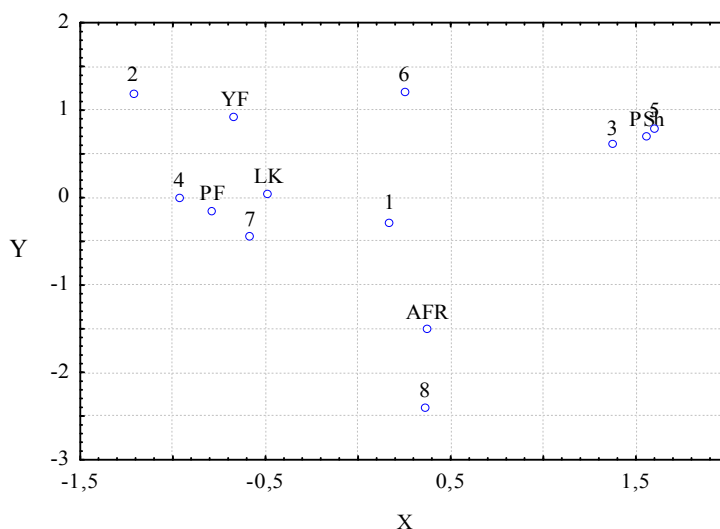


Рис. 11. 6. Розподіл місць відбору проб і морфотипів (кластерів, позначених цифрами) у просторі вимірів 1 і 2, отриманих у результаті множинного аналізу відповідностей
Умовні позначки: X – вимір 1 (14,08% інерції); Y – вимір 2 (13,26% інерції); морфотипи позначені цифрами, позначення біотопів – див. у тексті

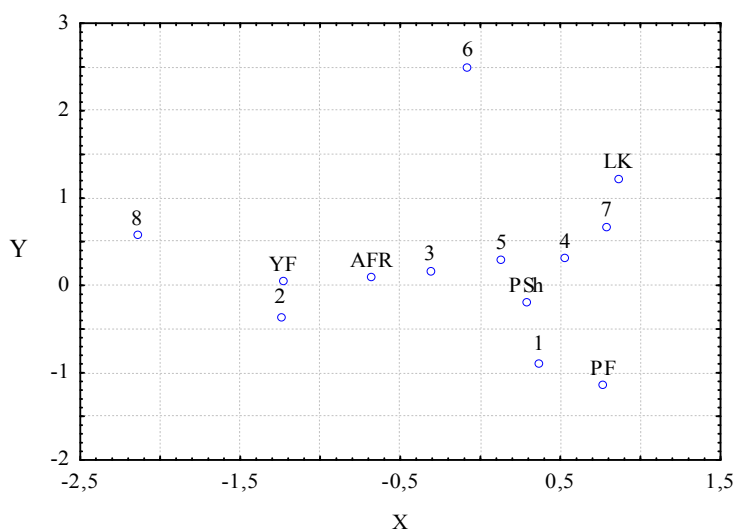


Рис. 11. 7. Розподіл місць відбору проб і морфотипів (кластерів, позначених цифрами) у просторі вимірів 3 і 4, отриманих у результаті множинного аналізу відповідностей
Умовні позначки: X – вимір 3 (12,38% інерції); Y – вимір 4 (10,37% інерції); морфотипи позначені цифрами, позначення біотопів – див. у тексті

12 Динамічний та організаційний аспекти консорцій грунтових тварин

12.1. Просторово-часові екосистеми ґрунтових організмів

Консорція містить ті ж функціональні блоки, що й біогеоценоз (екосистема). Вона структурована. Для неї характерна динаміка в часі, зумовлена як онтогенезом детермінанта консорції, так і особливостями функціонування самих консортів (Рудишин, Царик, 1982). Кожна консорція є системою дрібних (підпорядкованих) консортів, ядра яких є консортами першого, другого та наступних концентрів (Голубець, Чернобай, 1983).

У межах індивідуальної консорції відбувається елементарний акт адаптації організмів різних систематичних та екологічних груп один до одного, які закріплюються або не закріплюються на рівні популяції. Вона належить до класу елементів формальної структури біогеоценозу (Царик, Царик, 2002).

Різноманіття використання ґрунтовими тваринами середовища дозволяє виділити три просторово-часові екосистеми, пов'язані між собою тільки потоком органічної речовини та киснем, що виробляють вищі рослини та водорості (Покаржевський, Терещук, 1993).

Перша – це бактеріально-водоростево-протозойна екосистема, чи екосистема одноклітинних, хоч в її межах діють і багатоклітинні організми, такі як ротаторії, нематоди та тардигради. Ця екосистема відповідає нанофауні. Екологічний час поміж окремими стадіями сукцесій в такій просторово-часовій екосистемі налічує від декількох годин до місяця. Час повного біологічного кругообігу (час, за який через біомасу проходить кількість речовини, що дорівнює кількості речовини в біомасі) становить від години до доби.

І. Й. Царик та Й. В. Царик (2007) вважають, що коли в центрі консортивної екосистеми є популяція, яка може відноситися до різних типів стратегій ($r-K$), то відповідно консортивні екосистеми також можуть бути різних типів стратегій.

У центрі ґрунтових консорцій перебуває біокосне утворення – ґрунт. Біотичними детермінантами ґрунтових консорцій виступають або мортмаса, або підземні частини вищих рослин. Джерелом динаміки ґрунтових консорцій є взаємодія багатовидових угруповань. Вони також можуть бути розподілені у градієнті екологічних стратегій від r -стратегів до K -стратегів. У цьому сенсі бактеріально-водоростево-протозойна екосистема може бути віднесена до r -стратегів.

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 та черв'яків. Вона відповідає роз-

мірному угрупованню мікрофауни. Екологічний час цієї екосистеми коливається від кількох діб до кількох місяців, а час повного біологічного кругообігу – від доби до місяця.

Слід зауважити, що визначення r - K типів стратегії має відносний характер. Тому порівняно з бактеріально-водоростево-протозойною екосистемою, фунгіально-мікроартроподну слід вважати K -стратегом. Порівняно з наступною, люмбрицидно-рослинною, її слід вважати r -стратегом.

Межі третьої екосистеми – люмбрицидно-рослинної – співпадають з межами біогеоценозу. Екологічний час становить від місяців до десятків років, а час повного екологічного кругообігу займає такий же період. Загалом, люмбрицидно-рослинну екосистему слід вважати K -стратегом, але при внутрішньогруповому порівнянні в межах цієї екосистеми можна виділити свій r - K -градієнт.

Екосистеми більш низького розмірного рівня розвиваються та існують усередині екосистеми вищого розмірного рівня. Тому строкатість та плямистість розподілу видів малих тварин у біогеоценозі є відображенням розподілу екосистем меншого розмірного рівня усередині нього (Покаржевский, Терыце, 1993). За екологічний час люмбрицидно-рослинної екосистеми відбувається певна послідовність фунгіально-мікроартроподних екосистем, екологічний час яких менший. Аналогічно, за екологічний час фунгіально-мікроартроподної екосистеми відбувається зміна ряду екосистем бактеріально-водоростево-протозойного типу.

Тому одному типу ґрунтових консортивних екосистем більш високого ступеня відповідає не одна, а декілька консортивних екосистем більш низького ступеня. Крім того, можна припустити існування не жорсткого детермінантного зв'язку між консорціями різних ступенів. Таким чином, консорція більш низького ступеня може входити до складу не однієї, а декількох консорцій більш високого ступеня.

12.2. Виділення консорцій ґрунтових безхребетних

В основі консорцій ґрунтових тварин міститься комплекс екологічних зв'язків: топічні, трофічні, форичні та фабричні. Головним чинником у формуванні та існуванні консорцій є можливість функціональної взаємодії між тваринами, рослинами та їх середовищем. Ця можливість виникає як часово-просторове співпадіння простору, в якому існують організми. Якщо ритміка просторових міграцій, активності, живлення, росту, перетворення навколишнього середовища синхронізована у певній групі тварин, то між ними можлива взаємодія. Конкретна форма взаємодії має імовірнісний характер, але сама ймовірність взаємодії залежить від того, чи є можливість контакту між живими організмами безпосередньо або опосередковано через результати їх діяльності.

Тобто, якщо у просторі та часі існують стійкі угруповання тварин, то напевно між ними існують функціональні, тобто консортивні, зв'язки.

Утворення угруповань тварин, між якими не існує стійких функціональних зв'язків, можливе, але ці угруповання існують тільки у часі (певний період часу) або локально (протягом певного просторового діапазону), але не утворюються в інший час або в іншому місці, тобто є випадковими.

Існування внутрішньосистемних зв'язків принципово відрізняє систему від утворення, або множини (Петрушенко, 1973).

Таким чином, установлення просторово-часового співпадіння розподілу організмів може бути основою для визначення консортивних угруповань тварин. Подальша екоморфічна характеристика компонент консорції дає можливість для виявлення природи консорції.

Для визначення стійких угруповань тварин можуть бути використані статистичні класифікаційні процедури. До однієї з них належить так звана TWINSPAN-процедура (**Two-way indicator species analysis**) (Hill, 1979). Цей аналіз дозволяє отримати одночасно ординаційне рішення як для видів (*R*-метод), так і для угруповань (*Q*-метод), у чому і полягає подвійність (**Two-way**) процедури.

У таблиці 12. 1 наведено результати класифікації видів ґрунтових тварин. Кожну з виділених груп можна розглядати як консорцію. Назва консорції дана за латинським ім'ям найбільш поширеного виду з відповідної групи. Всі консорції розподілені на дві великих групи за характером їх динаміки – це *r*- та *K*-консорції.

Основу функціональної організації стабільного угруповання складають одна чи декілька *K*-консорцій, які відповідають люмбрицидно-рослинним екосистемам Покаржевського–Терице. Центральним видом *K*-консорції ґрунтових екосистем найчастіше є вид дощових черв'яків як активних ґрунтоутворювачів. Тому можна виділити такі типи *K*-консорції: *Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea trapezoides*, *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia nordenskioldi*, *Eiseniella tetraedra*, *Helodrilus tuberculatus*, *Octodrilus transpadanus*, *Octolasion lacteum*. Але в основі *K*-консорцій можуть перебувати інші види ґрунтових тварин, які також здатні виконувати активну функціональну роль в екосистемі, тому існують ще такі консорції як *Tipulidae*, *Lepidoptera*, *Melolontha melolontha*.

Більш динамічний тип функціональних зв'язків властивий *r*-консорціям. З методичного боку отримання даних це дослідження обмежене тваринами, що належать до розмірної групи мезофауна. Але безумовно, що функціональні зв'язки утворюються між представниками різних розмірних груп. Тому можна стверджувати, що загалом наведені *r*-консорції тяжіють до так званих фунгально-мікроартроподних екосистем.

У таблиці 12. 2 наведено характеристики консорцій ґрунтових тварин – видове багатство та середня вага особин. Середня вага особин є певною мірою ступенем прояву *r*- або *K*-стратегії. Тварини *K*-стратегії кількість одержаної речовини витрачають переважно на накопичення своєї біомаси, тоді як *r*-стратегії значну кількість речовини та енергії витрачають переважно на репродукцію, тому їх власна вага порівняно менша, ніж у *K*-стратегів. Відповідно до наведених у таблиці даних середня вага тварин, що утворюють *K*-консорції, варіює у межах 0,07–0,47 г, що вище, ніж середня вага тварин із *r*-консорцій – 0,01–0,15 г.

За екологічними властивостями видів, що утворюють консорцію, можна дати екоморфічну характеристику самій консорції (табл. 12.2). Так, *K*-консорції є переважно сапротрофними, що є природним, оскільки основне таксономічне та екологічне різноманіття тваринного населення ґрунтів степової зони зосереджене в лісових біогеоценозах, де мертва органічна речовина є важливим джерелом постачання енергетичних та речовинних потреб живих організмів ґрунту. Також цей тип консорцій представлений функціональними угрупованнями, де важливу роль виконують хижакі (консорції *Lepidoptera* та *Melolontha melolontha*). Точніше буде сказати, що в цих консорціях сапрофаги відіграють меншу роль, ніж її виконують хижакі та фітофаги. Це справедливо і для консорції *Aporrectodea rosea*, де переважають фітофаги. Домінування фітофагів та хижаків властиве для зональних біогеоценозів у степу, а також у більш ксерофільних угрупованнях аренних місцеперебувань. За умов дефіциту вологи споживання живих організмів, у яких кількість води більша, ніж у мертвій органічній речовині, є важливою адаптацією до екологічних умов.

Але між гігропреферендами та переважним трофічним режимом консорції скоріше існує більш м'який зв'язок, ніж чітка кореляція. Хоч сапротрофні консорції віддають перевагу мезо- та гігрофільним стаціям, але існують і ксерофільні сапротрофні консорції (*Helodrilus tuberculatus*). Консорція *Aporrectodea rosea*, де переважають фітофаги, є мезофільною.

Топічний преферендум консорції вказує на ґрунтовий горизонт, де зосереджена функціональна активність консорції.

Таблиця 12.1

TWINSPAN-класифікація ґрунтових безхребетних

Вид	TWIN-класифікатор	Консорція	Тип консорції
Abax ater	*000000000	Carabus	r-консорція
Abax parallelus	*000000000	Carabus	r-консорція
Anisodactylus signatus	*000000000	Carabus	r-консорція
Archiboreoiulus pallidus	*000000000	Carabus	r-консорція
Brachydesmus superus	*000000000	Carabus	r-консорція
Carabus granulatus	*000000000	Carabus	r-консорція
Carabus cancelatus	*000000000	Carabus	r-консорція
Glomeris haxasticha	*000000000	Carabus	r-консорція
Harpalus luteicornis	*000000000	Carabus	r-консорція
Leptoiulus proximus	*000000000	Carabus	r-консорція
Nopoiulus kochii	*000000000	Carabus	r-консорція
Strongylosoma stigmatosum	*000000000	Carabus	r-консорція
Atrecus sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Bembidion sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Brosicus sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Carabus violaceus	*000000001	Brosicus	r-консорція
Clubiona lutescens	*000000001	Brosicus	r-консорція
Coprophilus sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Lyniphidae sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Philontus sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Quedius sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Staphilinus sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Tetragnatha sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Xerolycosa sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Xysticus sp.	*000000001	Brosicus	r-консорція
Aeoloides rossii	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Agriotes obscurus	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Amara fulva	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Cylindroiulus britannicus	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Empididae sp.	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Harpalus zabroides	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Lacon querceus	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Lumbricus terrestris	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Panorpa sp.	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Pogonus luridipennis	*000000010	Aeoloides rossii	r-консорція
Enantiulus nanus	*000000011	Aeoloides rossii	r-консорція
Agonum sp.	*000000010	Notiophilus	r-консорція
Notiophilus laticollis	*000000010	Notiophilus	r-консорція
Selatosomus nigricornis	*000000011	Notiophilus	r-консорція
Agonum ruvicorne	*000001000	Agulla	r-консорція
Agulla xanthostigmata	*000001000	Agulla	r-консорція
Amara aulica	*000001000	Agulla	r-консорція
Cochlodina laminata	*000001000	Agulla	r-консорція
Selatosomus cruciatus	*000001000	Agulla	r-консорція
Vellicus dilatatus	*000001000	Agulla	r-консорція

Вид	TWIN-класифікатор	Консорція	Тип консорції
Geterothops sp.	*000001001	Silpha quadripunctata	r-консорція
Harpalus sp.	*000001001	Silpha quadripunctata	r-консорція
Lathrobium rufescens	*000001001	Silpha quadripunctata	r-консорція
Licinus depressus	*000001001	Silpha quadripunctata	r-консорція
Ophonus seladon	*000001001	Silpha quadripunctata	r-консорція
Pamphilus sp.	*000001001	Silpha quadripunctata	r-консорція
Selatosomus melancholicus	*000001001	Silpha quadripunctata	r-консорція
Silpha quadripunctata	*000001001	Silpha quadripunctata	r-консорція
Xautholinus tricolor	*000001001	Silpha quadripunctata	r-консорція
Staphilinus caesareus	*000001010	Staphilinus caesareus	r-консорція
Aeloides bicarinatus	*000001011	Staphilinus caesareus	r-консорція
Agonum sp.	*000001011	Staphilinus caesareus	r-консорція
Ampedus sinuatus	*000001011	Staphilinus caesareus	r-консорція
Hessebius multicalcaratus	*000001100	Helops coeruleus	r-консорція
Othius melanocephalus	*000001100	Helops coeruleus	r-консорція
Adrastus limbatus	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Agriotes lineatus	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Amphimalon assimilis	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Anomala dubia	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Anoxia pilosa	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Anoxia segetum	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Badister bipustulatus	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Blaps galophila	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Cetonia aurata	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Cryptops hortensis	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Ectinus aterrimus	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Gnaphosidea sp.	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Halictus sp.	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Helops coeruleus	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Hygrolycosa rubrofasciata	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Monotarsobius crassipes	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Muscidae sp.	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Ophonus obscurus	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Platycerus caraboides	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Polyphylla fullo	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Pterostichus ovoideus	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Scarabaeidae sp.	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Staphilinus fulvipes	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Staphilinus stercorarius	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Trochosa ruricola	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Trochosa terricola	*000001101	Helops coeruleus	r-консорція
Dendrobaena veneta	*000001110	Helodrilus tuberculatus	K-консорція
Helodrilus tuberculatus	*000001110	Helodrilus tuberculatus	K-консорція
Armadillidium vulgare	*000001111	Helodrilus tuberculatus	K-консорція
Diplopoda sp.	*000001111	Helodrilus tuberculatus	K-консорція
Bibionidae sp.	*00001000	Tabanidae	r-консорція
Tabanidae sp.	*00001000	Tabanidae	r-консорція
Lumbricidae sp.	*000010010	Aporrectodea trapezoides	K-консорція
Megaphyllum kievense	*000010010	Aporrectodea trapezoides	K-консорція
Aporrectodea trapezoides	*000010011	Aporrectodea trapezoides	K-консорція
Limax sp.	*000010011	Aporrectodea trapezoides	K-консорція

Продовження таблиці 12. 1

Вид	TWIN-класифікатор	Консорція	Тип консорції
Schizothuranius dmitriewi	*000010011	Aporrectodea trapezoides	K-консорція
Octolasion lacteum	*0000101	Octolasion lacteum	K-консорція
Euomphalia strigella	*0000110	Octolasion lacteum	K-консорція
Opilio redicorzevi	*0000110	Octolasion lacteum	K-консорція
Stratiomyidae sp.	*0000111	Octolasion lacteum	K-консорція
Lithobius mutabilis	*00010000	Tipulidae	K-консорція
Lithobius forficatus	*00010001	Tipulidae	K-консорція
Succinea oblonga	*00010001	Tipulidae	K-консорція
Monotarsobius aeruginosus	*00010010	Tipulidae	K-консорція
Tipulidae sp.	*00010010	Tipulidae	K-консорція
Vitriinia pellusida	*00010011	Tipulidae	K-консорція
Nesovitrea petronella	*0001010	Nesovitrea petronella	r-консорція
Panagaeus bipustulatus	*0001010	Nesovitrea petronella	r-консорція
Silpha carinata	*000101100	Protracheoniscus topcziewi	r-консорція
Aegopinella nitens	*000101101	Protracheoniscus topcziewi	r-консорція
Euconulus fufvus	*000101101	Protracheoniscus topcziewi	r-консорція
Limoniidae sp.	*000101101	Protracheoniscus topcziewi	r-консорція
Protracheoniscus topcziewi	*000101101	Protracheoniscus topcziewi	r-консорція
Pseudotrichia rubiginosa	*000101101	Protracheoniscus topcziewi	r-консорція
Agonum oiduum	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Carabus marginalis	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Coretus corneus	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Discus ruderatus	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Eiseniella tetraedra	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Idolus picipenis	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Lithobius lucifugus	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Nothiophilus palustris	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Oodes gtacilis	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Polydesmus sp.	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Prionychus melanarius	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Pterostichus minor	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Succinea pfeifferi	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Vallonia pulchella	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Zonitoides nitidus	*000101110	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Harpalus amplicollis	*000101111	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Lumbricus rubellus	*000101111	Eiseniella tetraedra	K-консорція
Forficula auricularis	*00011	Schendyla nemorensis	r-консорція
Schendyla nemorensis	*00011	Schendyla nemorensis	r-консорція
Mollusca sp.	*001000	Octodrilus transpadanus	K-консорція
Cochlicopa lubrica	*0010010	Octodrilus transpadanus	K-консорція
Megaphyllum sjaelandicum	*0010010	Octodrilus transpadanus	K-консорція
Octodrilus transpadanus	*0010011	Octodrilus transpadanus	K-консорція
Carabidae	*00101	Melolontha melolontha	K-консорція
Rhizotrogus aestivus	*001100	Melolontha melolontha	K-консорція
Gyrophypnus sp.	*00110100	Melolontha melolontha	K-консорція
Panagaeus cruxmajor	*00110100	Melolontha melolontha	K-консорція
Melolontha melolontha	*00110101	Melolontha melolontha	K-консорція
Agrypnus murinus	*0011011	Melolontha melolontha	K-консорція
Therevidae sp.	*0011011	Melolontha melolontha	K-консорція
Ampedus balteatus	*00111000	Lepidoptera	K-консорція

Вид	TWIN-класифікатор	Консорція	Тип консорції
Aranea sp.	*00111000	Lepidoptera	K-консорція
Megaphyllum rossicum	*00111001	Lepidoptera	K-консорція
Rhagionidae sp.	*00111001	Lepidoptera	K-консорція
Lepidoptera sp.	*00111010	Lepidoptera	K-консорція
Miltotrogus vernus	*00111010	Lepidoptera	K-консорція
Melanotus brunnipes	*00111011	Lepidoptera	K-консорція
Cylindronotus brevicollis	*001111000	Amphimalon solstitialis	r-консорція
Amphimalon solstitialis	*001111001	Amphimalon solstitialis	r-консорція
Cepaea hortensis	*001111001	Amphimalon solstitialis	r-консорція
Hister sp.	*001111001	Amphimalon solstitialis	r-консорція
Ophonus azureus	*001111001	Amphimalon solstitialis	r-консорція
Cardiophorus rufipes	*00111101	Pachimerium ferrugineum	r-консорція
Asilidae sp.	*001111100	Pachimerium ferrugineum	r-консорція
Pachimerium ferrugineum	*001111100	Pachimerium ferrugineum	r-консорція
Tenebrionidae sp.	*001111100	Pachimerium ferrugineum	r-консорція
Tentredenidae sp.	*001111100	Pachimerium ferrugineum	r-консорція
Agriotes brevis	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Agriotes gurgistanus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Agriotes sputator	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Alphitophagus bifasciatus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Amara aenea	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Amara ingenua	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Asida lutosa	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Athous hirtus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Brosicus cephaloites	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Calathus erratus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Chondrula tridens	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Crypticus quisquilius	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Cymindis angularis	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Dendrobaena auriculatus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Dermestes sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Dorcadion carinatum	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Gabrius trossulus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Gonodera sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Harpalus smaragdinus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Isomira sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Lacon punctatus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Lethrus apterus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Merdigera obscura	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Miltotrogus aequinoctialis	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Omophlus sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Onthophagus sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Oodescelis polita	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Ophonus sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Petauristidae sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Remus sericeus Hol.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Scatopsidae sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Scoliidae sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Selatosomus latus	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Symplocaria sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція

Продовження таблиці 12. 1

Вид	TWIN-класифікатор	Консорція	Тип консорції
Tentyria nomas	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Uloma culinaris	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Xerolycosa miniata	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Xilodrepa sp.	*001111101	Agriotes gurgistanus	r-консорція
Dolichopodidae sp.	*001111110	Dolichopodidae	r-консорція
Ophonus puncticollis	*001111110	Dolichopodidae	r-консорція
Brachyiulus jawlowskii	*001111111	Dolichopodidae	r-консорція
Elateridae sp.	*001111111	Dolichopodidae	r-консорція
Dalopius marginalis	*010000	Eisenia nordenskioldi	K-консорція
Anostrus globicollis	*0100010	Eisenia nordenskioldi	K-консорція
Eisenia nordenskioldi	*0100010	Eisenia nordenskioldi	K-консорція
Athous haemorrhoidalis	*0100011	Eisenia nordenskioldi	K-консорція
Monotarsobius curtipes	*01001000	Trachelipus rathkii	r-консорція
Trachelipus rathkii	*01001000	Trachelipus rathkii	r-консорція
Enchytraeidae sp.	*01001001	Trachelipus rathkii	r-консорція
Aporrectodea rosea	*0100101	Aporrectodea rosea	K-консорція
Curculionidae sp.	*010011	Aporrectodea rosea	K-консорція
Serica brunnea	*010011	Aporrectodea rosea	K-консорція
Dendrobaena octaedra	*01010	Dendrobaena octaedra	K-консорція
Pterostichus strenuus	*01010	Dendrobaena octaedra	K-консорція
Dendrodrilus rubidus tenuis	*010110	Dendrobaena octaedra	K-консорція
Pterostichus oblongopunctatus	*010110	Dendrobaena octaedra	K-консорція
Eisenia intermedia	*010111	Dendrobaena octaedra	K-консорція
Geophilus proximus	*011	Geophilus proximus	r-консорція
Staphilinidae sp.	*011	Geophilus proximus	r-консорція
Eisenia fetida	*100	Rossiulus kessleri	r-консорція
Rossiulus kessleri	*100	Rossiulus kessleri	r-консорція
Arctogeophilus macrocephalus	*101	Rossiulus kessleri	r-консорція
Ophonus punctatulus	*110000	Ophonus punctatulus	r-консорція
Othius punctulatus	*110000	Ophonus punctatulus	r-консорція
Philontus laminatus	*1100010	Harpalus tardus	r-консорція
Harpalus latus	*110001100	Harpalus tardus	r-консорція
Harpalus tardus	*110001101	Harpalus tardus	r-консорція
Staphylinus similis	*110001101	Harpalus tardus	r-консорція
Pseudoophonus rufipes	*11000111	Harpalus tardus	r-консорція
Escarius retusidens	*11001000	Amara similata	r-консорція
Athous niger	*110010010	Amara similata	r-консорція
Amara similata	*110010011	Amara similata	r-консорція
Dendrobaena schmidtii	*110010011	Amara similata	r-консорція
Geotrupes stercorarius	*110010011	Amara similata	r-консорція
Carabus stscheglovi	*110010100	Selatosomus aenus	r-консорція
Selatosomus aenus	*110010100	Selatosomus aenus	r-консорція
Aleochara sp.	*110010101	Selatosomus aenus	r-консорція
Amara communis	*110010101	Selatosomus aenus	r-консорція
Amara bifrons	*110010101	Selatosomus aenus	r-консорція
Amara municipalis	*110010101	Selatosomus aenus	r-консорція
Amara ovata	*110010101	Selatosomus aenus	r-консорція
Amara tibialis	*110010101	Selatosomus aenus	r-консорція
Athous subfuscus	*110010101	Selatosomus aenus	r-консорція
Bembidion quadrimaculatum	*110010101	Selatosomus aenus	r-консорція

Вид	TWIN-класифікатор	Консорція	Тип консорції
<i>Bradycellus</i> sp.	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Calosoma sicophanta</i>	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Chrysomelidae</i> sp.	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Eisenia uralensis</i>	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Limonius parvulus</i>	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Mycetoporus</i> sp.	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Perelia tuberosa</i>	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Quedius ochripennis</i>	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Schizotaenia ornata</i>	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Staphilinus</i> sp.	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Stenocorus</i> sp.	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Tachyporus</i> sp.	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Xantholinus</i> sp.	*110010101	<i>Selatosomus aenus</i>	r-консорція
<i>Carabus convexus</i>	*110010110	<i>Harpalus quadripunctatus</i>	r-консорція
<i>Cardiophorus cinereus</i>	*110010110	<i>Harpalus quadripunctatus</i>	r-консорція
<i>Cidnopus minutus</i>	*110010110	<i>Harpalus quadripunctatus</i>	r-консорція
<i>Cidnopus parvus</i>	*110010110	<i>Harpalus quadripunctatus</i>	r-консорція
<i>Harpalus distinguendus</i>	*110010110	<i>Harpalus quadripunctatus</i>	r-консорція
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	*110010110	<i>Harpalus quadripunctatus</i>	r-консорція
<i>Odonraeus armiger</i>	*110010110	<i>Harpalus quadripunctatus</i>	r-консорція
<i>Badister lacertosus</i>	*110010111	<i>Harpalus quadripunctatus</i>	r-консорція
<i>Diptera</i> sp.	*110011	<i>Agonum assimile</i>	r-консорція
<i>Athous vittatus</i>	*11010	<i>Agonum assimile</i>	r-консорція
<i>Agonum assimile</i>	*110110	<i>Agonum assimile</i>	r-консорція
<i>Pterostichus antracinus</i>	*110110	<i>Agonum assimile</i>	r-консорція
<i>Calosoma inquisitor</i>	*110111	<i>Agonum assimile</i>	r-консорція
<i>Alleculidae</i> sp.	*111	<i>Prosternon tessellatum</i>	r-консорція
<i>Prosternon tessellatum</i>	*111	<i>Prosternon tessellatum</i>	r-консорція

12.3. Консорції ґрунтових тварин у просторі екологічних факторів

Консорція ґрунтових тварин виконує певну функцію, а зона цього впливу контролюється зовнішніми екологічними факторами. Лісові біогеоценози у степовій зоні України можуть бути упорядковані в екологічному просторі відповідно до принципів типології О. Л. Бельгарда (1950, 1971). Консорції ґрунтових тварин як активний компонент біогеоценозів також закономірно змінюють ступінь прояву своєї функціональності в екологічному просторі, який утворюється ординатами трофності (мінералізація ґрунтового розчину) та вологості (рис. 12. 1).

Консорція *Aporrectodea rosea* займає мезо- та ксерофільні, мезо- та мегатрофні стації. Основу консорції складає *Aporrectodea rosea*, єдиний вид із дощових черв'яків, що є постійним мешканцем степових зональних ценозів, але загалом є дуже поширеним представником родини в лісових та лугових ценозах. Цей вид – активний гумусоутворювач, а зона його активності зосереджена у середньому ґрунтовому горизонті. Функціональний комплекс із цим видом складають личинки комах родини *Curculionidae* та *Scarabaeidae* (*Serica brunnea*), які мають С-подібну форму та є фітофагами. Дощові черв'яки як адаптацію до дефіциту вологи мають здатність утворювати слизову капсулу, де перебувають протягом найспекотнішого періоду року. С-подібні

**Екологічні властивості консорцій ґрунтових тварин
біогеоценозів степового Придніпров'я**

Консорція	Число видів	Середня сира вага особин, г	Гігро-преферендум	Преферендум трофотопу	Топічний преферендум	Домінуючий трофічний режим
<i>K</i> -консорції						
<i>Aporrectodea rosea</i>	3	0,18	Ms	MgTr	EndG	FF
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	5	0,13	Hg	MgTr	EndG	SF
<i>Dendrobaena octaedra</i>	5	0,10	Hg	MsTr	EpG	SF
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	4	0,15	Ms	MsTr	EpG	SF
<i>Eiseniella tetraedra</i>	17	0,07	Uhg	MsTr	EpG	SF
<i>Helodrilus tuberculatus</i>	4	0,15	Ks	MgTr	EpG	SF
Lepidoptera	7	0,21	Ks	MsTr	EpG	ZF
<i>Melolontha melolontha</i>	7	0,13	Ks	OlTr	EpG	ZF
<i>Octodrilus transpadanus</i>	4	0,47	Hg	MgTr	N	SF
<i>Octolasion lacteum</i>	4	0,14	Ms	MsTr	EndG	SF
Tipulidae	6	0,21	Hg	MsTr	EpG	SF
<i>r</i> -консорції						
<i>Aeoloides rossii</i>	11	0,07	Hg	MsTr	EndG	SF
<i>Agonum assimile</i>	5	0,08	Ks	OlTr	EpG	ZF
<i>Agriotes gurgistanus</i>	38	0,07	Ks	MgTr	EndG	FF
<i>Agulla</i>	6	0,03	Ms	OlTr	EpG	FF
<i>Amara similata</i>	5	0,12	Ms	MgTr	EndG	SF
<i>Amphimalon solstitialis</i>	5	0,04	Ks	UMgTr	EndG	FF
<i>Broscus</i>	13	0,03	Uhg	MsTr	EpG	ZF
<i>Carabus</i>	12	0,05	Uhg	MsTr	EpG	SF
Dolichopodidae	4	0,05	Ms	MgTr	EndG	SF
<i>Geophilus proximus</i>	2	0,04	Ms	OlTr	EndG	ZF
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	8	0,04	Uhg	MgTr	EndG	FF
<i>Harpalus tardus</i>	5	0,03	Ks	UMgTr	EpG	FF
<i>Helops coeruleus</i>	28	0,06	Ms	OlTr	EpG	FF
<i>Nesovitrea petronella</i>	2	0,06	Hg	MsTr	EpG	FF
<i>Notiophilus</i>	3	0,07	Ms	MgTr	EpG	ZF
<i>Ophonus punctatulus</i>	2	0,01	Hg	OlTr	EndG	ZF
<i>Pachimerium ferrugineum</i>	5	0,06	Ks	MsTr	EndG	ZF
<i>Prosternon tessellatum</i>	2	0,06	Ks	MgTr	EndG	ZF
<i>Protracheoniscus topcziewi</i>	6	0,06	Uhg	MsTr	EpG	SF
<i>Rossiulus kessleri</i>	3	0,07	Ms	MsTr	EndG	SF
<i>Schendyla nemorensis</i>	2	0,05	Hg	MgTr	EpG	SF
<i>Selatosomus aenus</i>	23	0,07	Uhg	UMgTr	EndG	SF
<i>Silpha quadripunctata</i>	9	0,06	Ms	MsTr	EpG	SF
<i>Staphilinus caesareus</i>	4	0,09	Hg	MsTr	EpG	ZF
Tabanidae	2	0,09	Hg	MgTr	EpG	ZF
<i>Trachelipus rathkii</i>	3	0,04	Hg	MgTr	EpG	SF

личинки відповідно до способу локомоції у ґрунті завжди перебувають у капсулі, стінки якої спресовані рухами тіла тварини. На рисунку 12.1 видно «хребет», який заходить від оптимальної області в центрі площини у бік більш посушливих стацій. Активні процеси перетворення органічної речовини, які відбуваються у товщі ґрунту, властиві чорноземному типу ґрунтоутворення, а саме чорноземному типу гумусонакопичення. Джерелом органічної речови-

ни у чорноземному ґрунті є переважно опад, який утворюється з коріння рослин, а тому потрапляє безпосередньо у ґрунтовий шар. Постійне зростання та відмирання мікрокоріння у фазі активної вегетації рослин є потужним джерелом органіки. Личинки комах-фітофагів значно прискорюють процес включення речовини рослинного коріння у ґрунтові перетворення, а також унаслідок трофічної активності тварин до перетворення залучаються не тільки мікрокоріння, а й підземні органи більших розмірів. Протягом транзиту через кишковий тракт комах органічні рештки мацеруються та зазнають впливу хімічних речовин та мікробіальних ферментів. Унаслідок цього відбуваються процеси мінералізації та гуміфікації органіки. Дощові черв'яки є потужними факторами саме гуміфікації. Тому консорцію *Aporrectodea rosea* слід розглядати як фактор активізації процесів чорноземного степового ґрунтоутворення.

Це консортивне угруповання простирається у значно більшому просторі, ніж займає власне зональна степова рослинність та відповідно чорноземний ґрунт. Консорція *Aporrectodea rosea* є провідником зональних процесів, які не зникають, а входять до більш різноманітного комплексу функціональних взаємозв'язків зональних та азональних біогеоценозів степової зони.

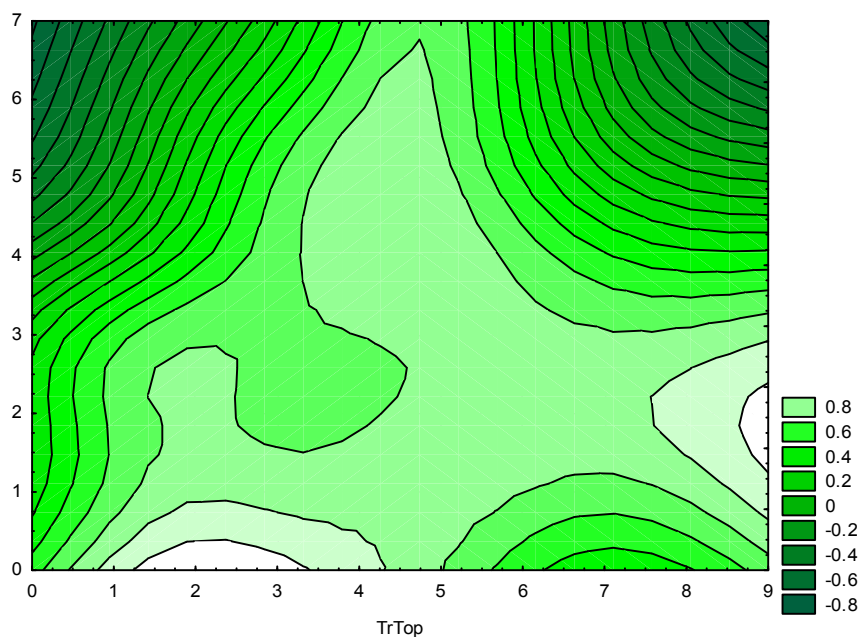


Рис. 12. 1. Екологічний ареал консорції *Aporrectodea rosea* у просторі умов мінералізації ґрунтового розчину (вісь абсцис – трофотопи) та вологості (вісь ординат – гігротопи)

Ізолінії – рівні загальної чисельності консорції (в логарифмованому масштабі)

Порівняно з попередньою консорцією, консорція *Aporrectodea trapezoides* займає вологіші стації з біднішими ґрунтами (рис. 12. 2). Загалом консорція *Aporrectodea trapezoides* є активним провідником процесів лугового гумусоутворення. Вологість ґрунту та існування дерну є дуже важливими чинниками для функціонування цього комплексу. Основу консорції формує дощовий черв'як *Aporrectodea trapezoides*, який здатен існувати в супіщаних та інколи піщаних ґрунтах. Механічний склад ґрунту є суттєвим обмеженням для розповсюдження дощових черв'яків. Більш легкі щодо механічного складу ґрунту не здатні довго підтримувати дрилосферу та утримувати вологість. Використання дерновини трав'янистої рослинності як основи для будови системи ходів є пристосуванням *Aporrectodea trapezoides* до легкого механічного складу ґрунтів. Висока вологість ґрунту та щільний шар рослинних решток є

умовами існування інших консортів – слизунів *Limax*. Ківсяк *Megaphyllum kievense* є первинним руйнівником рослинних решток, а полідесмус *Schizothuranius dmitriewi* – вторинним. Комбінація двох джерел потрапляння у ґрунт органічної речовини властива луговому типу кругообігу – це рослинна підстилка, яка лежить на поверхні ґрунту, та органічна речовина коріння дерновини, яка потрапляє безпосередньо у ґрунт. Тому консортивний зв'язок функціонально активних мешканців ґрунту та підстилки є необхідною умовою інтенсивної діяльності угруповання ґрунтових тварин за умов лугового оточення.

Консорція *Dendrobaena octaedra* віддає перевагу вологішим оліго- та мезотрофним стаціям (рис. 12. 3). Зона активності цього функціонального утворення – лісова підстилка. Тому важливою особливістю цієї консорції є висока локомоторна активність тварин, що її утворюють. Це стосується саме ядра консорції – дощового черв'яка *Dendrobaena octaedra*, а також підстилкових рухливих хижаків *Pterostichus oblongopunctatus* та *P. strenuus*. Товстий шар лісової підстилки необхідний для нормального існування цих тварин. Підстилка є джерелом живлення тварин-сапрофагів, а також здатна утримувати достатню кількість вологи, що важливо особливо для черв'яків з їх тонкими покривами тіла. Лісова підстилка є зоною контакту ґрунтових мешканців з представниками інших біогоризонтів. Тому рухливість необхідна для виживання тварин. Товщина рослинних залишків виконує також захисну функцію.

У локальних пониженнях рельєфу можливе скупчення рослинних залишків, що створює придатні умови для дощового черв'яка *Dendrodrilus rubidus tenuis*, який також входить до цієї консорції. Мертва деревина, що розкладається за умови достатньої вологості, також є середовищем, де відбувається активний розвиток та діяльність дощових черв'яків *Dendrodrilus rubidus tenuis*.

Лісова підстилка є важливим екологічним утворенням лісового біогеоценозу та атрибутом лісового типу кругообігу речовин. Ступінь прояву явищ сільватизації безпосередньо пов'язаний із функціонуванням консорції *Dendrobaena octaedra*.

Консорція *Eisenia nordenskioldi* також є учасником лісового типу кругообігу речовин (рис. 12. 4). Зона активності цього функціонального угруповання зсунута у бік багатших ґрунтів. Мезофільним стаціям ця консорція віддає перевагу, але в цілому до режиму зволоження досить толерантна. Основу консорції утворює дощовий черв'як *Eisenia nordenskioldi*, який є ґрунтово-підстилковою формою. Мешканцями ґрунту є личинки жуків-коваликів *Athous haemorrhoidalis*, *Anostris globicollis*, *Dalopius marginalis*.

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).

Ковалик червонохвостий – *Athous haemorrhoidalis* F. – 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).

Личинки ковалика ширококрилого – *Anostris globicollis* – є хижаками, живуть у ґрунті під пологом лісу з розрідженим деревостаном. Поширений у Середній Європі в лісостеповій зоні (Долин, 1978).

Таким чином, подібно до консорції лісового типу кругообігу *Dendrobaena octaedra*, консорція *Eisenia nordenskioldi* також складається з функціонального комплексу дощового черв'яка-сапрофага та хижаків. Але в останньому випадку функціональна активність консорції пов'язана більшою мірою з нижнім підстилковим та верхнім ґрунтовим шарами. З одного боку, така просторова відмінність дозволяє співіснувати двом функціональним групам, доповнюючи одна одну без суттєвої конкуренції. З іншого, «більш занурений» характер консорції *Eisenia nordenskioldi* робить її більш екологічно пластичною, що дозволяє значно поширювати вплив лісового типу кругообігу.

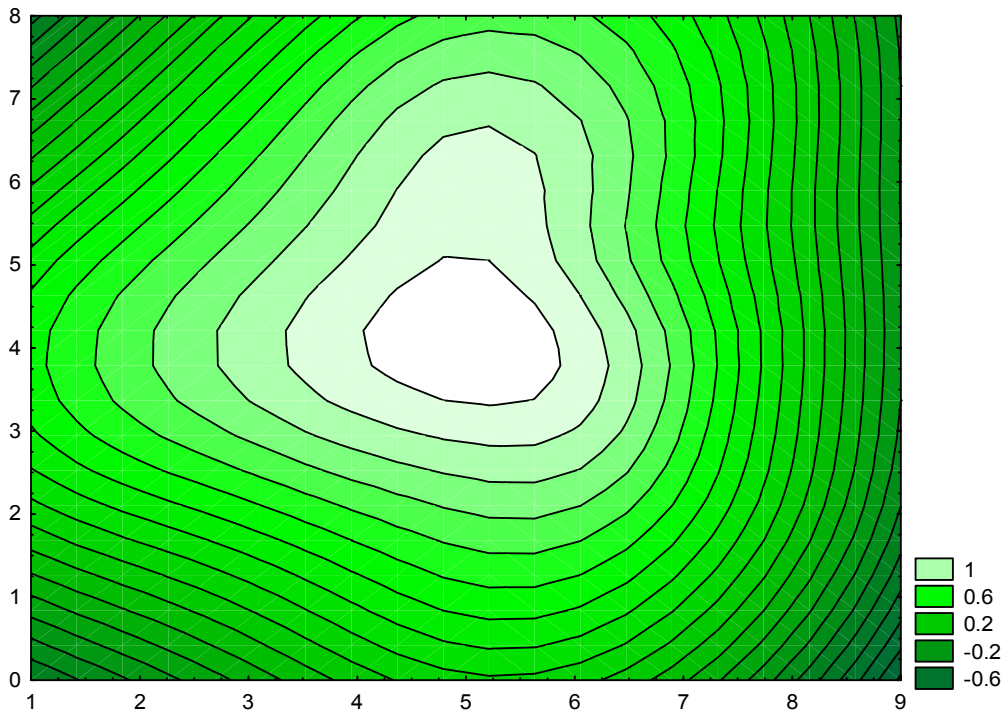


Рис. 12. 2. Екологічний ареал консорції *Arorrectodea trapezoides* в просторі умов мінералізації ґрунтового розчину (вісь абсцис – трофотопи) та вологості (вісь ординат – гігротопи)
Ізолінії – рівні загальної чисельності консорції (в логарифмованому масштабі)

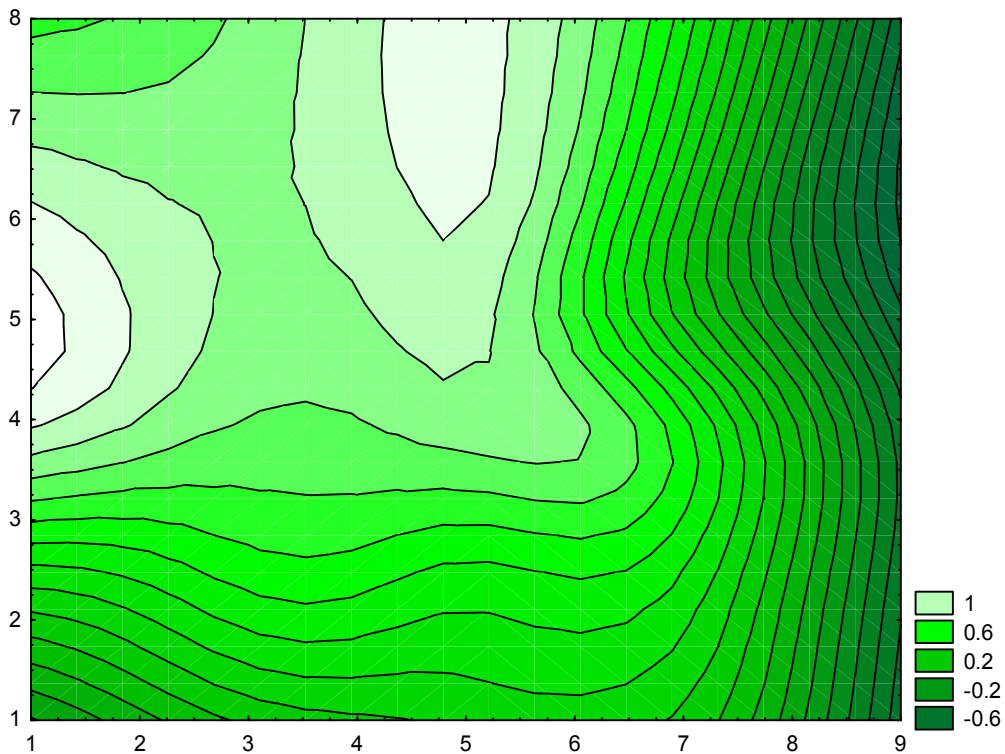


Рис. 12. 3. Екологічний ареал консорції *Dendrobaena octaedra* в просторі умов мінералізації ґрунтового розчину (вісь абсцис – трофотопи) та вологості (вісь ординат – гігротопи)
Ізолінії – рівні загальної чисельності консорції (в логарифмованому масштабі)

Консорція *Eiseniella tetraedra* в екологічному просторі розташована у найвологіших біотопах з порівняно високим рівнем мінералізації ґрунтового розчину (рис. 12. 5). Загалом це болотні та лугово-болотні біогеоценози. Це функціональне угруповання є провідником болотного типу гумусонакопичення. Для нього характерна велика кількість органічної речовини, що надходить на поверхню ґрунту, та надлишкова кількість води, внаслідок чого виникають анаеробні умови, які значно сповільнюють швидкість розкладання органічних решток. За таких умов виникає шар торфу різного ступеня розвитку.

Консорція *Eiseniella tetraedra* містить велику кількість видів ґрунтових безхребетних. Поряд з *Eiseniella tetraedra* функціональну основу консорції формує дощовий черв'як *Lumbricus rubellus*. Молюски виконують важливу роль у консорції, до їх числа належать *Coretus corneus*, *Discus ruderatus*, *Succinea pfeifferi*, *Vallonia pulchella*, *Zonitoides nitidus*. Молюски здатні використовувати в їжу як живі, так і мертві рослинні тканини. Але за умов перезволоження молюсків слід вважати сапрофагами. Важливу роль у функціональній структурі угруповання виконують хижаки: багатоніжки *Lithobius lucifugus*, туруни *Agonum oiduum*, *Carabus marginalis*, *Harpalus amplicollis*, *Nothiophilus palustris*, *Pterostichus minor*.

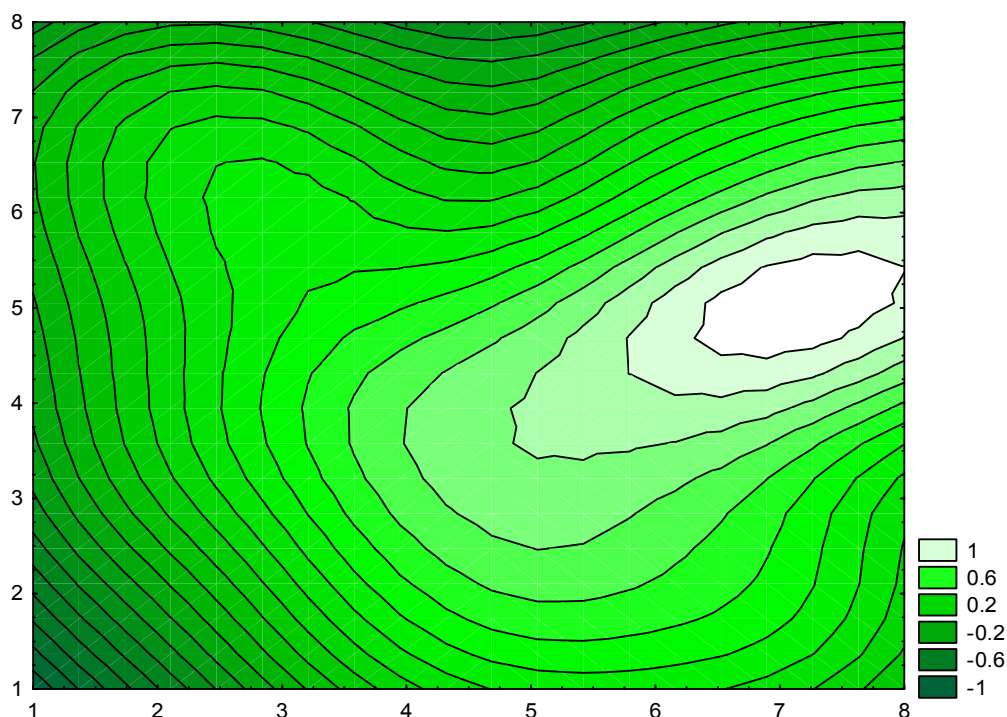


Рис. 12. 4. Екологічний ареал консорції *Eisenia nordenskioldi* в просторі умов мінералізації ґрунтового розчину (вісь абсцис – трофотопи) та вологості (вісь ординат – гігротопи)

Ізолінії – рівні загальної чисельності консорції (в логарифмованому масштабі)

Високий рівень зволоження та анаеробні умови у ґрунті роблять існування вже на малій глибині неможливим для тварин. Тому основна кількість тварин у болотних угрупованнях зосереджена у підстилці. Сприятливі умови обумовлюють формування різноманітного комплексу наземних молюсків, які разом з олігохетами виконують гумусотвірну роль. За таких умов відбувається активний розвиток мікрофауни, представники якої є джерелом їжі для хижих підстилкових форм, що мешкають у болотних біогеоценозах.

Консорція *Helodrilus tuberculatus* поєднує у функціональну групу види ґрунтових тварин середземноморського походження. Це кальцефільні тварини, які здатні витримувати певний дефіцит вологи. Дуже близькі до степових угруповань, але найчастіше формуються у лісових біогеоценозах. Консорції *Helodrilus tuberculatus* утворюються у байрачних лісах або на схилах берегів степових річок.

В екологічному просторі консорції *Helodrilus tuberculatus* займають діапазон мегатрофних ксеромезофільних стацій (рис. 12. 6). Індикаторами цієї консорції є дощові черв'яки *Helodrilus tuberculatus* та *Dendrobaena veneta*. Важливу функціональну роль виконує мокриця *Armadillidium vulgare*. Цей вид мокриць здатен перетворюватися на кульку, що є захисним пристосуванням у випадку загрози з боку хижаків, а також пристосуванням до посушливих умов.

Головна функціональна роль консорції *Helodrilus tuberculatus* полягає у перетворенні органічної речовини, яке відбувається у двох напрямках. Це гуміфікація, яку виконують дощові черв'яки (відбувається у ґрунтовому шарі), та мінералізація, яку виконують мокриці-сапрофаги. Функціональна діяльність відбувається за умов дефіциту вологи, а учасники консорції дуже чутливі до вмісту кальцію у ґрунті. Загалом ця консорція підтримує лісовий тип кругообігу у маргінальних лісових ценозах (найчастіше це чорнокленові діброви).

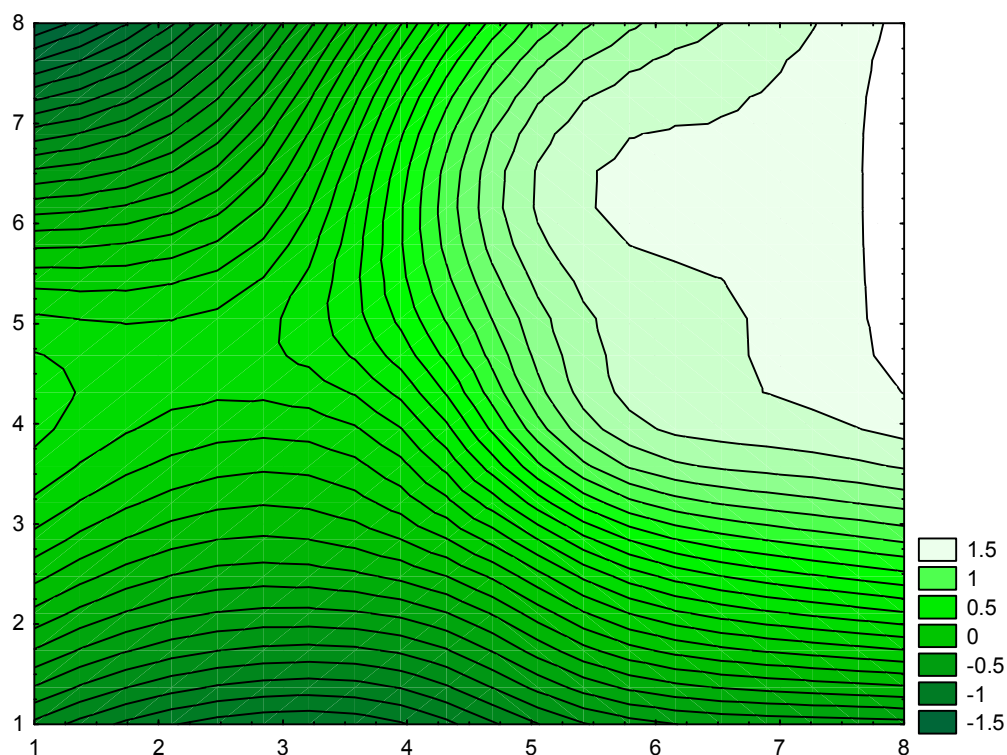


Рис. 12. 5. Екологічний ареал консорції *Eiseniella tetraedra* в просторі умов мінералізації ґрунтового розчину (вісь абсцис – трофотопи) та вологості (вісь ординат – гігротопи)

Ізолінії – рівні загальної чисельності консорції (в логарифмованому масштабі)

Консорція *Lepidoptera* віддає перевагу ксерофільним мегатрофним стаціям та здатна активно функціонувати в умовах дефіциту вологи (рис. 12. 7). Можливість використовувати посушливі біотопи для життєдіяльності обумовлена адаптаціями цих тварин до дефіциту вологи, а це, у свою чергу, впливає на їх функціональні властивості. Консорція *Lepidoptera* є учасником степового типу кругообігу і чинником здійснення цього типу кругообігу як у зональних (степових), так і в інтразональних (лісових), азональних (лугових) біогеоценозах. Головна спрямованість функціональності цієї консорції – мінералізація органічної речовини та активізація кругообігу.

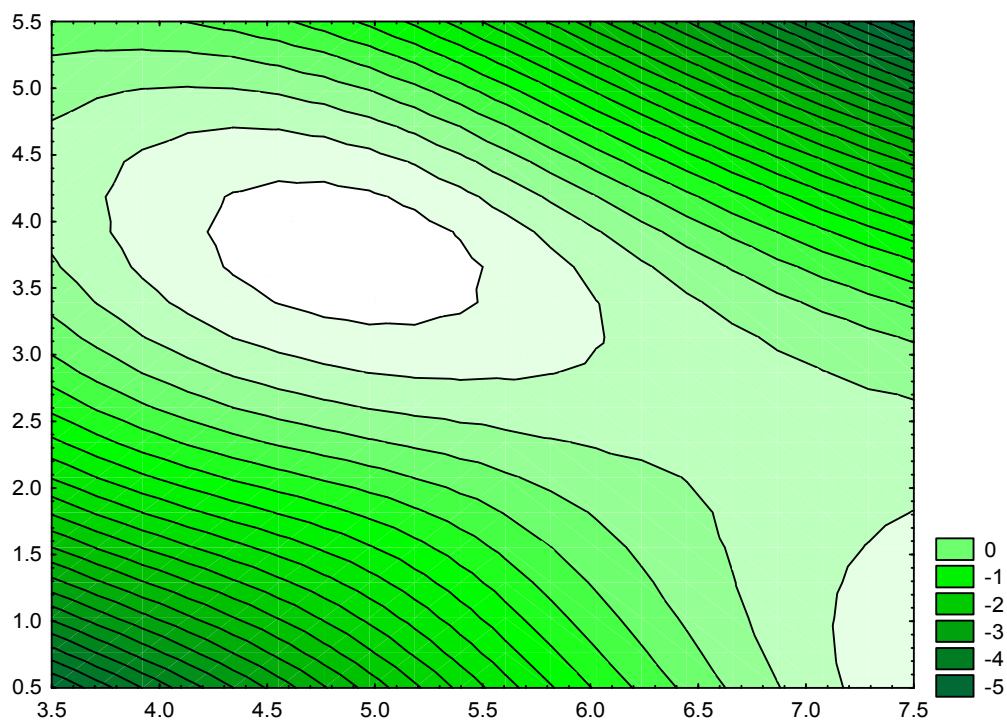


Рис. 12. 6. Екологічний ареал консорції *Helodrilus tuberculatus* в просторі умов мінералізації ґрунтового розчину (вісь абсцис – трофотопи) та вологості (вісь ординат – гігротопи)

Ізолінії – рівні загальної чисельності консорції (в логарифмованому масштабі)

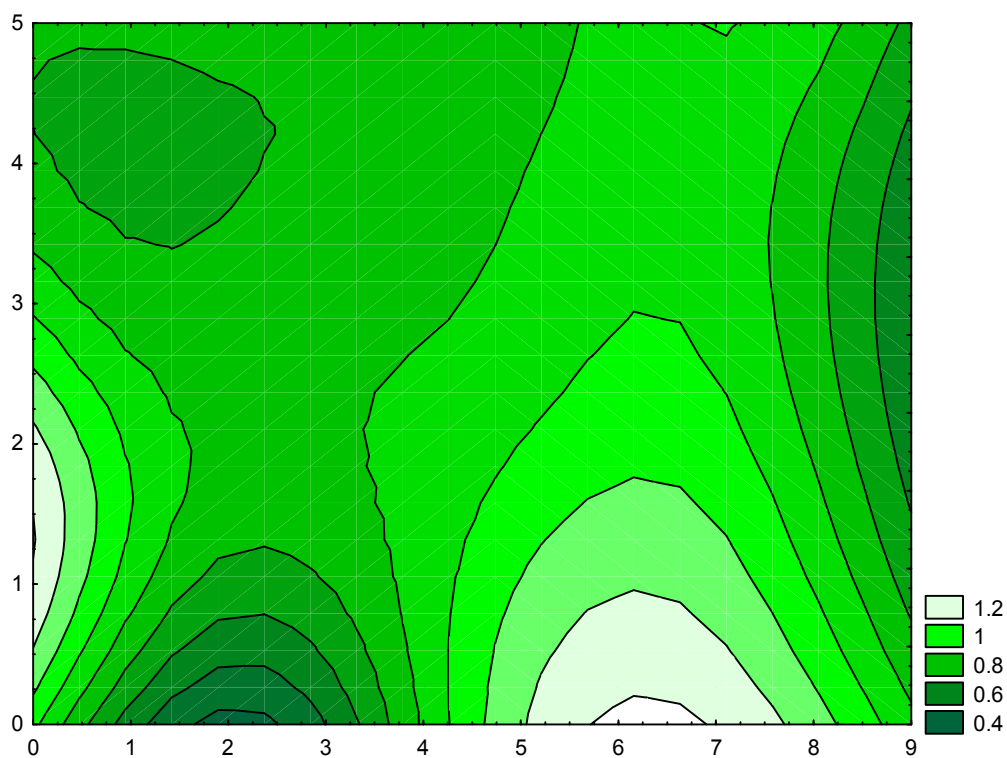


Рис. 12. 7. Екологічний ареал консорції *Lepidoptera* в просторі умов мінералізації ґрунтового розчину (вісь абсцис – трофотопи) та вологості (вісь ординат – гігротопи)

Ізолінії – рівні загальної чисельності консорції (в логарифмованому масштабі)

Ядро консорції формують личинки лускокрилих (Lepidoptera). Ці тварини характеризуються великою трофічною активністю, здатні швидко рухатися як по поверхні ґрунту, так і всередині. Ряд морфологічних та фізіологічних адаптацій дають можливість гусеницям мешкати в умовах дефіциту вологи. У їжу використовують переважно живі рослинні тканини, хоч здатні живитися мертвими рослинними залишками. Біомаса рослин в умовах дефіциту вологи менша, ніж у більш оптимальних умовах. Тому здатність активно пересуватися та знаходити придатну рослинну їжу є дуже важливою рисою в умовах степового оточення. Слід згадати, що фітофаги в природних умовах найчастіше споживають ті вегетативні частини рослин, які вже виконали свою функцію, а екскременти тварин потрапляють саме туди, де найбільш необхідне мінеральне живлення рослини (Стебаев, 1984). У цьому сенсі степових фітофагів-мінералізаторів слід розглядати як чинник, який дозволяє екосистемі активніше функціонувати в екстремальних умовах середовища.

Ківсяк *Megaphyllum rossicum* також здатен до значних міграцій і є активним споживачем мертвих рослинних залишків. Є сапрофагом, але за умов дефіциту вологи ківсяки також здатні харчуватися живими рослинними тканинами. Загалом, двопарноногі багатоніжки – мезофільна група (Головач, 1982), але при значних сезонних опадах здатні мігрувати у зазвичай посушливі біотопи.

До цього функціонального блоку належать личинки жуків-коваликів, які характеризуються досить широким трофічним режимом з можливістю споживання їжі рослинного походження. 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 буруногий – *Melanotus brunipes* – 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).

Комплекс фітофагів доповнюють личинки пластинчастовусих – весняний коренегриз *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. Унікає гігрофільних та ультрагігрофільних біотопів. У діапазоні від мезоксерофільних до мезогігрофільних гігротопів до умов вологості не дуже чутливий.

Групу хижаків консорції утворюють павуки та личинки двокрилих *Rhagionidae*. Як вище зазначалося, хижаками можуть виступати личинки жуків-коваликів.

Консорція *Melolontha melolontha* в екологічному просторі займає посушливі стації у широкому діапазоні умов ґрунтового живлення (рис. 12. 8). Фітофаги *Melolontha melolontha* та *Rhizotrogus aestivus* формують ядро консорції. *Rhizotrogus aestivus* пов'язаний з чорноземними ґрунтами, може зустрічатися на луговій і надлуговій терасах у чорноземоподібному супіщаному ґрунті, на лесових схилах і на солончаках (Медведев, 1952).

Джерелом надходження енергії у консорцію є коріння рослин, якими активно живляться ці личинки пластинчастовусих. Їх С-подібна форма тіла є специфічною адаптацією до пересування у посушливому ґрунті, яка сприяє збереженню вологи, що випаровується з поверхні тіла тварини, але залишається у повітрі, котре оточує личинку в її ґрунтовій капсулі.

Переважно хижаками є личинки ковалика сірого – *Agropyus turginus*. Цей вид 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 почасти 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).

Хижакими є різноманітна група личинок жуків-турунів, найбільш характерним для цієї консорції є *Panagaeus cuxmajor*. Личинки двокрилих *Therevidae* живляться ґрунтовими тваринами.

Таким чином, для консорції *Melolontha melolontha* характерним є поєднання ксерофільних фітофагів та хижаків. Саме ці трофічні режими дозволяють ґрунтовим тваринам активно виконувати свою функціональну роль в умовах дефіциту вологи в межах лісового та степового типів кругообігу речовин.

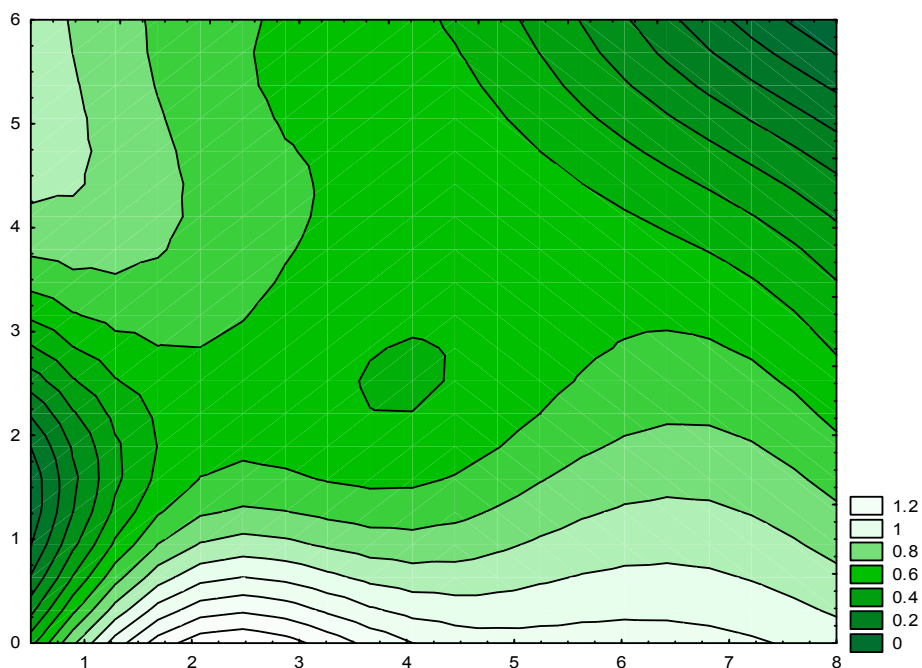


Рис. 12. 8. Екологічний ареал консорції *Melolontha melolontha* в просторі умов мінералізації ґрунтового розчину (вісь абсцис – трофотопи) та вологості (вісь ординат – гігротопи)

Ізолінії – рівні загальної чисельності консорції (в логарифмованому масштабі)

Консорція *Agriotes gurgistanus* у функціональному відношенні поєднує види, які є активними учасниками степового типу кругообігу (рис. 12. 9). Екологічний ареал цього функціонального угруповання займає мегатрофні стації досить широкого діапазону умов вологості. Це свідчить, що комплекс видів ґрунтових тварин, здатний здійснювати степовий тип кругообігу, проникає значно далі, ніж власне рослинні степові угруповання. Елементи степового кругообігу в умовах степової зони відбуваються і в азональних та інтразональних біогеоценозах.

Ядро консорції становлять личинки дротянок роду *Agriotes*. Вони 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 вигризають, 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).

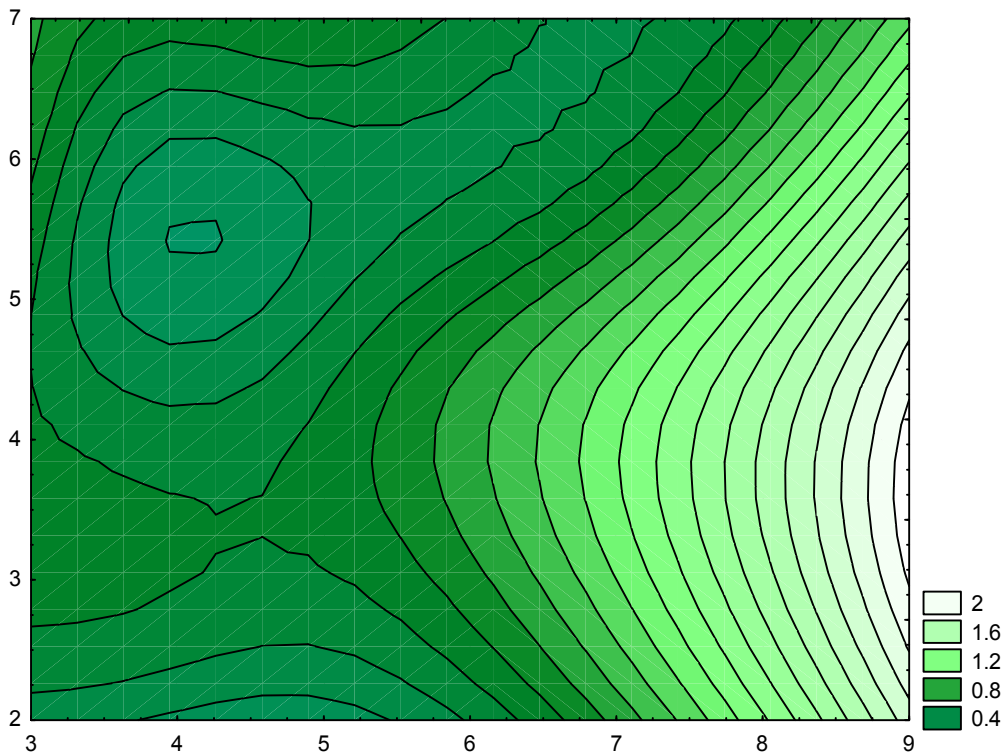


Рис. 12. 9. Екологічний ареал консорції *Agriotes gurgistanus* у просторі умов мінералізації ґрунтового розчину (вісь абсцис – трофотопи) та вологості (вісь ординат – гігротопи)

Ізолінії – рівні загальної чисельності консорції (в логарифмованому масштабі)

Комплекс фітофагів доповнюється личинками чорнишів – *Alphitophagus bifasciatus*, *Asida lutos*, *Crypticus quisquilius*, *Oodescelis polita*, *Tentyria nomas*, *Uloma culinaris* (зустрінутий у трухлявому пні на арені р. Самара). Здатність до фітофагії та шкідливість личинок чорнотілок відомі давно (Линдеман, 1888 – цит. за Кабанов, 1981). Личинки ушкоджують насіння та підземну частину стебел (Оглоблин и 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).

За даними А. Г. Топчієва (1960), брудна чорнотілка *Asida lutosa* зустрічається всюди у штучних лісах степової зони України. Ці чорнотілки селяться в усіх 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. Скупчуються у великій кількості там, де багато личинок хруща. У деревостані без підліску *Asida lutosa* розподілені більш рівномірно, ніж у деревостані з підліском. Пересуваються у ґрунті 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).

А. Г. Топчієв (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.

Типовим мешканцем чорноземних ґрунтів є рослиноїдна личинка *Dorcadion carinatum*. Міксофітофагами є туруни *Amara aenea* та *Amara ingenua*.

До зоофагів належать личинки дротянок *Laeon punctatus*, *Athous hirtus*. Вид *Athous hirtus* – ковалик волохатий – звичайний для орних угідь і лісів лісостепової зони. Можлива міграція в степові ценози з прилеглих лісових насаджень.

Хижакими є туруни: бігаючий рийний геобіонт *Brosicus cephalotes*, підстилковий *Calathus erratus*, підстилково-шпаруватий *Cymindis angularis*.

Таким чином, консорція *Agriotes gurgistanus* складається переважно із ксерофільних фітофагів та хижаків. Для стійкого функціонування в умовах степу така композиція найбільше відповідає умовам існування. Головна функціональна роль цієї консорції – інтенсифікація кругообігу речовин та мінералізація за умов дефіциту вологи.

13

Ценоморфи грунтових тварин як функціональні складові біологічного кругообігу

13.1. Ценоморфи

Консорції є проявом організації угруповань живих організмів, в основі якої перебуває їх функціональний взаємозв'язок між собою та навколишнім середовищем. Консорція характеризується екосистемною структурно-функціональною організацією, специфічним матеріально-енергетичним обміном і, безумовно, особливим, створеним у процесі життєдіяльності детермінанта і всіх пов'язаних із ним консортів, мікросередовищем. Тобто консорція відзначається всіма властивими для екологічних систем показниками, включаючи живі компоненти й середовище їх існування, кругообіг речовин і трансформацію енергії (Голубець, Чернобай, 1983).

Кожне консортивне угруповання розташовується у певному місці в загальній системі перетворення речовини та потоці енергії. Тому *K*-консорції утворюють закономірну ієрархічну структуру, котра становить основу простору, в якому відбувається динаміка *r*-консорцій.

Розподіл різних типів та різновидів консорцій у просторі визначається екологічними властивостями середовища. Консорції ґрунтових тварин унаслідок своєї функціональної активності здатні активно змінювати середовище. В межах одного біогеоценозу або типу ґрунту можна спостерігати декілька консортивних угруповань, які зазнають динамічного розвитку. Спектр консорцій та їх динаміка, а також процеси ґрунтоутворення тісно пов'язані і перебувають у руслі генезису ґрунтів.

Відповідно до типу біологічного кругообігу формуються ценотичні групи, які мають функціональні особливості. О. Л. Бельгард (1950) визначає ценоморфи як пристосування видів загалом до фітоценозу.

Сукупність живих організмів, які формують ценотичну групу та відіграють роль у її функціонуванні, становить ценоморфу. В умовах степової України для ґрунтових тварин можна виділити такі ценоморфи: степові (степанти), лісові (сильванти), лугові (пратанти) та болотні (палюданти).

Динаміка *K*-консорцій відбувається за більш тривалий період часу, ніж динаміка *r*-консорцій. Багатоваріантність консортивної структури може розглядатися як основа функціональної стійкості ґрунтової екосистеми. Але за умов певної мінливості та динамічності композиції у складі консорцій, для типів біогеоценозів та типів ґрунту можна визначити характерні спектри функціональної структури.

За особливостями консортивної структури можна виділити групи біогеоценозів, які характеризуються подібними спектрами консортивних угруповань.

За своїми властивостями *K*-консорції більш стійкі та більш характерні для конкретних екологічних умов, що визначають специфіку біогеоценозу або спрямованість процесу

ґрунтоутворення. Тому на основі властивостей саме цієї категорії консорцій місцеперебування різного біогеоценотичного статусу можуть бути класифіковані. Для цілей класифікації був застосований кластерний аналіз (відстань Чебишева, засіб Ворда для процедури кластеризації, рис. 13. 1).

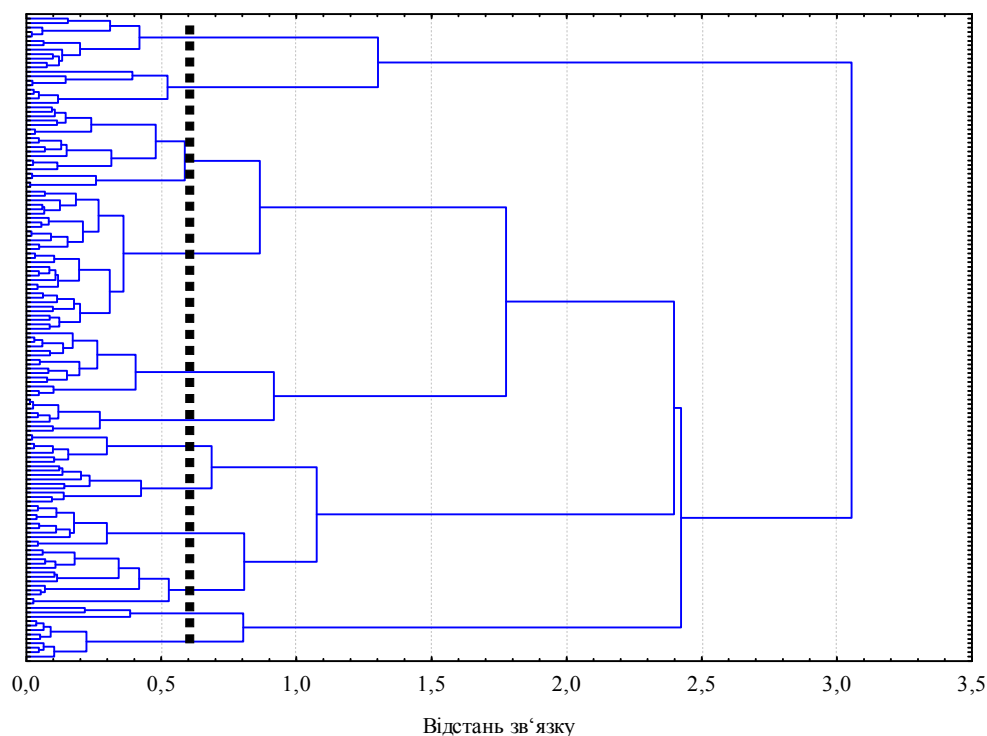


Рис. 13. 1. Кластеризація угруповань тварин за властивостями K -консорцій
Штрих-пунктиром показаний рівень виділення 12 кластерів

У результаті кластерного аналізу одержана ієрархічна дендрограма, яка вказує на міру подібності консортивної структури угруповань ґрунтових тварин біогеоценозів степового Придніпров'я. Рівень виділення однорідних груп біогеоценозів в результаті кластерного аналізу досить довільний та більшою мірою визначається суб'єктивною оцінкою дослідника. Треба прагнути до компромісу, в якому, з одного боку, є необхідність одержати більшу кількість кластерів, які б могли відображати детальніше екологічні умови, а з іншого – кластери повинні бути більш представницькими (містити більшу кількість варіантів, тобто бути більш загальними та менш випадковими). В нашому випадку можна виділити 12 кластерів (рівень подібності на рисунку показаний штрих-лінією).

Кожна функціональна група біогеоценозів характеризується складною композицією консорцій, які належать r - та K -типам (табл. 13. 1).

Спектри консорцій дають можливість дати змістовну характеристику відповідним функціональним групам біогеоценозів.

13.2. Степанти

Степові зональні угруповання на рівні функціональної структури тваринного населення ґрунтів утворюються за допомогою зв'язку двох типів K -консорцій: *Aporrectodea rosea* та *Lepidoptera* (кластери 3 та 4). Основна функціональна роль першої з них – виконання процесів гуміфікації рослинних залишків, другої – мінералізація органіки. Суттєву роль у степових ценозах відіграє r -консорція *Agriotes gurgistanus*, здатна функціонувати за умов де-

**Розподіл консорцій за функціональними групами (кластерами) угруповань
грунтових тварин біогеоценозів степового Придніпров'я**

Консорція	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>K</i> -консорції												
<i>Aporrectodea rosea</i>	–	–	0,14	0,13	0,08	0,25	0,12	0,07	0,06	0,08	0,08	0,06
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	0,1	0,08	–	–	–	–	–	0,17	0,07	0,06	0,07	0,16
<i>Dendrobaena octaedra</i>	0,1	0,06	–	–	–	–	–	0,06	–	0,05	0,07	–
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	0,06	–	–	–	–	–	–	0,06	0,1	–	–	0,05
<i>Eiseniella tetraedra</i>	–	0,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Helodrilus tuberculatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	0,06	–	–	–	–
<i>Lepidoptera</i>	–	0,07	0,29	0,15	0,11	–	0,09	0,07	–	0,11	0,08	0,08
<i>Melolontha melolontha</i>	–	–	–	0,06	0,06	0,13	0,13	0,06	–	0,06	–	–
<i>Octodrilus transpadanus</i>	–	–	–	–	0,06	–	–	–	–	–	0,06	0,05
<i>Octolasion lacteum</i>	–	–	–	–	0,07	–	–	0,06	–	0,05	–	–
<i>r</i> -консорції												
<i>Tipulidae</i>	–	0,13	–	–	–	–	–	–	–	0,08	0,07	0,11
<i>Agriotes gurgistanus</i>	–	–	–	0,08	0,13	–	–	–	–	–	–	–
<i>Agulla</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,04	–	–	–
<i>Amara similata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	–	–
<i>Amphimalon solstitialis</i>	–	–	–	–	0,03	–	0,04	–	–	0,03	–	–
<i>Brosicus</i>	0,04	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Carabus</i>	0,04	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Dolichopodidae</i>	–	–	0,03	0,03	0,07	–	–	–	–	–	0,07	–
<i>Geophilus proximus</i>	0,06	0,06	0,04	0,1	0,06	0,04	0,07	0,03	0,03	0,04	0,14	0,04
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	0,01	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Harpalus tardus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,02	–	–	–
<i>Helops coeruleus</i>	–	–	–	–	–	0,12	–	–	–	0,03	0,03	–
<i>Nesovitrea petronella</i>	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Notiophilus</i>	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ophonus punctatulus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,04	–	–	–
<i>Pachimerium ferrugineum</i>	–	–	0,25	0,25	0,04	0,03	0,07	–	–	0,04	–	–
<i>Prosternon tessellatum</i>	–	–	0,05	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–
<i>Protracheoniscus topcziewi</i>	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03
<i>Rossiulus kessleri</i>	0,04	0,03	0,07	0,04	0,04	–	0,05	0,03	0,12	0,05	0,02	0,03
<i>Schendyla nemorensis</i>	–	0,01	–	–	–	–	–	–	–	–	0,01	–
<i>Selatosomus aenus</i>	–	–	–	–	–	–	0,04	–	0,14	–	–	–
<i>Silpha quadripunctata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,06	–	–
<i>Staphilinus caesareus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,02	–	–
<i>Tabanidae</i>	–	–	–	–	–	–	–	0,04	–	0,03	–	0,02
<i>Trachelipus rathkii</i>	0,19	0,18	0,02	0,07	0,09	0,09	0,06	0,18	0,11	0,07	0,11	0,16
<i>Aeoloides rossii</i>	0,04	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Примітки: в таблиці наведені частки чисельності відповідної консорції від загальної чисельності ґрунтових тварин за групою (по стовпчику). Для *K*-консорцій наведені дані вищі 0,05, а для *r*-консорцій – вищі за 0,01

фіциту вологи. Разом ці консорції виконують важливу роль у степовому типі кругообігу речовин. У дерново-степових чорноземоподібних ґрунтах ариї функціональна роль консорції *Agriotes gurgistanus* значно знижена, чим ці ґрунти у зоологічному відношенні відрізняються від чорноземів справжніх степів.

Важливу роль у степових угрупованнях виконують консорції, де ключову роль відіграють власне ґрунтові хижакі: *Dolichopodidae*, *Geophilus proximus*, *Pachimerium ferrugineum*.

Представники підстилкового функціонального блоку також займають своє місце у функціональній структурі степових угруповань, але вони належать до лісових функціональних блоків (*Rossiulus kessleri*) або лугових (*Trachelipus rathkii*). Слід відзначити, що пред-

ставники лісових або лугових консорцій у степу можуть бути або мігрантами з сусідніх біогеоценозів, або постійними мешканцями степу. Найповніше вони інтегровані у функціональну структуру відповідного типу кругообігу (лісового або лугового). У степу лугові та лісові елементи інтегруються в домінуючі степові консортивні взаємозв'язки, при цьому привносять особливості того типу кругообігу, до якого вони найбільше пристосовані. Це явище тимчасове та спостерігається обмежений відрізок часу, коли кліматичні умови в степу дещо відповідають особливостям лісового або лугового мікроклімату, наприклад рано навесні після танення снігу або восени після значних опадів. Такі особливості є характерними для степу, але повторюються через декілька років.

Степовий тип кругообігу також проникає в ті біогеоценози, де панівними є інші типи біологічного кругообігу. Вплив зональних факторів у формі проникнення степових елементів відслідковується в багатьох азональних та інтразональних біогеоценозах.

Представники ценоморфи степантів формують функціональну основу діяльності ґрунтових безхребетних у більшості біогеоценозів степової зони. При цьому відповідно до екологічних умов функціональна структура угруповань доповнюється іншими компонентами.

Особливістю степового кругообігу під пологом лісової рослинності у штучних насадженнях є доповнення функціональної структури *K*-консорцією *Melolontha melolontha*. Консорції степового типу біологічного кругообігу проникають і у природні лісові біогеоценози, але доповнюються там консорціями *Octodrilus transpadanus*, *Octolasion lacteum* та *Amphialon solstitialis* (кластер 5). Ці консорції найчастіше зустрічаються в межах біогеоценозів, що належать лісового типу кругообігу. Разом із консорціями степового типу вони формують якісно своєрідну функціональну основу, внаслідок діяльності якої в байрачних та пристінних біогеоценозах формуються чорноземи лісові.

Необхідно відзначити, що у сучасний період степові біогеоценози зазнали суттєвого перетворення, внаслідок чого значно змінилась функціональна структура тваринного населення. Але можливо відтворити ту структуру, внаслідок діяльності якої власне і були сформовані степові ценози та результат їх діяльності – чорноземні ґрунти.

Основою консортивної структури тваринних угруповань чорноземного ґрунту у степу є екологічна група норних дощових черв'яків. Поряд із власне ґрунтовою формою *A. rosea* в степових умовах комплекс дощових черв'яків складається з норних видів (*O. transpadanum* та *D. magiropolienis*). 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 досить чутливі до цілісності ґрунтового покриву, в залишках степової рослинності (так звані степові цілинки) мешкають тільки черв'яки *A. rosea*. Норні види дощових черв'яків – активні ґрунтоутворювачі. Вони виконують значну роботу з педотурбації та перетворення рослинних залишків. Унаслідок їх діяльності формується значно розвинута дрилосфера, яка є центром комплексу процесів ґрунтоутворення. Ці тварини здатні затягувати рослинні залишки у мінеральні шари ґрунту, при цьому значно збільшується гумусований горизонт. Копроліти дощових черв'яків сприяють утворенню водостійкої структури ґрунту. Система ходів черв'яків, яка поширюється на значну глибину у ґрунті, дає можливість переживати несприятливі періоди року (взимку – промерзання ґрунту, влітку – пересихання). Безумовно, інтенсивність процесів гумусоутворення в степу залежить від функціональної активності консорцій, де ядром виступають дощові черв'яки.

Діапазон активності черв'яків-норників простягається уздовж усього ґрунтового горизонту, в цьому полягає особлива функціональна важливість цієї групи, але ця ж обставина пояснює їх чутливість до змін середовища, особливо антропогенного походження. Розорювання, випас худоби порушують цілісність ґрунтового покриву, що негативно впливає на черв'яків-норників.

Власне ґрунтова форма *A. rosea* пов'язана з ґрунтовою товщею, тому більш толерантна до зовнішнього впливу. У більшості степових угруповань основу функціонального блоку ґрунтових тварин-гуміфікаторів складає саме цей вид.

Важливою особливістю степового типу кругообігу є то, що значна кількість органічної речовини потрапляє у ґрунт з опадом коріння, що відбувається в активній фазі вегетації. Тому навесні біологічна активність чорноземних ґрунтів значно активізується, спостерігається збільшення кількості гумусоутворювачів *r*-стратегів – малощетиноквих черв'яків *Enchytraeidae*. Звичайно це спостерігається згодом після танення снігу: коли ґрунт сильно насичений вологою, він швидко прогрівається і відбувається співпадіння значної кількості вологості з температурою ґрунту, достатньою для діяльності ґрунтових тварин. Активна діяльність дощових черв'яків та енхітреїд попереджує формування анаеробних умов, які можуть виникнути при перезволоженні ґрунту, коли підвищується температура середовища. Комбінація аеробних та анаеробних умов сприяє активізації процесів гумусоутворення. Цей період сприятливий для діяльності підстилкових сапрофагів – диплопод та ізопод. Збільшення чисельності сапрофагів призводить до зростання кількості ґрунтових хижаків. У подальшому, коли чисельність сапрофагів зменшується і вони поступаються фітофагам, саме на них спрямовується прес хижаків.

Після тимчасового періоду достатнього зволоження навесні настає дефіцит вологи, що є звичайним для степу. Сапрофаги переходять на живлення живими рослинними тканинами, домінуючою групою стає комплекс облігатних фітофагів. Існують дві зони функціональної активності фітофагів у степу: куртини злаків та ґрунт між ними. Наприклад з корінням злаків пов'язані личинки жуків-коваликів роду *Agriotes*, а дротянки роду *Selatosomus* злаковими рослинами не живляться, а віддають перевагу насінню, вміст якого вигризують, підземним стеблам, кореням та коренеплодам. Личинки пластинчастовусих також живляться більш грубим корінням, під час травлення вміст кишечника цих тварин зазнає впливу сильно лужного середовища. Внаслідок діяльності фітофагів переважним процесом є мінералізація органічної речовини.

Діяльність як ґрунтових сапрофагів, так і фітофагів призводить до розпушення ґрунту, внаслідок чого порушуються його капілярні каналці, а таким чином зменшується інтенсивність випаровування води з поверхні чорнозему.

Серед хижаків у степу переважають власне ґрунтові форми, насамперед губоногі та сколопендрові багатоніжки.

13.3. Сильванти

Тваринне населення лісів зазнає впливу багатьох ценотичних чинників та залежно від екологічних умов несе відбиток степового, лугового або болотного типів кругообігу. Навіть у моноценозах щодо структури рослинності тваринне населення лісового ґрунту в умовах степової зони завжди має особливості степових зональних чинників. Загалом, найхарактернішою властивістю лісового комплексу ґрунтових безхребетних є значне функціональне різноманіття екологічної структури. Функціональною діяльністю безхребетних у лісі охоплені всі ґрунтові горизонти: підстилка, гумусовані горизонти і навіть верхня частина ґрунотвірної породи.

Лісова підстилка є важливим осередком функціональності тваринного населення ґрунту у лісі. Основу консорцій степантів формує підстилковий дощовий черв'як *Dendrobaena octaedra*. Цей вид здатен досить швидко розмножуватися, його особини швидко рухаються. Порівняно з іншими видами дощових черв'яків ця підстилькова форма має малі розміри, а відповідно – високу питому активність метаболізму та споживання їжі. Живиться ліською підстилкою, що розкладається. Максимальної чисельності та активності досягає у мезофільних та гігрофільних стаціях, але здатен існувати і в порівняно посушливих умовах у лісі. Потребує значного розвитку ліскової підстилки. В містах скупчення рослинних залишків, а особливо в деревині, що гние, зустрічається ще один лісовий підстилковий черв'як – *Dendrodrilus rubidus tenuis*. Просторовий розподіл цих сапротрофних олігохет співпадає з розподілом хижих турунів-

сильвантів *Pterostichus oblongopunctatus*, *P. strenuus*, *Anisodactylus signatus*, *Carabus granulatus* та інших. Безумовно, між цими видами існує трофічний консортивний зв'язок. Важливу консортивну роль відіграють також і коротконадкрилі жуки-стафіліни. Серед них багато хижих форм, але досить звичайними є міцетофаги, фітофаги та некрофаги. Найважливішою особливістю стафілінів є тісний зв'язок із лісовою підстилкою. На процеси у підстилці коротконадкрилі жуки чутливо реагують, а також беруть у них активну участь.

До консортивних угруповань сильвантів належать також тварини, що живляться живими рослинними тканинами. Це личинки жуків-коваликів *Adrastus limbatus*, *Agriotes lineatus*. До сильвантів належать також тварини, що живляться живими рослинними тканинами. Це личинки жуків-коваликів *Adrastus limbatus*, *Agriotes lineatus*. Жуки *Agriotes lineatus* відкладають яйця у верхні шари ґрунту невеликими групами у зволожені місця. За нестачі вологи яйця не розвиваються й гинуть. Формування осередків розмноження пов'язане із трав'янистою злаковою рослинністю. Личинки харчуються насінням, проростками, молодими стеблами, корінням і коренеплодами, які знаходять по запаху. Здатні обходитися без їжі тривалий час, але без контактного зволоження швидко гинуть. Личинки дуже чутливі до посухи й у пошуках оптимальних умов здійснюють постійні переміщення. Так, ранньої весни вони піднімаються у верхній шар ґрунту, який добре прогрітий, а пізньої осені переміщуються на більшу глибину від верхнього шару, який промерзає. Тіло добре пристосоване до пересування в ґрунті: циліндричне, гладке й тверде. Копальним органом служить клинчаста голова, ноги виконують опорну й рухову функцію, загострений каудальний сегмент використовується для фіксації положення тіла й зворотного руху. Гігрофіл, екологічно пластичний. У лісовій і лісостеповій зонах звичайний на суходільних і заплавних лугах, на орних угіддях, у степу зустрічається переважно в заплавах річок і в лугових стаціях із підвищеною зволоженістю. Віддають перевагу ґрунту з більшим умістом рослинних залишків і гумусу (лугові, лучно-торф'янисті ґрунти й торфовища) (Гурьева, 1979). Жук *Agriotes lineatus* більше відповідає екологічному стандарту лугових видів, але в умовах степової зони зустрічається переважно у лугово-лісових заплавних угрупованнях та функціонально тісно пов'язаний саме з видами-сильвантами.

Підстилковий (епігейний) функціональний блок сильвантів переважає ґрунтовий (ендогейний) блок у 10 разів за чисельністю і у 25 – за біомасою. Домінуючою функціональною групою за чисельністю та біомасою серед сильвантів є сапрофаги. Серед фітофагів переважають факультативні форми з широким трофічним спектром, серед якого фітофагія – один із можливих трофічних режимів. Цим блок лісових фітофагів суттєво відмінний від степантів, де важливу роль відіграють облігатні фітофаги, або факультативні, у яких фітофагія є головним серед можливих трофічних режимів.

Необхідно відзначити, що до складу функціональної структури тваринного населення лісових ґрунтів в умовах степової зони належать консорції, що відповідають різним типам кругообігів. Самі консорції є функціонально унікальними та своєрідними для степової зони. Тобто компоненти, які за умов власне лісової зони є сильвантами, відповідно до правила зональної зміни стацій в умовах степової зони входять до функціонального блоку пратантів або палюдантів. Але більш високий рівень інтеграції в систему лугового або болотного типів кругообігу не перешкоджає виконувати важливу функціональну роль в межах лісового типу кругообігу і доповнювати власне консорції сильвантів. Крім того, лісові угруповання зазнають значного впливу степових зональних факторів і за рахунок консорцій степантів значно збільшується функціональне різноманіття лісових біогеоценозів.

Зоною головної функціональної напруженості сильвантів є лісова підстилка. Процеси розкладу органічної речовини підстилки, їх інтенсивність та спрямованість (мінералізація та гуміфікація) перебувають під впливом консорцій тварин-сильвантів. Екологічна лабільність видів-консортивів значною мірою визначає здатність стійкого функціонування лісового комплексу в екстремальних умовах степового оточення, як на рівні впливу кліматичних факторів, так і на рівні конкурентних відносин між сильвантами та степантами.

13.4. Пратанти

Ґрунтові тварини-пратанти, або лугові види, є дуже складним комплексом видів своєрідного генезису в умовах степової зони. Відповідно до правила зональної зміни стацій багато лісових видів пересуваються в екологічному просторі, значно змінюючи умови свого існування порівняно з тими, які їм властиві в умовах лісової зони. Відбувається немовби спресовування розподілу видів під впливом факторів степового зонального оточення, а місцем екологічного оптимуму стають лугові місцеперебування.

Дефіцит вологи та нестабільний водним режим ґрунтів є важливим лімітуючим фактором в умовах степової зони. Лісові біогеоценози володіють значним пертинентним потенціалом, але навіть ліс не завжди здатен протидіяти зональному оточенню. Відсутність водного живлення за рахунок ґрунтових вод притаманна багатьом місцеперебуванням, де розвивається лісова рослинність у степовій зоні.

Ґрунтове живлення призводить до розвитку лугового процесу. Ґрунти лугового ряду пов'язані з ділянками центральної та притерасної заплави степових річок, пониженнями рельєфу на арені, нижніми третинами крутих берегів річок, а також із тальвегами байраків та балок. Близький рівень стояння ґрунтових вод значно сприяє оптимізації водного режиму ґрунтів щодо вимог безхребетних тварин, які в них мешкають. Крім того, зв'язок із депресіями рельєфу призводить до накопичення маси гумусованого ґрунту. Лугові ґрунти часто характеризуються значним гумусованим горизонтом.

Ґрунти з ознаками лугового процесу є своєрідними рефугіумами, де локалізується значне функціональне різноманіття ґрунтових тварин. Якісний склад тваринного населення лугових ґрунтів не є специфічним. Вони відрізняються більшими кількісними значеннями багатьох функціональних груп. Лугові ґрунти є джерелом міграційного розселення тварин у сусідні, більш екологічно жорсткі, місцеперебування.

Функціональна структура пратантів охоплює всі ґрунтові горизонти. Ядра консорцій пратантів розміщуються у ґрунтово-підстилковому середовищі (консорція *Eisenia nordenskioldi*), верхньому ґрунтовому горизонті (консорція *Aporrectodea trapezoides*) та середньому ґрунтовому горизонті (консорція *Octolasion lacteum*). Усі консорції пратантів мають функціональну спрямованість на гуміфікацію рослинних залишків. Тобто для функціонального блоку пратантів властивий активний процес гуміфікації, який відбувається в межах усього ґрунтового горизонту.

Важливу функціональну роль серед пратантів виконують підстилкові первинні (*Megaphyllum kievense*, *Trachelipus rathkii*, *Euomphalia strigella*) та вторинні (*Schizothuranius dmitriewi*) мінералізатори-карболіберанти. Їх значення полягає в збагаченні ґрунту важливими мінеральними речовинами, що лімітують інтенсивність біологічного кругообігу (азот, фосфор, калій), а також у мацерації рослинних залишків, після чого вони стають придатними до споживання вторинними споживачами-нітроліберантами.

Серед пратантів потужно розвинена група кальцефільних безхребетних – *Megaphyllum kievense*, *Euomphalia strigella*, *Octolasion lacteum*, *Trachelipus rathkii*. Кальцій є важливим фактором, який впливає на структурні властивості ґрунтів. Тому функціональну роль цієї групи треба визнати як дуже важливий чинник родючості ґрунтів.

Зволожені лугові ґрунти сприяють значному росту чисельності олігохет *Enchytraeidae*. Вони здатні активно перетворювати органічні рештки, а також є важливим джерелом живлення для багатьох пратантів-хижаків: *Monotarsobius curtipes*, *Stratiomyidae*, *Opilio*, *Athous haemorrhoidalis*, *Anostrius globicollis*.

Роль тварин-фітофагів у консорціях пратантів дуже мала. Фітофаги представлені переважно формами з широким трофічним спектром, серед яких фітофагія є одним із можливих режимів живлення. Так, молюски *Euomphalia strigella* скоріше є фітосапрофагами. Ще

один фітофаг – 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). Таким чином, на противагу консорціям степантів, де фітофаги – важливий функціональний компонент із високими кількісними властивостями та різноманіттям, у консорціях пратантів фітофаги займають мінорне положення.

Функціональні об'єднання пратантів за сприятливих умов здатні поширюватися, при цьому утворюючи складні функціональні комплекси: лугово-степові, лугово-лісові, лугово-болотні.

13.5. Палюданти

На фоні такої загальної особливості степової зони як дефіцит вологи в болотних ценозах спостерігається зворотна ситуація – надлишок вологи виступає як лімітуючий фактор. Надлишкова кількість води в болотних біогеоценозах призводить до формування анаеробних умов у ґрунті вже на невеликій глибині. Внаслідок цього діяльність багатьох організмів, здатних розкладати органічну речовину, стає неможливою. Характерним горизонтом болотних ґрунтів є торф'яний, який виникає як наслідок низької інтенсивності розкладання мертвих рослинних решток. Торф'яний горизонт є ознакою так званого болотного типу гумусоутворення.

Особливістю функціонування угруповань ґрунтових тварин у болотних ценозах є значне переважання за чисельністю, біомасою та різноманіттям підстилкових форм над власне ґрунтовими. Болотне середовище для ґрунтових тварин дуже мінливе, тому суттєві значення у функціональній структурі мають *r*-консорції, а *K*-консорції болотних ценозів (*Eiseniella tetraedra*, *Tipulidae*) порівняно з динамічними властивостями консорцій інших біогеоценозів (лісових, лугових) більше тяжіють до *r*-стратегії.

Мінливість екологічних болотних ценозів умов визначається існуванням угруповань ґрунтових тварин на межі між водним середовищем (у періоди повені – у водному середовищі) та наземним. У період спеки певні ділянки боліт можуть також пересихати. Динаміка рівня води та пов'язаний з нею баланс аеробних-анаеробних умов формують тимчасово придатні умови для життя тварин, у межах яких педобіонтам треба виконати певні біологічні функції – ріст та розмноження.

У трофічній структурі консорцій палюдантів переважають сапрофаги та фітосапрофаги. Серед сапрофагів важливу роль відіграють гуміфікатори, здатні існувати в умовах перезволоження. Це амфібіотичний вид дощових черв'яків *Eiseniella tetraedra*, ґрунтово-підстилкова форма *Lumbricus rubellus*, личинки комарів-довгоніжок *Tipulidae*. До первинних руйнівників органічних залишків належить мокриця *Protracheoniscus topezievi*, чисельність та функціональна роль якої в болотних екосистемах дуже потужна. Мокриці здатні переробляти значну кількість органічної речовини.

Характерним для болотних ценозів є комплекс черевоногих молюсків, які є фітосапрофагами – *Aegopinella nitens*, *Coretus corneus*, *Discus ruderatus*, *Euconulus fufvus*, *Nesovitrea petronella*, *Pseudotrichia rubiginosa*, *Succinea oblonga*, *S. pfeifferi*, *Vallonia pulchella*, *Vitrinia pellusida*, *Zonitoides nitidus*. Наявність черепашки в цих тварин є важливою адаптацією, що дозволяє молюскам жити на межі двох середовищ існування – водного та наземного. Велика чисельність та різноманіття цих фітосапрофагів визначають їх функціональну роль у болотних угрупованнях. Значна кількість енергії та речовини в болотному кругообігу проходить саме через цю функціональну групу. Молюски-фітосапрофаги щодо їх ставлення до умов вологості формують поступовий ряд від ультрагідрофільних амфібіотичних до мезо-

фільних форм, що дозволяє виконувати їх функціональну роль в умовах дуже мінливого середовища.

Сапрофітофагами з широким трофічним спектром є деякі личинки жуків-коваликів (*Aeoloides rossii*, *Agriotes obscurus*, *Cidnopus minutus*). В умовах надлишку води фітофагія вже не є, на відміну від ксерофільних стацій, адаптацією до умов вологості. Для ґрунту як середовища існування загалом характерні форми з широким спектром живлення. І якщо облігатний трофічний режим не має адаптивного значення, то перевагу здобувають ті тварини, яким властивий більш широкий можливий спектр об'єктів живлення. З іншого боку, в болотних ценозах у межах степової зони рівень перезволоження дуже мінливий і протягом короткого періоду може змінюватися аж до окремих посушливих ділянок, у межах яких фітофагія може бути дуже важливою адаптивною особливістю. Крім того, в болотному ґрунті життя концентрується поблизу поверхні підстилки на межі градієнта анаеробних та аеробних умов. Це стосується як тварин, так і рослин. Мінливість умов сприяє швидкому росту рослин. Живі тканини є природним значним джерелом енергії, і якщо тварина володіє здатністю використовувати рослину як трофічний субстрат ще до того, як вона відімре і ще насичена речовинами, що легко можуть бути засвоєні (цукрові речовини, білки, жири), то це, безумовно, є суттєвою конкурентною перевагою.

Різноманітним та численним є блок хижаків. Домінують підстилкові багатоніжки-кістянки *Monotarsobius aeruginosus* та *Lithobius forficatus*. Останній, власне кажучи, дуже поширений у багатьох біотопах різного рівня зволоження, але найчастіше зустрічається саме в болотних ценозах. Численна група жужелиць (*Notiophilus*, *Bembidion*, *Panagaeus* – детальніше у роботі В. В. Бригадиренка, 2003) та жуків-стафілінів (*Atrecus*, *Coprophilus*, *Philontus*, *Quedius*). Важливу роль у консорції виконують павуки (*Tetragnatha*, *Xysticus*, *Clubiona*, *Xerolycosa*, *Lyniphidae*). Для боліт властиві хижі личинки жуків-коваликів (*Cardiophorus cinereus*, *Lacon querceus*, *Selatosomus nigricornis*).

Чорновусий ковалик *Selatosomus nigricornis* Panz поширений 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 у гнилих пнях, нерідко під пологом лісу, у заплавах рік або біля водойм. Всеїдні з перевагою хижацтва (Долин, 1978).

Болотні угруповання є осередком розмноження багатьох ґрунтових тварин, а також місцем, куди спрямовані міграційні потоки в період посухи в біогеоценозах, що їх оточують. Висока чисельність та інтенсивна динаміка угруповань тварин, які відрізняються пристосуваннями для захисту від хижаків, обумовлюють високе різноманіття комплексу зоофагів болотних екосистем. Для стійкої динамічної системи, яка зазнає постійного впливу з боку екологічного оточення, дуже важливі розвинені механізми біологічного контролю, що утворюються завдяки різноманітному комплексу хижаків.

Таким чином, порівняно зі степовими зональними угрупованнями, болотні екосистеми перебувають на іншому боці градієнта зволоження, де надлишок води виступає в ролі лімітуючого фактора. Загальною особливістю болотних угруповань є функціонування за умов дефіциту кисню, коли процеси мінералізації значно поступаються процесам гуміфікації. Власне горизонт, придатний до життя тварин, дуже тонкий. Щільність тваринного населення на одиницю об'єму в болотних ценозах дуже значна. Міграція у вертикальному напрямку як реакція на зміни умов вологості, що є закономірною реакцією ґрунтових тварин в інших біогеоценозах, у болотних умовах майже неможлива. Крім вологості та аеробних-анаеробних умов додається як лімітуючий фактор концентрація болотних газів. Горизонтальна міграція та життя на поверхні субстрату є найбільш поширеною життєвою стратегією, властивою для палюдантів.

14 Консорції та екологічні матриці

14.1. Консорція в екологічному гіперпросторі

Учення про консорції виникло як формалізація взаємозв'язку живих організмів між собою. Жива речовина в просторі й у часі розподілена контагіозно, вона своїми властивостями відрізняється від навколишнього середовища. Певна концентрація речовини, що відрізняється від властивостей середовища в цілому, вже має властивість перетворювати це середовище та характеризується високим рівнем негативної ентропії. Поступове зниження негативної ентропії ядра консорції призводить до виникнення різноманіття у таксономічному й екологічному аспекті. Крім того, подібний хімічний склад живих організмів робить один організм концентрованим скупченням необхідних речовин для іншого. Такий взаємозв'язок робить необхідним каскадне (послідовне рівень від рівня) зосередження живих організмів, в основі якого перебуває функціональний взаємозв'язок. Таке зосередження взаємодіючих організмів, в основі якого є джерело негативної ентропії, становить консорцію.

Взаємозв'язок життєвого шляху живих організмів та їх просторово-часова сполученість є давно відомим фактом, що знаходив своє відбиття в різних термінах і концепціях. Озвучена на початку 1950-х років двома відомими біологами – В. І. Беклемішевим і Л. Г. Раменським – ідея консорції гармонійно вписалася в нову тоді концепцію біогеоценозу В. М. Сукачова. Біогеоценоз – це єдність різних компонентів живої й неживої природи в межах фітоценозу, але конкретним вираженням механізму цієї єдності могла стати консорція. У практичному аспекті не вистачало методологічної основи для інтеграції підходів у дослідженні ґрунту, клімату й живих організмів у межах біогеоценозу. Тому на першому етапі свого розвитку концепція консорції дуже сильного впливу зазнала з боку природи об'єкта, який вивчав той або інший дослідник. Звідси суперечки про природу ядра консорції (індивідуальної або популяційної його природи, що може бути в центрі консорції – автотроф або гетеротроф, про роль і місце деструкторів у консорціях), полеміка про межі консорції (протиріччя між просторовою визначеністю цієї конструкції й розмиванням її меж при збільшенні числа центрів).

Траєкторія полеміки до екосистемних основ була повернута М. А. Голубцем і Ю. М. Чернобаєм (1983), які знову зробили акцент на екосистемних властивостях консорції – роль навколишнього середовища, роль кругообігу речовин, значення деструкторів у функціонуванні консорцій. Велика увага цими дослідниками була приділена властивостям стійкості консорцій, що є основою стійкості біогеоценозів. Й. Царик та І. Царик (2002) відзначають: «консорція має ознаки системи й може бути об'єктом екосистемних досліджень, які допоможуть пізнати специфіку функціонування екосистем у природних і змінених людиною умовах».

Питання синекології й аутокології, еволюції організмів, охорони екосистем і біорізноманіття можуть розглядатися з консортивної точки зору.

Однак екосистемний характер консорції не знімає питання про її специфічні властивості: яка особливість дозволяє певну екосистему розглядати як консорцію?

Для вирішення цього питання можливо прийняти підхід А. А. Петрушенка (1971), використаний ним для визначення поняття «система»: потрібно визначити поняття «консорція» у системі близьких до нього понять.

Поняття консорція розглядається поряд із такими поняттями як біоценоз, біотоп, синузія, трофічний ланцюг, екологічна ніша.

Біоценоз – географічно визначена спільність живих організмів, що, у свою чергу, складається з пов'язаних між собою угруповань видів – синузій. Угрупованням синузійального типу розглядається консорція, основною особливістю якої є наявність прямих зв'язків організмів, які виникли в ході історичного розвитку (Арнольди, Арнольди, 1963).

Часто вказується, що природа консорцій не зводиться тільки до трофічних взаємодій. Крім того, на противагу трофічним ланцюгам, указується на прямі й тісні зв'язки в консорціях, тоді як опосередковані, а часто випадкові зв'язки, характерні для трофічних ланцюгів.

Для розуміння природи консорції важливою є ідея про екологічний гіперпростір, що лежить в основі концепції екологічної ніші Хатчинсона. Кожний ресурс або змінна середовища задає вимір простору, всі виміри в сукупності формують гіперпростір, у якому здійснюються екологічні процеси. Теорія екологічної ніші Хатчинсона вказує на відношення до цього простору видових популяцій. Консорції також займають певне місце в цьому просторі.

Важливим моментом є ідея просторово-часової масштабності явищ в екологічному просторі. Природа й динаміка процесів залежать від того, яку довжину вони займають у просторі, який обсяг простору займають діючі учасники взаємодії, а також від фактора часу здійснення процесу. Масштабно-часові перетворення не ізометричні, при зміні масштабу здійснення або розгляді явища його природа може докорінно змінюватися.

В основі ідеї консорції лежить взаємозв'язок між живими організмами. Взаємозв'язок може здійснитися за певних умов. Насамперед, це контакт, що відбувається в певному місці в певний час. Розбіжності у просторі або в часі унеможливають взаємодію. У цьому полягає природа топічних взаємозв'язків у консорції. Крім просторово-часового збігу, необхідно додати необхідність масштабної домірності, необхідної для взаємодії.

Екологічні процеси відбуваються в екологічному просторі, що багатовимірною (гіперпростір). Багатовимірний простір може бути спроектований у простір меншої розмірності. Проекція екологічного простору в площину трофічних взаємодій дозволяє розглянути трофіку угруповання, а саме – трофічні ланцюги. Трофічний простір заданий трофічними рівнями як вимірами, а одиницею часу в цьому просторі є інтервал між трофічними подіями. Геометрія екосистеми в тій або іншій проекції має зовсім особливі властивості через зміну відносного положення об'єктів у цій проекції й зміни перебігу часу. Тому більш «далекі» взаємодії з позиції консорції в цілому можуть бути більш «близькими» з погляду трофічної мережі.

Приналежність того або іншого організму до певного трофічного рівня – досить жорстко детермінована властивість. Однак конкретна взаємодія у трофічній мережі випадкова. Якщо ми розглядаємо екосистему як трофічну мережу, то перед нами проявляється її організація як внутрішня необхідність у трофічному просторі.

Межі консорції визначаються як згусток функціональних взаємодій у всіх екологічних вимірах. Межі консорції означають цілісну єдність, тобто існування емерджентних властивостей екосистеми у всьому гіперпросторі, а не тільки в одній його проекції.

У формуванні екологічного простору, у якому існує консорція як екосистема, беруть участь виміри, що характеризують топічні, трофічні, форичні й фабричні зв'язки. Таким чином, консорція – це екосистема більшої розмірності, ніж трофічна мережа, а остання є лише частковим проявом консорції.

За критерієм необхідності існування консорція відрізняється від синузії. На відміну від консорції, синузія зовнішнім чином необхідна. Зовнішні фактори середовища створюють у деякій ділянці просторово-часового континууму сприятливі умови для деяких видів живих організмів. Ця сприятлива ділянка займається певним набором видів, склад якого, власне кажучи, випадковий і зовнішнім чином необхідний – коли зовнішня необхідність зникає, зникає й ця синузія, їй на зміну приходить інша. Синузія необхідна у фізичному просторі, тоді як консорція необхідна в просторі більшої розмірності. Синузія відповідає поняттю множини, тоді як консорція – поняттю система. Система – один із варіантів множини, тому збільшення числа вимірів, у межах яких внутрішнім чином необхідна синузія, перетворює її на консорцію. Синузія як множина може складатися з консорцій, які є системами.

Консорція як система внутрішнім чином необхідна. Внутрішньосистемні зв'язки (трофічні, топічні, форичні, фабричні) надають консорції цілісності і стійкості у просторі й у часі. Значна діяльність, що відбувається між організмами у процесі здійснення консортивних зв'язків, робить консорцію функціональною одиницею біогеоценозу.

Екологічний простір, крім того, що є теоретичною конструкцією, повинен бути заданим за допомогою конкретних мір. Такою мірою екологічного простору є екологічна матриця. Екологічний простір проявляє себе у фізичному просторі й часі. Тому характеристики екосистеми в конкретній точці простору й часу повинні бути описані в екологічних термінах. Екологічними термінами (властивостями) є міри чисельності, розмаїтості й екологічної структури екосистеми. Ці терміни є емерджентними властивостями екосистеми, тобто описують її як цілісне утворення. Матриця, що складається з описів поведінки екосистеми у просторі й у часі (рядки матриці) і екологічних властивостей (стовпці), є екологічною матрицею.

Підматрицею (проекцією екологічної матриці), де зазначені фізичні координати й міри видового різноманіття, може бути описана синузія. Підматрицею екологічної матриці, де зазначені трофічні взаємодії, може бути описана трофічна мережа. Аналогічно можна одержати топічні, форичні, фабричні проекції.

14.2. Екологічні матриці та візуалізація екологічного простору

Консорція – це концентрована функціональна взаємодія організмів у всіх вимірах екологічного гіперпростору.

У таблиці 14. 1 наведена екологічна матриця угруповання мезофауни чорнозему лісополіпшеного. Екологічна матриця дозволяє уявити функціональну структуру тваринного населення, бо в ній міститься не тільки інформація про видовий (ценопопуляційний) склад угруповання, а й його консортивні властивості. Кожний вид уже не є рівновіддаленим від іншого, а має характеристику, яка включає його в систему відносин з іншими учасниками угруповання.

На основі екологічних властивостей, наведених в екологічній матриці, види (ценопопуляції) можуть бути порівняні, а результати порівняння можуть бути подані кількісно у вигляді відстані видів у екологічному гіперпросторі. Порівняння кожної пари видів дає матрицю відстаней між видами в екологічному гіперпросторі (табл. 14. 2). Ця матриця квадратна, число її рядків та стовпців дорівнює числу видів. На головній діагоналі матриці стоять нулі, оскільки вид повністю подібний самому собі, тобто екологічні розбіжності в межах ценопопуляції вважаються мізерними. Повністю відмінні види знаходяться на відстані, що дорівнює одиниці. Інші види, залежно від ступеня подібності/відмінності, розташовані на відстані в екологічному просторі в інтервалі від нуля до одиниці. Оскільки відстань між видами встановлена на основі консортивно-функціональних ознак, то і кількісно охарактеризовані відмінності в екологічному просторі мають консортивну природу.

Матриця відстаней може бути використана для візуалізації еколого-консортивної структури угруповання (рис. 14. 1). Візуалізація може бути здійснена за допомогою кластерного аналізу. Результатом аналізу є виділення ієрархічно упорядкованих за функціональною ознакою скупчень ценопопуляцій ґрунтових тварин.

Таким чином, екологічний простір, у якому відбувається функціонування угруповання, може бути заданий екологічною матрицею (табл. 14. 1). Інформація, яка міститься в екологічній матриці, може бути використана для встановлення відношень подібності/відмінності між видами з боку їх функціональної ролі в консорціях.

Таблиця 14. 1

**Екологічна матриця угруповання ґрунтових безхребетних штучного
акацієвого насадження на плакорі
(ПП 201А Присамарського біосферного стаціонару), 1 липня 1991 року**

Cen	Консорція	r- K	TopM	PhM	TrM	HgM	TrCen	Вид	A							
Pr	Octolasion lacteum	K	EpG	A	2	ZF	Ks	OITr	Stratiomyidae sp.	1,26						
	Trachelipus rathkii	r	EndG	A	1	SF	Hg	MsTr	Enchytraeidae sp.	1,86						
			EpG	A	2	ZF	Hg	MgTr	Monotarsobius curtipes	1,75						
					3	SF	Hg	MgTr	Trachelipus rathkii	0,92						
St	Agriotes gurgistanus	r	EndG	A	1	SF	Ms	MgTr	Scatopsidae sp.	0,42						
					3	SF	Ks	UMgTr	Petauristidae sp.	1,42						
			EpG	A	3	SF	Hg	MgTr	Xilodrepa sp.	1,08						
						FF	Ms	MgTr	Chondrula tridens	5,09						
	Amphimalon solstitialis	r	EndG	B	6	FF	Ks	UMgTr	Cylindronotus brevicollis	3,41						
					7	FF	Ks	MsTr	Amphimalon solstitialis	1,42						
	Aporrectodea rosea	K	EndG	B	4	SF	Ms	MgTr	Aporrectodea rosea	4,40						
					7	FF	Ks	OITr	Curculionidae sp.	2,41						
	Dolichopodidae	r	EndG	B	5	ZF	Ms	MgTr	Dolichopodidae sp.	3,01						
						FF	Ks	MsTr	Elateridae sp.	3,41						
	EpG	A	3	SF	Ms	MsTr	Brachyiulus jawlowskii	0,42								
	Geophilus proximus	r	Anec	A	2	ZF	Ms	MsTr	Geophilus proximus	1,42						
									EndG	A	1	ZF	Ms	OITr	Staphilinidae sp.	0,75
	Lepidoptera	K	EndG	B	4	FF	Ms	MsTr	Lepidoptera sp.	2,08						
									EpG	A	3	ZF	Ks	MsTr	Aranea sp.	0,75
															SF	Ms
	Melolontha melolontha	K	EndG	B	7	FF	Ks	MgTr	Rhizotrogus aestivus	1,42						
									EpG	A	2	ZF	Ks	OITr	Therevidae sp.	0,75
															3	ZF
Octodrilus transpadanus	K	Anec	B	4	SF	Hg	MgTr	Octodrilus transpadanus	0,70							
								EpG	A	3	FF	Ms	MgTr	Mollusca sp.	0,83	
Pachimerium ferrugineum	r	EndG	B	5	ZF	Ks	MsTr							Asilidae sp.	3,01	
				6	FF	Ks	UMgTr	Tenebrionidae sp.	0,75							
Rossiulus kessleri	r	EpG	A	3	SF	Ms	MsTr	Rossiulus kessleri	1,82							
Schendyla nemorensis	r	EpG	A	3	SF	Hg	MgTr	Forficula auricularis	0,25							

УМОВНІ ПОЗНАЧКИ: Cen – ценоморфи; Pr – пратанти, St – сільванти; TopM – топоморфи: EpG – епігейні, EndG – ендегейні; Anec – норники; PhM – фороморфи; TrM – трофоморфи: ZF – зоофаги; SF – сапрофаги; FF – фітофаги; HgM – гігроморфи: Ks – ксерофіли; Ms – мезофіли; Hg – гірофіли; TrCen – трофоценоморфи: OITr – оліго-; MsTr – мезо-; MgTr – мега- та UMgTr – ультрамегатрофоценоморфи; A – чисельність в угрупованні, екз./м²

Таблиця 14. 2

Матриця відстаней між видами в екологічному гіперпросторі (фрагмент матриці)
(відстані нормовані до 1)

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	0	0,6	0,3	0,7	0,8	0,7	0,8	0,6	0,6	0,6	0,5	0,5	0,3	0,7
2	0,6	0	0,7	0,6	0,4	0,3	0,7	0,8	0,8	0,6	0,7	0,7	0,8	0,8
3	0,3	0,7	0	0,6	0,8	0,8	0,9	0,6	0,6	0,7	0,6	0,6	0,5	0,7
4	0,7	0,6	0,6	0	0,7	0,5	0,9	0,8	0,9	0,9	0,9	0,9	0,8	1
5	0,8	0,4	0,8	0,7	0	0,4	0,8	0,6	0,7	0,6	0,7	0,6	0,8	0,7
6	0,7	0,3	0,8	0,5	0,4	0	0,7	0,7	0,8	0,7	0,7	0,6	0,8	0,9
7	0,8	0,7	0,9	0,9	0,8	0,7	0	0,8	0,6	0,7	0,6	0,6	0,7	0,5
8	0,6	0,8	0,6	0,8	0,6	0,7	0,8	0	0,4	0,6	0,4	0,4	0,5	0,6
9	0,6	0,8	0,6	0,9	0,7	0,8	0,6	0,4	0	0,7	0,4	0,4	0,5	0,5
10	0,6	0,6	0,7	0,9	0,6	0,7	0,7	0,6	0,7	0	0,5	0,5	0,6	0,6
11	0,5	0,7	0,6	0,9	0,7	0,7	0,6	0,4	0,4	0,5	0	0,2	0,3	0,7
12	0,5	0,7	0,6	0,9	0,6	0,6	0,6	0,4	0,4	0,5	0,2	0	0,3	0,7
13	0,3	0,8	0,5	0,8	0,8	0,8	0,7	0,5	0,5	0,6	0,3	0,3	0	0,8
14	0,7	0,8	0,7	1	0,7	0,9	0,5	0,6	0,5	0,6	0,7	0,7	0,8	0

Умовні позначки: 1 – Stratiomyidae sp.; 2 – Enchytraeidae sp.; 3 – Monotarsobius curtipes; 4 – Trachelipus rathkii; 5 – Scatopsidae sp.; 6 – Petauristidae sp.; 7 – Xilodrepa sp.; 8 – Chondrula tridens; 9 – Cylindronotus brevicollis; 10 – Amphimalon solstitialis; 11 – Aporetodea rosea; 12 – Curculionidae sp.; 13 – Dolichopodidae sp.; 14 – Elateridae sp.

Функціонально обумовлені скупчення видів, які візуалізуються за допомогою кластерної дендрограми, можуть розглядатися як ценокомірки Іпатова (1966). Сукупність ценокомірок, які взаємодіють між собою та середовищем, відповідають уявленню про елементарну біогеоценотичну систему, або геоценоконсорцію (Зубков, 1996). Геоценоконсорція як елементарна екосистема відповідає уявленню про консорцію Голубця та Чорнобая (1983).

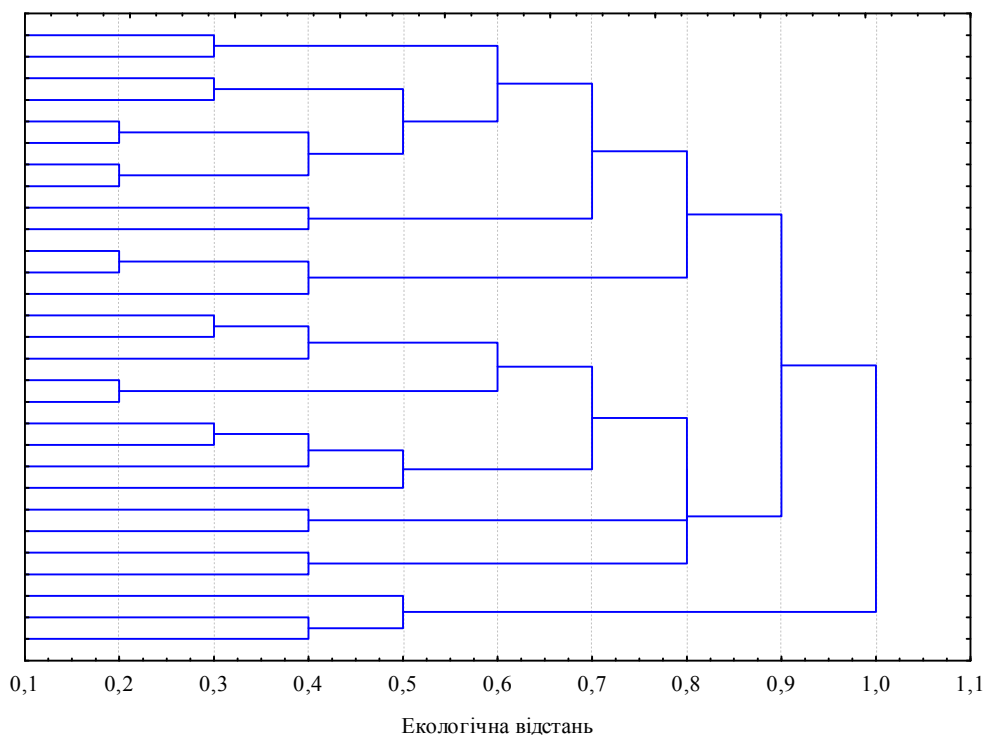


Рис. 14. 1. Еколого-консортивна структура угруповання ґрунтових безхребетних штучного акацієвого насадження на плакорі

У запропонованій конструкції екологічного простору фактори навколишнього середовища присутні не безпосередньо, а через характеристики реакції тварин на головні з них, а саме у вигляді гігоморф та трофоценоморф. Умови зволоження та мінералізації ґрунтового розчину є найважливішими чинниками у диференціації живого покриву в умовах степу (Бельгард, 1950). Але відповідно до конкретних умов конструкція екологічного простору змінюється, а особливості екологічного оточення можуть ураховуватися за допомогою використання інших екологічних угруповань.

Характеристику навколишнього середовища угруповання за допомогою екоморф слід вважати більш коректною, ніж безпосереднє вимірювання властивостей навколишнього середовища. Подібні абіотичні чинники в різних екосистемах можуть викликати різні реакції. Мінливість зовнішнього середовища важлива в тому ступені, в якому вона викликає зміни в екосистемі.

14.3. Екологічний профіль угруповання

Функціональні скупчення в угрупованні свідчать про певну незалежність у здійсненні основних типів кругообігу в межах однієї екосистеми. У випадку штучного лісового насадження на плакорі домінуючим кругообігом речовин є степовий тип. Поряд із головним типом кругообігу під пологом лісової рослинності відбувається діяльність лугового типу кругообігу. Степовий тип кругообігу здійснюється рядом консорцій, які займають різні ділянки в *r-K*-діапазоні, різноманітні та численні. Луговий тип кругообігу відбувається за рахунок консорцій переважно *r*-типу. Тобто відносно динаміки здійснення кругообігу можна вважати, що степовий тип більш стабільний, а луговий тип кругообігу відбувається протягом короткого періоду, коли умови сприятливі для відповідного типу діяльності.

Матриця екологічних відстаней може бути представлена графічно у вигляді дендрограми, яка має певну наочність. Але при аналізі отриманої картини присутня суб'єктивність, а також існують певні обмеження для аналізу великої кількості дендрограм і порівняння їх властивостей з іншими кількісними характеристиками угруповань. Тобто існує потреба поставити у відповідність кожній матриці мір екологічних відстаней число (або декілька чисел), які б відображали найважливіші властивості матриці. Такі числа називаються індексами екологічного різноманіття (якщо за основу для формування матриці використовується таксономічна інформація – то індекси таксономічного різноманіття) (Загороднюк и др., 1995; Жуков, 2006; Жуков и др., 2007).

Для оцінки екологічного різноманіття використовуються квадратична ентропія, таксономічне різноманіття, таксономічна розбіжність, фактор балансу, таксономічна ентропія, таксономічна та екологічна організація угруповання, індекс таксономічного розмаїття Ємельянова–Загороднюка–Хоменко, ентропія ієрархічної організації Шеннона–Вівера в інформаційному аспекті (Загороднюк и др., 1995; Жуков, 2006; Жуков и др., 2007).

Комбінація екологічних характеристик угруповання, які відображають різні аспекти функціонування тваринного населення, дає можливість одержати повну картину особливостей здійснення ґрунтових процесів, з якими пов'язані ґрунтові безхребетні.

Безумовно, головними властивостями тваринного населення ґрунту є його чисельність та біомаса. Чисельність угруповань тварин у чорноземі лісополіпшеному на плакорі під пологом штучних насаджень акації на плакорі становила у липні 1991 року 48,64 екз./м². Між чисельністю та видовим різноманіттям існує алометричний (фрактальний) зв'язок, який у логарифмічному масштабі може бути описаний лінійною залежністю. Для угруповань ґрунтових безхребетних степового Придніпров'я ця залежність має вигляд:

$$\log(Sp) = 0,74 * \log(N),$$

де S_p – число видів на ділянці 3 м^2 (12 ґрунтово-зоологічних розрізів площею $0,25 \text{ м}^2$ кожний), N – чисельність тваринного населення, екз/м².

Біомаса угруповання складає $4,01 \text{ г/м}^2$. Степанти складають частку $0,95$, а пратанти відповідно – $0,05$ від загальної біомаси угруповання. В інші роки це співвідношення коливалося, але значне домінування у функціональній структурі степантів є важливою особливістю цього угруповання. Епігейні форми складають $0,24$, ендегейні – $0,55$, норні – $0,21$ від загальної біомаси. Основна біомаса угруповання розподілена власне у мінеральних шарах ґрунту. Але для відкритого степу властива ще більша концентрація біомаси у ґрунті, тоді як в азональних та інтразональних угрупованнях збільшується роль підстилкових та норних форм.

Серед фороморф в угрупованні переважають ті, що пересуваються завдяки зміні товщини тіла (В 4) – частка від загальної біомаси складає $0,41$, та тварини, більші за розмір порожнин у підстилці (А 3) – $0,19$ від біомаси. Така структура фороморф свідчить про значну педотурбаційну діяльність ґрунтових тварин та важливу роль горизонтальних міграцій у житті комплексу безхребетних штучного насадження на плакорі.

У трофічній структурі домінують сапрофаги ($0,48$ від загальної біомаси), велике значення мають фітофаги ($0,38$). Така трофічна структура свідчить про переважання процесів гуміфікації в ґрунотвірному процесі, внаслідок чого під пологом лісової рослинності навіть за умов штучних насаджень чорноземи набувають кращих агрономічних властивостей.

Серед степантів переважають ксеро- та мезофіли, а серед пратантів – гідрофіли. Така структура гігоморф відповідає на питання, за яких умов баланс типів кругообігу зсувається в той чи інший бік. Динаміка режиму зволоження є важливим регулювальним чинником, який впливає на переважання лугового типу кругообігу (весна, осінь, значні річні опади) або степового (літо, посушливі роки).

Із трофоценоморф переважають мегатрофоценоморфи, що загалом відповідає степовому типу кругообігу речовин, який відбувається на чорноземному ґрунті, сформованому на лесоподібних відкладеннях.

У цьому біотопі було знайдено 29 видів ґрунтових безхребетних, індекс Шеннона дорівнює $4,25$, що відповідає ефективному числу видів $2^{4,25} = 19,03$. Індекс Шеннона, коли число видів не відоме (за Чао) дорівнює $4,66$, якому відповідає ефективне число видів $33,5$ (тобто число видів, очікуване в угрупованні).

Екологічна компресія для цього угруповання складає $0,08$ (загалом у різних біотопах за різні роки цей показник коливається в межах від $0,07$ до $0,14$). Тобто екологічна компресія в даному місцеперебуванні вища, ніж у середньому по степовому Придніпров'ю. Екологічна компресія є синекоекологічною характеристикою, що відбиває рівень перекриття екологічних ніш видів у межах угруповання. Чим більша екологічна компресія, тим більше перекривання ніш (Жуков и др., 2007). Таким чином, у штучному лісовому насадженні на плакорі спостерігається значне ущільнення екологічного простору та великий рівень перекривання екологічних ніш ґрунтових тварин.

Екологічна ємність місцеперебування для ґрунтової мезофауни складає 1090 екз./м². Це досить високий показник, який можливо реалізувати за сприятливих умов для всіх мешканців угруповання. Навесні, коли формуються сприятливі умови для існування багатьох *r*-стратегів (наприклад, енхітреїд), цей рівень імовірно може бути досягнутий.

Співвідношення чисельності угруповання тварин, яке спостерігається, з розрахованим показником екологічної ємності місцеперебування, становить показник реального засвоєння екологічного простору. Рівень реального засвоєння екологічного простору ґрунтовими безхребетними у штучному лісовому насадженні складає $4,46\%$. Суттєво менший рівень чисельності угруповання порівняно з тим, який можливий завдяки екологічному об'єму у місцеперебуванні, є результатом лімітуючої дії факторів навколишнього середовища, оскільки при розрахунку екологічної ємності певна компонента міжвидових конкурентних відносин була врахована. Плакорні місцеперебування, навіть під пологом лісової рослинності, на-

дають досить жорсткі умови для існування ґрунтових тварин. Але, з іншого боку, такий показник реального засвоєння екологічного об'єму свідчить про суттєвий потенціал збільшення функціональної активності консорцій педобіонтів. Весною або восени за достатньої кількості опадів у степу, а особливо в штучних лісових насадженнях, спостерігається різке збільшення чисельності ґрунтових тварин та їх ґрунтотвірної діяльності.

Для визначення функціональної вирівненості угруповання як показник функціональності використана біомаса ґрунтових тварин. Функціональне багатство визначає межі нішового простору, зайнятого угрупованням, а функціональна вирівняність характеризує те, як використовується ділянка екологічного простору, котру займає угруповання тварин. Мірою функціонального багатства є логарифм діапазону ресурсу, який використовує угруповання. У випадку використання біомаси тварин як міри їх функціональності логарифм максимальної біомаси особини безхребетної ґрунтової тварини є показником функціонального багатства угруповання. Для штучного лісового насадження на плакорі цей показник становить 1,14. За цією властивістю тваринне населення чорнозему лісополіпшеного значно відрізняється від чорнозему звичайного, в якому функціональне багатство перебуває на рівні 0,65.

Більш низька вирівняність свідчить про те, що певна частина екологічного простору, будучи зайнятою, недовикористовується. Для кількісної оцінки функціональної вирівняності було запропоновано використовувати формулу Пілоу, за якою цей показник змінюється від 0 до 1. У штучному лісовому насадженні на плакорі цей показник становить 0,54, що свідчить про нерівномірне використання екологічного простору угрупованням тварин. Тобто більш високе функціональне багатство, яке виникає внаслідок розширення екологічного об'єму як результат додавання до степового типу кругообігу ще лісового, використовується недостатньо та існує як потенція. Найбільші функціональні можливості угруповання ґрунтових тварин у лісовому насадженні на плакорі проявляються у нечасті вологі роки, або навесні чи восени.

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).

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 априорі не стосується видового багатства, вирівняності видового розмаїття, функціонального багатства і функціональної вирівняності (Mason et al., 2005; Жуков и др., 2007).

Дивергенція тваринного населення ґрунтів штучних лісових насаджень на плакорі становить 0,76. У біогеоценозах степового Придніпров'я цей показник варіює в межах 0,66–0,90, тобто в біогеоценозі, що розглядається, функціональна дивергенція перебуває на рівні нижчому, ніж у середньому для регіону. Таким чином, для ґрунтового населення акацієвого насадження властивий низький рівень диференціації ніш та високий рівень конкуренції за ресурси. Це закономірно для досить жорсткого середовища, яке існує в плакорних місцезнаходженнях.

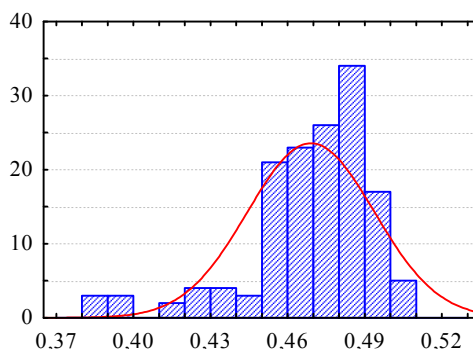
За допомогою сукупності екологічних ознак між ценопопуляціями в угрупованні можуть бути встановлені відношення відмінності/подібності. Відстань між ценопопуляціями в екологічному просторі є кількісною мірою цих відношень. Середнє значення екологічної відстані між ценопопуляціями в угрупованні (DT) може бути мірою екологічного різноманіття (Жуков и др., 2007), аналогічно мірі таксономічного різноманіття (Clarke, Warwick, 1998; Warwick, Clarke, 2001):

$$DT = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij}}{S(S-1)},$$

де S – видове багатство та w_{ij} – міра таксономічної розбіжності, задана довжиною шляху, що пов'язує види i та j в ієрархічній класифікації. Якщо показник DT розділити на число екологічних ознак, на основі яких обчислюється індекс, то він буде варіювати в межах від 0 до 1. Такий прийом надає можливості порівнювати таксономічне та екологічне різноманіття між собою, хоч число ознак, на основі яких обчислюються відповідні індекси, різні. Власне кажучи, значення індексу DT суттєво залежить від числа та якості екологічних (та таксономічних) ознак, на основі яких він обраховується. Нормування до одиничного інтервалу надає можливості наблизитися до певної інваріантності, коли індекс віддзеркалює в першу чергу природну властивість екологічного об'єкта (угруповання тварин), а не особливості, які залежать від суб'єктивного добору ознак для аналізу.

Індекс екологічного різноманіття DT для угруповання у штучному лісовому насадженні на плакорі дорівнює 0,46. В цілому для вивчених угруповань цей показник варіює в межах від 0,38 до 0,51 (рис. 14. 2). Для переважної більшості угруповань цей показник має вище значення, ніж для того, що обговорюється. Низький рівень екологічного різноманіття свідчить про екологічно однорідний склад угруповання. Для оцінки різноманіття було обрано ієрархічний порядок, на верхньому рівні якого розташовані ценоморфи ґрунтових тварин. Тому низьке значення екологічного різноманіття в даному випадку можна пов'язати з моноценозним характером угруповання за уявленнями О. Л. Бельгарда (1948). Моноценозами з низьким рівнем екологічного різноманіття є переважно степові угруповання, яким на рисунку 14. 2 відповідає малий пік зліва. Інтразональні та азональні угруповання є переважно амфіценозами або псевдомоноценозами з боку тваринного населення ґрунтів.

Рис. 14. 2. Гістограма розподілу значень екологічного різноманіття (DT) угруповань ґрунтових безхребетних степового Придніпров'я



Тваринне населення чорнозему лісополіпшеного під штучним акацієвим насадженням можна віднести до псевдомоноценозу за ознакою помірного рівня екологічного різноманіття. Псевдомоноценозний характер угруповання підтверджується ценоморфічною структурою, в якій значно переважають степові консортивні угруповання. Штучні лісові насадження не здатні суттєво перетворити умови функціонування тваринного населення ґрунту так, аби створити можливий значний розвиток інших консортивних угруповань, крім степових зональних.

Середня відстань екологічних розбіжностей є недостатнім кількісним показником для характеристики екологічного різноманіття. Доповнює екологічну розбіжність індекс, який називається «варіацією таксономічної розбіжності» і може бути виражений у такий спосіб (Clarke, Warwick, 1998; Warwick, Clarke, 2001):

$$VarDT = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} (w_{ij} - \varpi)^2}{S(S-1)} = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij}^2}{S(S-1)} - \varpi^2,$$

$$\varpi = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij}}{S(S-1)}.$$

Тобто екологічна відстань – це показник, який має стохастичну природу, тому може бути описаний як вибіркова величина за допомогою середньої (середня відстань екологічної розбіжності – DT) та дисперсії (варіація середньої розбіжності – $VarDT$). Остання має певний фізичний сенс як характеристика відмінностей рівнів розбіжностей (Mouillot et. al., 2004).

Очевидно, що показники DT та $VarDT$ пов'язані між собою – чим більша DT , тим вищого рівня може досягнути $VarDT$. Тому їх співвідношення, відоме як коефіцієнт варіації, є більш придатним для порівняльного аналізу.

Для тваринного населення ґрунту штучного лісового насадження на плакорі варіація екологічної відстані становить 0,12, що майже відповідає середньому рівню для досліджених біогеоценозів Придніпров'я (рис. 14. 3). Високий рівень варіації екологічної розбіжності свідчить про існування в угрупованні функціональних блоків, які за екологічними властивостями суттєво відмінні від інших. Як наслідок існування таких відмінностей виникає високий рівень диференціації екологічних ніш між ценопопуляціями. Низький рівень варіації екологічної розбіжності, навпаки, є наслідком значної конкуренції між ценопопуляціями в результаті значного перекривання ніш.

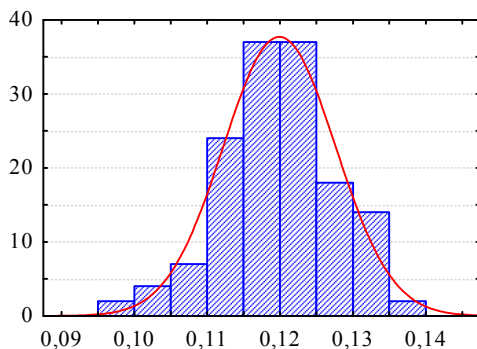


Рис. 14. 3. Гістограма розподілу значень варіації екологічної розбіжності ($VarDT$) угруповань ґрунтових безхребетних степового Придніпров'я

Таким чином, тваринне населення кожного місцеперебування може бути охарактеризоване значним переліком екологічних параметрів. Інформаційну роль цих параметрів можна визначити при порівнянні за їх допомогою угруповань тварин із різних екологічних умов та за різний час.

14.4. Властивості екологічних матриць

Кількість параметрів для характеристики екосистеми може бути досить великою, але очевидно, що кількість суттєвих факторів, які впливають на організацію, структуру та функціонування екосистеми, обмежена та досить конкретна. Установити співвідношення між структуротвірними чинниками та властивостями екосистеми можна за допомогою екологічних матриць.

Значення процесів та властивостей в екосистемі змінюються. Самі процеси та екологічні властивості можуть бути оцінені за допомогою відповідних індикаторів, але характер інформаційного зв'язку між ними дуже невизначений. Саме з цих індикаторних пара-

метрів складаються екологічні матриці. Тому виникає важливе питання про відповідність екологічної матриці як абстрактного утворення в реальному екологічному просторі, в якому відбуваються екосистемні процеси.

Екосистема як природне явище може бути відображена таким інструментом, який має властивості системи. Тобто екологічна матриця може володіти здатністю для віддзеркалення екологічного простору тільки у тому випадку, якщо вона сама є системою.

Індикативний параметр як можлива вказівка на властивість чи процес повинен відповідати певним вимогам.

Параметр, який входить до екологічної матриці, повинен відображати емерджентну властивість екосистеми. Він повинен стосуватися екосистемного рівня організації, і не належати до популяційного, морфологічного, таксономічного, зоогеографічного та інших аспектів характеристики тваринного населення. Це принципова особливість екологічних матриць, оскільки екологічна матриця відображає екологічний простір, у якому відбуваються всі екосистемні процеси та явища. Для екосистемних явищ властивий свій просторово-часовий континуум, котрий не співпадає з популяційним, філогенетичним, географічним та іншими просторами, в яких існують та функціонують живі істоти та їх угруповання.

Індикаційний параметр визначає один із вимірів екологічного гіпероб'єму. Вимір є суттєвою властивістю простору, тому параметр, що відбиває його, не може мати поведінку випадкової величини. Тому динаміка параметрів, які претендують на можливість бути індикатором певної екологічної властивості або процесу, повинна своєю поведінкою відрізнитися від випадкової, хоч остання майже неодмінно може бути її складовою. Стохастична природа екологічних процесів та необхідність відділити закономірну поведінку від випадкової є передумовою широкого застосування засобів математичної статистики в екологічних дослідженнях.

Індикаторний параметр для своєї інтерпретації повинен демонструвати зв'язок із факторами навколишнього середовища або взаємопов'язану динаміку з іншими показниками. На основі такого зв'язку можна встановити індикативні властивості параметра, а також значення екологічного явища або процесу, на який цей параметр вказує.

Екологічна реальність є результатом здійснення багатьох процесів на основі властивостей елементів екосистеми за умов впливу факторів навколишнього середовища. Екологічна матриця є відображенням екологічної реальності за допомогою інформаційних показників, які пов'язані з екологічними процесами та властивостями.

Вивчення властивостей індикаторних параметрів, обраних для створення екологічної матриці, можна провести за допомогою багатовимірного факторного аналізу. Його принцип безпосередньо відповідає завданням дослідження. Багатовимірний факторний аналіз призначений для зменшення вимірності простору ознак, у межах якого відбувається характеристика процесу або об'єкта.

Співвідношення інформаційних цінностей індикаторних параметрів априорі невідоме, але в результаті факторного аналізу можуть бути одержані нові змінні – фактори, інформаційна цінність яких визначається величиною відповідного власного числа (рис. 14. 4). Для того, щоб відібрати необхідне число факторів, існує декілька правил. Перш за все, власне число відповідного фактора має бути більшим за 1, у такому випадку інформаційна цінність фактора як змінної вища, ніж середня інформаційна цінність вихідних змінних, які використовувалися для аналізу. Крім того, крутизна кривої на рисунку 14. 4 може вказувати на межу відокремлення корисних факторів від інформаційного шуму. Ця ознака ґрунтується на тій властивості, що факторне рішення для матриці, складеної з випадкових чисел, дасть власні числа, які будуть поступово зменшуватися, не утворюючи різких зломів. Крім того, важливим критерієм відбору факторів є можливість їх змістовної інтерпретації.

Для характеристики різноманіття та функціональних властивостей тваринного населення ґрунту степового Придніпров'я було обрано перші сім факторів (табл. 14.3), які загалом описують 68,92 % загальної мінливості ознак, застосованих для аналізу. Решта мінливості

може бути пов'язана з дією випадкових або специфічних факторів, які неможливо визначити через вивчення спільної поведінки ознак.

Таким чином, 72 ознаки, які було використано для аналізу, можна замінити сімома, які містять у собі закономірну динаміку зміни властивостей.

Між факторами, які є латентними змінними, та змінними, які реально спостерігаються, існує кореляційний зв'язок, завдяки якому можна інтерпретувати виділені фактори (табл. 14. 3).

Фактор 1 відбиває спільну мінливість ознак, які характеризують екологічну організацію та чисельність і біомасу угруповань тварин. Зростання функціонального різноманіття пов'язане зі збільшенням ролі в угрупованні консорцій сільвантів та пратантів та зменшенням ролі степантів. У топічній структурі така динаміка проявляє себе у збільшенні чисельності епігейних форм та норників, з одного боку, та у зменшенні чисельності ендегейних – з іншого. На рівні фороморф індикаторами прояву фактора 1 є фороморфа В 4 – збільшується частка тварин, які пересуваються зі зміною товщини тіла, або при зменшенні фактора 1 збільшується частка тварин з С-подібним тілом (фороморфа В 7). У трофічній структурі фактор 1 стосується збільшення частки сапрофагів при зменшенні частки хижаків та фітофагів.

Безумовно, що фактор 1 відрізняє зональні степові угруповання від азональних та інтразональних лісових та лугових. Болотних угруповань цей фактор суттєво не стосується, бо вони від степових зональних угруповань екрановані лісовими та луговими. Відповідно, фактор 1 чітко диференціює ксерофільні стації, з одного боку, та гігро- й ультрагігрофільні – з іншого.

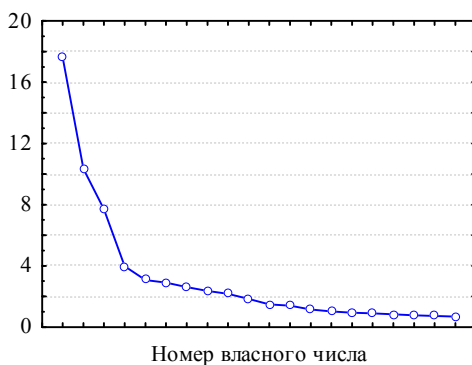


Рис. 14. 4. Власні числа кореляційної матриці, розташовані в порядку зменшення значень

Зональні угруповання є типовими моноценозами, чим обумовлене відносно низьке екологічне різноманіття та організація. Проста організація відповідає більш жорстким зональним умовам. У лісових та лугових місцеперебуваннях завдяки пертинентній дії біогеоценозу загалом умови більш придатні для існування угруповань ґрунтових тварин, унаслідок чого збільшується загальна чисельність та біомаса, а також екологічне різноманіття комплексів педобіонтів.

Фактор 2 є спільним для всіх консортивних угруповань, незалежно від їх ценотичних властивостей. Він відбиває зміни видового різноманіття, яке характеризується відповідними індексами (Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера). З цим показником певним чином пов'язані чисельність та біомаса угруповань, а також екологічна ємність місцеперебувань. Фактор 2 за своїми особливостями не пов'язаний із ключовими консортивними властивостями екосистеми. Видове багатство перебуває дещо відокремлено від екологічного та таксономічного різноманіття, організації угруповання та його функціональних властивостей. Ценоморфічна структура угруповання інваріантна до перебігу видового багатства. Видове багатство вище для комплексу епігейних видів та менше – для ґрунтових. Майже тільки цією обставиною обмежується зв'язок видового багатства з екологічною структурою угруповання.

Таблиця 14. 3

**Факторний аналіз екологічної матриці угруповань ґрунтових тварин
степоного Придніпров'я**

Змінні	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4	Фактор 5	Фактор 6	Фактор 7
Log N	0,81	0,31	-0,03	-0,13	0,14	-0,10	-0,25
Log B	0,77	0,27	0,01	0,24	0,04	-0,08	-0,26
P	0,79	0,28	0,02	0,14	0,04	-0,08	-0,28
P/B	-0,19	-0,10	0,08	-0,86	-0,05	-0,03	-0,03
St	-0,65	-0,04	-0,38	-0,12	-0,45	0,12	-0,09
Pr	0,55	-0,06	0,41	-0,01	-0,22	-0,13	0,28
Sil	0,49	0,11	0,16	0,08	0,01	-0,03	-0,40
Pal	0,26	0,08	0,12	0,15	0,84	-0,05	0,04
Ep	0,27	0,18	0,70	-0,41	0,25	0,02	-0,07
End	-0,47	-0,27	-0,54	-0,23	-0,31	-0,06	0,11
Anec	0,33	0,16	-0,06	0,77	0,14	0,05	-0,06
A 1	0,11	0,43	-0,17	-0,29	0,30	-0,23	-0,06
A 2	-0,37	-0,23	-0,07	-0,43	0,06	0,30	-0,18
A 3	-0,14	0,24	0,67	-0,40	0,05	0,10	-0,01
B 4	0,85	0,03	-0,11	0,41	-0,06	-0,09	0,08
B 5	-0,39	-0,05	-0,58	-0,08	0,07	-0,02	0,17
B 6	-0,39	0,05	-0,38	-0,09	-0,05	-0,16	0,28
B 7	-0,83	-0,21	-0,02	0,06	-0,08	-0,05	-0,14
ZF	-0,67	-0,21	0,01	-0,27	0,11	0,32	-0,22
SF	0,91	0,07	0,08	0,21	-0,07	-0,08	0,01
FF	-0,80	0,06	-0,13	-0,09	0,01	-0,14	0,15
Ks	-0,91	-0,19	-0,01	-0,10	-0,08	0,12	-0,06
Ms	0,09	0,14	-0,09	-0,19	-0,71	-0,06	0,07
Hg	0,55	0,09	0,35	0,50	0,26	0,01	0,18
Uhg	0,45	0,03	-0,32	-0,31	0,32	-0,12	-0,18
OITr	-0,82	-0,29	0,13	-0,01	0,06	0,08	-0,25
MsTr	0,38	-0,01	0,38	0,03	0,62	0,05	0,05
MgTr	0,45	0,28	0,01	0,27	-0,61	-0,04	0,12
UMTr	0,01	0,02	-0,74	-0,43	-0,06	-0,12	0,12
SP	0,24	0,91	-0,07	0,02	0,02	-0,15	-0,13
H	0,10	0,96	0,13	0,04	-0,02	0,17	0,05
ChaoH	-0,07	0,94	0,20	0,07	-0,06	0,15	0,07
ChaoSp	-0,04	0,66	-0,06	0,10	-0,14	-0,20	-0,09
S Simp	-0,02	0,88	0,19	0,09	-0,03	0,31	0,08
BP	-0,08	0,64	0,18	0,02	-0,03	0,59	0,07
AC	0,10	0,96	0,13	0,04	-0,02	0,17	0,05
AC-H	0,01	-0,33	-0,13	0,07	-0,09	0,15	-0,06
Fract A	-0,49	0,42	0,35	0,06	-0,21	-0,28	0,27
Fract V	-0,66	0,46	-0,20	0,14	-0,08	0,16	0,13
Fract St	0,20	-0,32	-0,55	0,04	0,08	-0,47	-0,21
Fract Sk	0,04	0,05	0,03	-0,08	0,03	0,77	-0,01
AVr	0,70	-0,30	0,01	-0,23	0,23	0,05	-0,25
CmpEco	-0,64	-0,41	-0,11	-0,20	-0,01	-0,16	-0,35
Wc eco	0,27	0,89	-0,10	0,01	0,08	-0,14	-0,11
Real eco	0,71	-0,40	0,08	-0,16	0,09	0,01	-0,31
H Ab	0,26	-0,00	-0,23	-0,03	0,07	0,36	-0,16
H Biom	0,25	-0,13	0,15	-0,09	-0,08	0,02	0,16
H Ab+B	0,39	0,48	-0,06	-0,00	0,14	0,01	0,11
I (A, B)	-0,12	-0,60	0,01	-0,07	-0,15	0,22	-0,13
FuncEv	-0,34	-0,28	-0,32	-0,33	-0,18	0,33	-0,16
FuncDiv	-0,26	-0,19	0,14	-0,00	-0,05	0,40	0,12
AvBiom	-0,04	-0,11	0,35	0,31	-0,05	0,25	0,64
FRich	0,29	0,34	0,27	0,52	0,19	-0,23	0,22

Змінні	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4	Фактор 5	Фактор 6	Фактор 7
HEmEco	-0,18	-0,91	0,07	0,00	0,02	0,12	0,18
HEmTax	-0,09	-0,71	0,39	0,09	-0,06	0,14	0,41
E 1	-0,28	0,52	0,40	0,06	-0,08	0,55	0,21
E 2	-0,16	0,40	0,24	0,09	0,03	0,78	0,09
Beco	0,03	0,28	-0,02	0,23	0,16	-0,03	-0,48
Btax	0,18	0,39	-0,27	0,06	0,08	0,07	-0,45
NEntr	0,31	0,69	0,12	0,12	0,09	0,31	0,30
OrgEco	0,61	-0,20	-0,13	0,15	0,25	0,16	0,49
OrgTax	0,57	0,07	0,54	-0,13	0,10	-0,09	0,35
DTeco	0,65	0,20	0,11	0,25	0,05	0,17	0,40
VarDeco	0,51	0,16	-0,42	-0,08	0,33	0,01	0,26
SKWeco	0,26	0,45	-0,10	0,03	0,01	-0,09	0,37
DTtax	0,30	0,06	0,52	-0,11	0,12	0,04	0,31
VarDtax	0,30	0,01	-0,62	0,05	-0,19	-0,27	-0,28
SKWtax	-0,52	-0,02	-0,67	0,10	-0,07	-0,08	-0,36
Div Eco	0,18	-0,10	0,40	0,40	-0,10	0,12	0,09
Div Tax	-0,08	0,05	0,77	0,16	0,05	0,12	0,02

Умовні позначки: Log N – логарифм чисельності, екз./м², Log B – логарифм біомаси, г/м², P – індекс продукції, P/B – питома продукція, St – степанти, Pr – пратанти, Sil – сільванти, Pal – палюданти, Ep – епігейні, End – ендегейні, Anes – норні, форморфи: A 1, A 2, A 3, B 4, B 5, B 6, B 7, ZF – зоофаги, SF – сапрофаги, FF – фітофаги, Ks – ксерофіли, Ms – мезофіли, Hg – гігрофіли, Uhg – ультрагігрофіли, OITr – оліготрофоценоморфи, MsTr – мезотрофоценоморфи, MgTr – мегатрофоценоморфи, UMTr – ультрамегатрофоценоморфи, SP – кількість видів, H – індекс Шеннона, ChaoH – оцінка Чао індексу Шеннона, ChaoSp – оцінка Чао кількості видів, S Simp – індекс Сімпсона, BP – індекс Бергера–Паркера, AC – алгоритмічна складність, AC–H – структурна ентропія, Fract A – кут нахилу прямої до максимуму мультифрактального спектра, проведеної від початку координат, Fract V – відстань від початку координат до максимуму мультифрактального спектра, Fract St – дисперсія мультифрактального спектра, Fract Sk – асиметрія мультифрактального спектра, AVr – оцінка потенціалу росту, StrEco – екологічна компресія, Wc eco – екологічна місткість місцеперебування, Real eco – рівень засвоєння екологічної місткості, H Ab – розмаїття за чисельністю, H Biom – різноманіття за біомасою, H Ab+B – спільне розмаїття, I (A, B) – спільна інформація за чисельністю і біомасою, FuncEv – функціональна вирівняність, FuncDiv – функціональне різноманіття, AvBiom – середня біомаса особин, FRich – функціональне багатство, HEmEco, HEmTax – індекси різноманіття Смельянова–Загороднюка–Хоменко, E 1, E 2 – наближення вирівняності, Beco, Btax – фактори балансу, NEntr – ентропія екологічних відстаней, OrgEco, OrgTax – організація, DT – середня розбіжність відстаней, VarDeco – дисперсія та SKWeco – асиметрія відстаней між видами

Фактор 3 відбиває протистояння степового та лугового типів кругообігів та пов'язаних із цим функціональних особливостей угруповань ґрунтових тварин. Антагоністичні стосунки на рівні топічної структури, які відбиває фактор 3, проявляють себе у зворотній зміні чисельності епігейних (луговий тип) та ендегейних (степовий тип). Характерно, що ця динаміка, на відміну від фактора 1, не стосується норних видів. Фактор 3 майже не позначається на трофічній структурі. З боку трофоценоморфічної структури степовий тип кругообігу здійснюється переважно мегатрофоценоморфами, а луговий – мезотрофоценоморфами. Лугові угруповання складніші в таксономічному аспекті, а степові – в екологічному.

Фактор 4 відбиває таку важливу функціональну особливість як ефективність метаболічних процесів, яка відображається індексом питомої продукції P/B. Цей індекс тим вищий, чим більша частка підстилкових форм в угрупованні, але зменшується при збільшенні ролі норних ґрунтових тварин. Більш інтенсивний енергетичний обмін властивий ультрамегатрофоценоморфам. Імовірно, інтенсивність енергетики угруповання підвищується внаслідок зменшення функціонального багатства. Фактор 4 відбиває локальні кількісні особливості, які можуть відбуватися в усіх типах консортивних структур, незалежно від їх ценоморфічної структури.

Фактор 5 відбиває протилежну динаміку змін в екологічній структурі тваринного населення степових та лугових угруповань, з одного боку, та болотних – з іншого. В топічній структурі це пов'язано зі зростанням чисельності та функціональної активності епігейних форм у болотних типів консортивних утворень, а власне ґрунтових форм – у степових та лугових. У структурі фороморф фактор 5 пов'язаний зі збільшенням ролі в болотних ценозах представників групи А 1 – це тварини, які використовують існуючу шпаруватість ґрунту, а їх розміри менші, ніж розміри шпар у ґрунті або підстилці. На трофічній структурі цей фактор суттєво не позначається. Щодо гігоморфічної структури фактор 5 розділяє степових та лугових мезофілів з одного боку, та болотних гігро- та ультрагігрофілів – з іншого. Збільшення ступеня прояву степового та лугового процесів, на противагу болотному, пов'язане зі зростанням екологічної організації та складності функціональної структури угруповань.

Фактор 6 відокремлює степові та лугові функціональні групи ґрунтових тварин. Степові функціональні групи, на відміну від лугових, мають більш високу частку представників фороморфи А 2, тоді як для лугових властива більша чисельність фороморф А 1. Для степових консорцій більше властива висока чисельність хижаків у трофічній структурі, а ксерофілів – у гігоморфічній. Особливо важливими є більш високе видове різноманіття та вирівняність, притаманні степовим угрупованням порівняно з луговими. З іншого боку, для лугових угруповань властива більш складна таксономічна структура, що позначається у збільшенні показника $VarDtax$.

Фактор 7 диференціює лугові та лісові функціональні комплекси. Для лісових консорцій більш властиве зростання загальної функціональної активності, що виражається у збільшенні чисельності та біомаси угруповання. Для лісових консорцій більше притаманні фороморфи черв'якоподібної форми (А 2), розміри тіла яких дещо перевищують розміри шпар у ґрунті, тоді як для лугових консорцій властиві фороморфи, які активно прокладають свердловини без зміни форми тіла (В 5) та ті, що риють нори кінцівками (Ф 6). Зоофаги переважають у лісових ценозах, а фітофаги – в лугових. Відмінності між консортивними угрупованнями лісових та лугових комплексів мають не тільки структурну, а й функціональну компоненту. Так, лугові консорції мають більш високу екологічну організацію, а лісові угруповання складніші у таксономічному аспекті.

Таким чином, багатовимірний факторний аналіз на основі інформації, що міститься в екологічній матриці, дозволяє визначити структуру екологічного простору, в якому функціонують угруповання ґрунтових тварин степового Придніпров'я. Основні тенденції динаміки екологічної структури визначаються функціональними особливостями угруповань, які залежать від напрямків основних типів кругообігів у біогеоценозах. Функціональними одиницями цієї активності є консорції ґрунтових тварин, які складають групи степантів, пратантів, сільвантів та палюдантів. Основним джерелом напруги функціональних зв'язків є конкуренція на різних рівнях організації живих систем, тому багатовимірний факторний аналіз виявляє функціональну структуру як відповідні дихотомії. Типи кругообігу, що найбільше взаємодіють між собою, формують пари протилежностей (дихотомії), в напрямку напруги яких і відкриваються головні тенденції змін у функціональній структурі угруповань. Перелік особливостей для кожного типу динаміки своєрідний, чим і визначаються характерні риси відповідних типів кругообігів та консорцій.

Виділені фактори також є статистичними змінними, які можуть використовуватися для подальшого аналізу. Їх характерною особливістю є те, що вони в інтегральній формі відображають найважливіші тенденції змін в екологічній та функціональній структурі угруповань. Фактори кількісно можуть бути виміряні, але вони також якісно визначені. Якісна та кількісна визначеність таких абстрактних конструкцій як латентні фактори виникає внаслідок їх зв'язку з реальними вимірюваними змінними. Інформаційне значення реальних фізичних змінних, з яких і складається екоморфічна матриця, виникає в результаті визначення їх ролі у формуванні факторної структури.

На основі результатів факторного аналізу може бути одержане кластерне рішення, яке містить класифікацію угруповань ґрунтових тварин (рис. 14. 5). Рівень виділення кластерів досить довільний, тому ми зупинилися на виділенні восьми груп біогеоценозів.

Кожному кластеру може бути дана ценоморфічна характеристика (рис. 14. 6), унаслідок чого можна поставити діагноз кожній відповідній групі біогеоценозів.

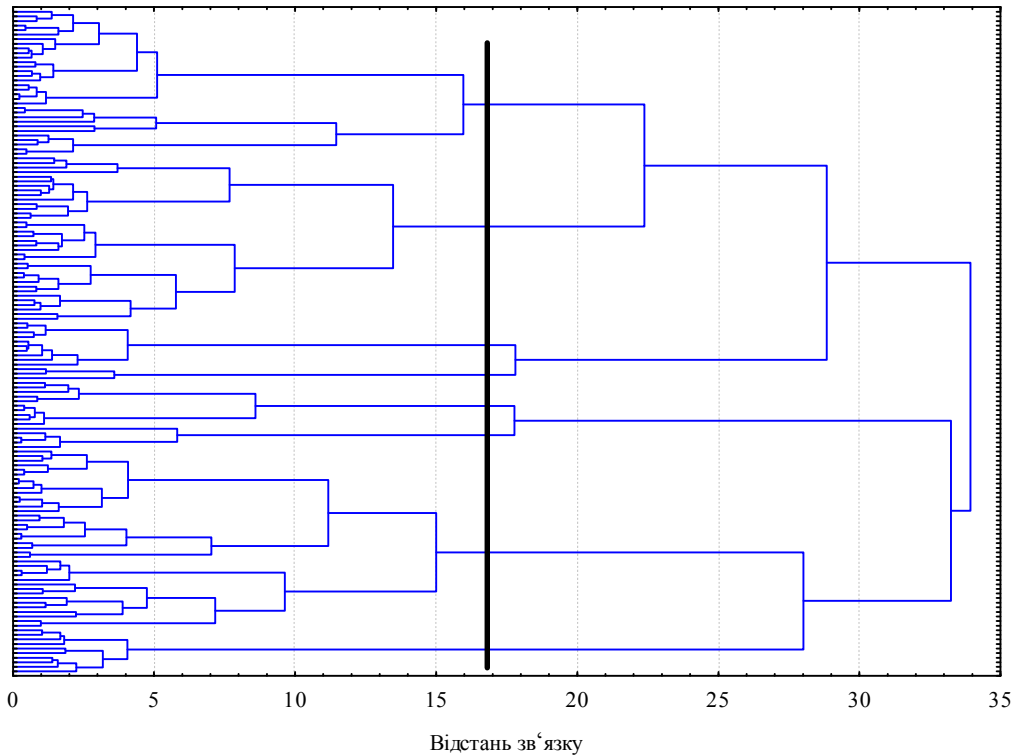


Рис. 14. 5. Кластерний аналіз угруповань ґрунтових тварин на основі перших семи факторів (метод Ворда, евклідова відстань)

Примітка: вертикальною лінією позначений рівень виділення 8 кластерів

Кластер 1 поєднує біогеоценози, де співіснують два головних типи кругообігу – луговий та лісовий. Це переважно угруповання заплавних лісів у прирусловій та центральній заплавах. Відповідно, для них характерний лугово-лісовий тип функціональної активності ґрунтових безхребетних.

Кластер 2 поєднує біогеоценози, де одночасно здійснюються степовий та луговий типи кругообігу речовин. Це степові ценози, штучні лісові насадження на плакорі та верхні третини схилів байраків та балок, а також берегів степових річок. Таке функціональне поєднання можна охарактеризувати як лугово-степове.

Для біогеоценозів, які відповідають **кластеру 3**, характерне поєднання лугового та болотного кругообігів. Це ольси та вербняки з болотним великотрав'ям у заплавах річок. Функціонування цих біогеоценозів відповідає лугово-болотному типу.

Кластер 4 за ценоморфічною структурою дуже нагадує кластер 2, тому також може бути охарактеризований як лугово-степовий. Він поєднує типи лісу лісостепової зони та темно-сірих ґрунтів. Особливістю цих угруповань є більш висока частка лісових видів ґрунтових тварин.

Кластер 5 поєднує, як і кластер 1, два типи кругообігів – лісовий та луговий, але з переважанням лугового типу. До цього кластера належать переважно лісові біогеоценози в нижніх третинах схилів байраків та берегів лісових річок, які формуються на лугово-лісових

чорноземах. Відповідно, для них характерний лісово-луговий тип функціональної активності ґрунтових безхребетних.

Кластер 6 має найскладнішу функціональну структуру – степово-лугово-лісову. Кластер 6 дуже об’ємний і його можна розділити на підкластери. Це група біогеоценозів, які формуються на чорноземах лісових у байраках. Для них характерне високе значення лісових та степових функціональних груп. Іншу групу в межах кластера 6 утворюють заплавні біогеоценози, які формуються на заплавних лугово-лісових ґрунтах. Головну функціональну роль у них виконують лісові та лугові елементи на фоні активності степових консортивних утворень. Лісові та степові елементи відіграють важливу роль у суборах та в колках на арені. Тобто кластер 6 поєднує генетично відмінні групи біогеоценозів, у межах яких спостерігається конвергентна подібність функціональної структури. Всі ці біогеоценози є амфіценозами. Складний характер функціональних утворень азональних та інтразональних комплексів є найважливішою ознакою степової зони.

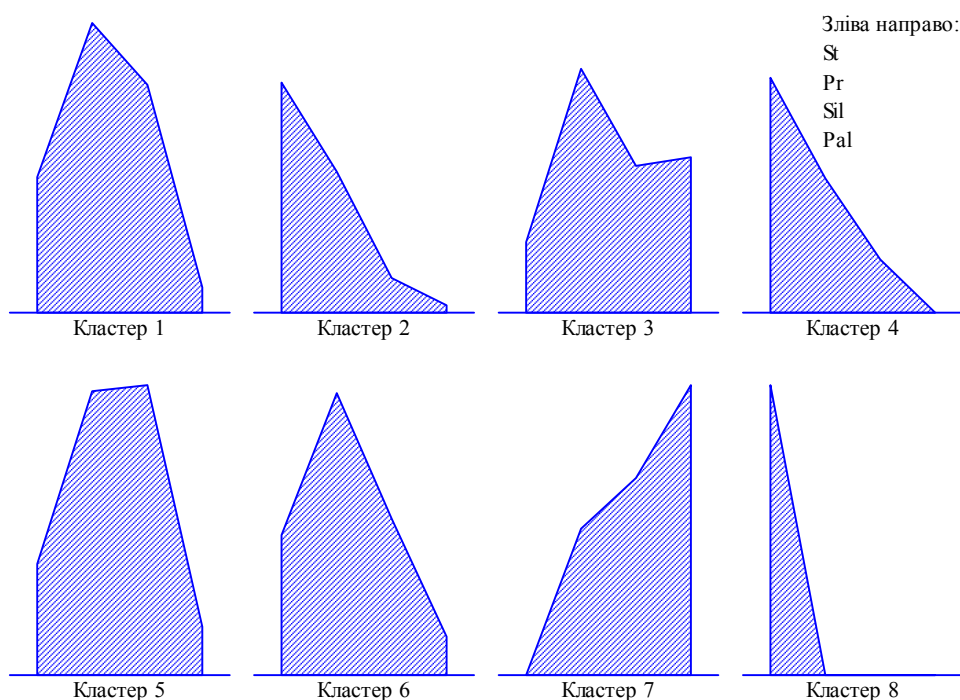


Рис. 14. 6. Розподіл ценоморф за кластерами угруповань ґрунтових тварин степового Придніпров’я

Кластер 7 відповідає болотним угрупованням ґрунтових тварин. Представники степового типу кругообігу майже відсутні у цьому функціональному комплексі, певна роль належить лісовим та луговим елементам.

Кластер 8 поєднує степові зональні моноценози. Значення лугового типу кругообігу для біогеоценозів в межах кластера 8 найменше, ознак лісового та болотного типів не спостерігається.

Таким чином, у результаті класифікації угруповань ґрунтових тварин за допомогою кластерного аналізу факторних ознак виділені класифікаційні одиниці, для яких властиві відповідні функціональні режими. Майже у всіх угрупованнях важливу функціональну роль виконує степове консортивне угруповання. Це є ознакою впливу степових зональних факторів на загальний вигляд та функціональні особливості всіх біогеоценозів степової зони. Якісна та кількісна специфіка для різних типів біогеоценозів та типів ґрунтів утворюється як комбінації типів консортивних структур – степової, лісової, лугової та болотної.

14.5. Екологічні аспекти зоологічної діагностики ґрунтів

Об'єктом аналізу при зоологічному методі діагностики ґрунтів є комплекси видів ґрунтових тварин, які являють собою живу фазу в багатофазній ґрунтовій системі (Роде, 1971), для котрих ґрунт виступає середовищем, що цілком визначає їх життєдіяльність, еволюцію та географічне розміщення (Гиляров, 1949). Наслідком такого тісного зв'язку є співпадіння екологічних стандартів ґрунтів та комплексів тварин, що в них мешкають (Мордкович, 1977).

Основні положення генетичного ґрунтознавства були закладені Докучаєвим у його фундаментальній праці «Російський чорнозем» (1883). Він розглядав ґрунт як природно-історичне тіло, що володіє комплексом специфічних властивостей, які виникають у ґрунотвірному процесі під впливом факторів навколишнього середовища. Географо-генетичний підхід був надалі творчо розвинений М. М. Сибірцевим (1953). В основу вирішення проблеми класифікації й діагностики ґрунтів був покладений принцип відповідності генетичних типів ґрунтів найважливішим особливостям їх географічного поширення. Спроба класифікувати ґрунти за провідними факторами ґрунтоутворення була здійснена К. Д. Глинкою (1931). Факторно-генетичний підхід знайшов своє відображення в працях С. А. Захарова (1931), Д. Г. Віленського (1954), Г. Н. Висоцького (1962). Генетичний напрямок у ґрунтознавстві розвивав положення, що генетична ґрунтова класифікація повинна базуватися на внутрішніх властивостях і особливостях самих ґрунтів (Гедройц, 1912; Неуструев, 1937).

Головне завдання наукової класифікації різних предметів і явищ – це встановлення історико-генетичних зв'язків між ними. Історико-генетичний (причинний) зв'язок між предметами і явищами повинен базуватися на виявленні найбільш істотних і правильно систематизованих їх властивостях (Герасимов, 1954). Докучаєвський підхід установлює зв'язок і функціональне співвідношення власних властивостей ґрунту з основними ґрунотвірними факторами. Завдання встановлення генетичної сутності корелятивних зв'язків між факторами і властивостями ґрунтів було виконане в процесі розвитку неодокучаєвської парадигми (Герасимов, Глазовская, 1960; Герасимов, 1976; Зонн, Травлеев, 1989).

Сучасна діагностика ґрунтів опирається в основному на дані з морфології, хімії й мінералогії ґрунтів, а також на характеристики кліматичних умов їх ареалу та властивої їм рослинності (Травлеев, 1971, 1976; Роді, 1971; Волобуєв, 1973). Особливе значення має мікроморфологічний метод. Мікроґрунтознавство – особливий розділ ґрунтознавства, що має й самостійне, і прикладне значення в пізнанні складних процесів генезису та еволюції ґрунтів (Травлеев, 1981; Белова, 1986, 1987; Ярилова, 1972; Ярилова и др., 1979; Kubiena, 1938). Досить цікавою та багатообіцяючою виявилася інтеграція мікроморфологічного й зоологічного методів індикації ґрунтів (Булик, Белова, 1980).

Ґрунт – природно-історичне тіло, далеко не пізнане нами у своїх особливостях. Тому правомірно й доцільно розглядати генезис ґрунтів багатопланово або в різних аспектах, тобто як самостійне і як компонентне тіло більш складних природних і антропогенних систем – біогеоценозів, екосистем та ін. (Карпачевский, 1980; Зонн, 1964; Зонн, Травлеев, 1989).

Біогеоценотичний напрямок вивчає якісні й кількісні взаємозв'язки між усіма компонентами природного комплексу, що відбиваються у ґрунтах, у їх будові, складі й властивостях (Сукачев, 1942; Зонн, 1964; Бельгард, Травлеев, 1980; Карпачевский, 1977, 1983).

У багатьох випадках ґрунтові організми виявляються значно чутливішими індикаторами зміни режиму й властивостей ґрунтів порівняно з показниками, отриманими за допомогою фізичних і хімічних методів дослідження (Гельцер, 1989). Серед різних методів біоіндикації фітоіндикація розроблена досить ґрунтовно. Широко відомі дослідження в цій галузі Л. Г. Раменського (1938), О. Л. Бельгарда (1950), Д. В. Воробйова (1953), П. С. Погребняка (1955), С. В. Вікторова (1962), Б. В. Виноградова (1964).

Крім вищих рослин для цілей біоіндикації ґрунтового покриву застосовуються водорості й інші нижчі рослини (Штина, Голлербах, 1976, 1980). Певне діагностичне значення мають ґрунтові мікроорганізми (Мишустин, 1966, 1976). Дослідження, проведені в лісах степової зони України, показали, що співвідношення основних груп мікроорганізмів та їх чисельність відбивають особливості перетворення органічних речовин і зольних елементів у ґрунті (Долгова, Кучма, 1975). Ґрунтові ферменти є інформативними показниками різних особливостей ґрунотвірного процесу (Галстян, 1980). Активність ферментів в умовах Присамар'я залежить від вологості ґрунту, сезону року й лісорослинних умов (Долгова, Кучма, 1975; Долгова, Скрибицкая, 1975). Особливого значення набуває вивчення біологічної активності ґрунтів і лісових підстилок рекультивованих ділянок (Гельцер и др., 1985) і техногенних територій, які зазнали забруднення хімічними речовинами (Долгова и др., 1988). Аналіз даних про стан мікробоценозу дозволяє зробити висновки про основні напрямки трансформації органічної речовини на експериментальних ділянках лісової рекультивації Західного Донбасу (Цветкова, Гельцер, 1989).

Зооценоз є важливим компонентом біогеоценозу. Близько 90 % видів тварин помірного поясу в тому або іншому ступені пов'язані із ґрунтом (Букли, 1923: цит. за: Криволицкий, 1994). Основи вчення про ґрунт як середовище існування тварин були закладені М. С. Гіляровим (1949). Тісний взаємозв'язок життєвих циклів ґрунтових безхребетних і ґрунотвірних процесів визначає діагностичну значимість цієї групи живих організмів (Гіляров, 1965).

У зоологічному методі діагностики ґрунтів виділяються такі напрямки (Криволицкий, 1992):

Функціонально-біогеоценотичний: традиційні дослідження структури й динаміки тваринного населення ґрунту, у яких основна увага приділяється найбільш повному виявленню всіх його компонентів, взаємозв'язків і динаміки у часі й просторі. Дослідження в цьому напрямку проводилися ще в 1920–1930 роки (Догель, Ефремов, 1921; Догель, 1924; Четыркина, 1926; Баскина, Фридман, 1928; Бродский, Янковская, 1928; Бойцова, 1931; Беклемишев, 1931, 1934; Беклемишев, Четыркина, 1935). Як продовження цього напрямку слід розглядати пошук нових показників для оцінки стану тваринного населення ґрунту, таких як біомаса, хімічний склад, біорізноманіття, інформаційна насиченість і т. д. (Второв, 1966; Гіляров, Перель, 1974; Пилипенко, 1979; Криволицкий, 1983; Криволицкий и др., 1982; Криволицкий, Покаржевский, 1986; Покаржевский, Криволицкий, 1992; Ганин, 1989). Енергетична характеристика ґрунтової мезофауни виступає важливим критерієм біологічної продуктивності ґрунтів під різними типами лісових насаджень (Веремеев, 1976).

Другий традиційний шлях – ландшафтна індикація – одержав розвиток наприкінці 1930-х років на базі вже опублікованих на той час праць фундаментального характеру з екології угруповань організмів ґрунту (Бей-Биенко и др., 1939; Березина, 1937; Сент-Илер, 1938; Шиперович, 1939; Гіляров, 1939, 1942). Цей напрямок знайшов широке визнання зоологів після опублікування монографії М. С. Гілярова «Особливості ґрунту як середовища існування і його значення в еволюції комах» (1949). Застосування зоологічного методу дозволило вирішити ряд спірних питань діагностики ґрунтів (Гіляров, 1949, 1965). Зоологічний метод використовувався для з'ясування деяких питань генезису ґрунтів під лісовою рослинністю в степу (Апостолов, Травлеев, 1972, 1975; Травлеев и др., 1981; Пилипенко, 1980; Лиховидов, 1981). Ґрунтово-зоологічні дослідження проведені в багатьох ландшафтах і фізико-географічних зонах, що дозволило виконати діагностику ґрунтів різного генезису (Арнольди, 1952, 1956; Алейникова, 1964, 1976; Воронова, 1987; Гаврилов, Перель, 1958; Крышталь, 1955; Прохина, 1966; Стебаев, 1966). Для діагностики заплачних ґрунтів досить інформативними є відомості про їх тваринне населення (Стриганова, 1966; Добровольский, 1968; Матвеева, 1966, 1972; Гельцер и др., 1975; Лупоносова, Миноранский, 1975; Надворный, Шаталина, 1975). За допомогою зоологічних даних виконана діагностика інших компонентів біогеоценозів, тісно пов'язаних із ґрунтовим покривом. Ґрунтові безхребетні є чутливи-

ми індикаторами типу лісу (Перель, 1959; Артемьева, 1966; Феоктистов, 1978). Є дані про можливість діагностики стану насаджень за комплексами ґрунтових безхребетних (Гиляров, 1956; Перель, 1958, 1969; Лаврів, 1970; Андрианова, 1976). Сукцесійні зміни рослинності знаходять своє відбиття у структурі й особливостях функціонування комплексів ґрунтових безхребетних (Верещагіна, 1984).

Третій підхід – ареалогічний, за якого особлива увага приділяється не тільки реакції угруповань, а й реакції популяцій і окремих видів на такі властивості ґрунту як його механічний склад, ступінь гуміфікації й характер відкладення гумусу, реакції рН і сольового режиму, вміст кальцію, гідротермічний режим, характер ґрунтового профілю. В умовах Присамар'я біомаса ґрунтової мезофауни й особливо дощових черв'яків корелює з умістом гумусу в ґрунті. Установлена прямо пропорційна залежність чисельності ґрунтової мезофауни від вмісту гумусу й активної реакції ґрунтів степового Придніпров'я. Зі збільшенням відсотка гумусу збільшується чисельність тварин, в основному за рахунок дощових черв'яків та інших сапрофагів, що збагачують ґрунт біологічно активними речовинами (Пилипенко, 1972, 1973). Дощові черв'яки дуже чутливі до кислотності ґрунту, тому вони звичайно відсутні в кислих болотних ґрунтах і в грубому гумусі (Arrhenius, 1921). Однак навіть у найкисліших ґрунтах дощові черв'яки, хоч і в малій кількості, але присутні (Шилова, 1951). Було показано, що ґрунти з різною величиною рН, які належать до різних типів, населені різними комплексами дощових черв'яків (Baltzer, 1955). У Литві О. П. Атлавініте (1975) встановила, що розмаїття видів люмбрицид залежить від рН ґрунтового розчину. Деякі види дротянок (*Agriotes lineatus*, *Agriotes obscurus*) можуть служити певною мірою показниками слабкокислої реакції ґрунту, тому що в кислих ґрунтах вони звичайно більш чисельні (Гиляров, 1976). Багато з ґрунтових безхребетних чутливо реагують на зволоження ґрунтів і рівень залягання ґрунтових вод (Булик, Травлєєв, 1975).

У ряді випадків ґрунтові безхребетні можуть бути показниками механічного складу ґрунту. Личинки пилкоїдів у ґрунтах степової України віддають перевагу важким безструктурним ґрунтам (Дубровина, 1972). Щільність ґрунту багато в чому визначає заселення його травневим хрущем (Покозий, 1981). Чисельність популяцій журилиць залежить від хімічного й механічного складу ґрунтів (Басангова, 1984).

Безхребетні можуть служити показником гідротермічного режиму ґрунтів. Можна вказати чимало форм мокриць, які характеризуються поступовим підвищенням вимог до вологості субстрату, що дозволяє використовувати їх як індикаторів ступеня зволоження ґрунту. У ряді *Philosica muscogium* – *Oniscus asellus* – *Porcellio scaber* – *Armadillidium vulgare* мокриці розташовані в індикаційний ряд від показника високої вологості до сухості місцеперебування (Cloudsley–Thompson, 1959).

Серед личинок коваликів роду *Selatosomus* більш вологолюбним є *S. aeneus*. Він швидше витрачає вологу, ніж *S. latus*, який живе в більш сухих місцях та має розвинену епікутикулу (Семенова, 1960; Овчинникова, 1960).

Багато видів можуть бути гарними індикаторами сольового режиму ґрунтів – серед ґрунтових комах багато галофілів, таких як *Dyschirius similis*, *Laccobium decorum*, *Heterocerus flexuosus*. Стафілініди роду *Bledius* і чорниші роду *Velopus* показові для солончаково-солонцевого комплексу ґрунтів (Блинштейн, 1972). Серед личинок коваликів – мешканців ґрунту можна виділити екологічні групи, які є показниками механічного складу, надмірного зволоження й ступеня засолення ґрунтів (Долін, 1966). Добре відомий зв'язок багатьох груп безхребетних (мокриць *Armadillididae*, ківсяків, моллюсків, дощових черв'яків *O. lacteum*) з високим умістом у ґрунті кальцію (Бызова, 1970; Гиляров, 1957, 1976). Ґрунтові безхребетні реагують на природний підвищений рівень деяких радіоактивних елементів (Криволуцкий и др., 1975).

В основі ранніх праць із діагностики ґрунтів полягав ареалогічний підхід. У ряді випадків ареали ґрунтів і ареали безхребетних збігаються, що іноді може бути підставою для віднесення ґрунту з дискусійним діагнозом до того або іншого типу. Однак цей підхід має

цілий ряд обмежень (Криволуцкий, 1994), що спонукало розвивати зоологічний метод у напрямку поглиблення зв'язування генетичної сутності взаємозв'язку комплексів ґрунтових безхребетних і ґрунотвірного процесу. У пізніших працях М. С. Гілярова бачимо, що основна увага приділяється особливостям структурно-функціональної організації комплексів ґрунтових безхребетних як показників ґрунотвірного процесу (Гіляров, Перель, 1973; Гіляров, 1979). Було показано, що видовий склад, чисельність і біомаса тваринного населення можуть використовуватися як діагностичні показники ґрунтових типів (Самедов и др., 1980).

Діагностичне значення різних груп ґрунтових безхребетних не однакове. Так, диплоподи чутливо реагують на дефіцит кальцію у ґрунті, а чисельність кістянок пов'язана з потужністю підстилки. Співвідношення чисельності деяких родів коваликів має значення для діагностики дернового й підзолистого процесів в умовах Центрально-лісового заповідника (Коробів, 1976).

Зв'язування особливостей ґрунтів за допомогою вивчення комплексів безхребетних тварин передбачає встановлення однозначної відповідності між ґрунтовими генетичними горизонтами і певною систематичною групою, екологічним оптимумом таксона, специфічним комплексом безхребетних, що живуть у ньому, а також сумарною чисельністю й біомасою безхребетних, які є мірою інтенсивності біогеохімічних процесів у ґрунті (Гришина, Короткова, 1976).

Біологічна діагностика відіграє важливу роль в оцінці ґрунтових процесів і дозволяє виявити напрямок процесів на найраннішій стадії, що важливо при сільськогосподарському освоєнні ґрунтів (Карпачевский, 1976).

Концепція ЕГП (елементарних ґрунтових процесів) (Герасимов, Глазовская, 1960) була успішно застосована для зоологічної діагностики ґрунтів (Стебаев, 1976; Мордкович, 1977, 1981, 1991; Сметана, 1993). Цей підхід виявився досить продуктивним при діагностиці таксономічних ґрунтових одиниць у межах локальних катен, коли значимих якісних відмінностей тваринного населення не відмічається. У цьому випадку основна увага приділяється вивченню кількісного співвідношення різних екологічних груп, які розглядаються як індикатори відповідних елементарних ґрунтових процесів. В основі застосування мови екогруп міститься уявлення про типи кількісного розподілу видів у місцевій системі ландшафтів і про ландшафтно-екологічний ареал видів (Стебаев, 1971, 1976).

Структура угруповання ґрунтових безхребетних відбиває деякі особливості ґрунтового покриву. Типові й підтипові одиниці ґрунтового покриву чітко розрізняються складністю систематичної структури угруповань мікрофауни й розподілом морфоєкологічних типів і груп орибатидних кліщів (Сметана, 1993). Цей же автор відзначає, що підтипи ґрунтів досить помітно розрізняються видовим складом домінантів безхребетних, а ґрунтові види – тільки індикаторними плеядами мікрофауни. До недоліків методу індикаторних плеяд можна віднести те, що склад плеяд специфічний тільки для конкретного географічного регіону й не може бути застосований для ареалу того або іншого ґрунтового типу або більш дрібної систематичної одиниці ґрунтового покриву в цілому (Сметана, 1993).

Еволюція ґрунтових тварин та їх комплексів почалася одночасно з виникненням ґрунтів і наземної рослинності та відбувалася у зв'язку з еволюцією ґрунтів, тому за даними про історичний розвиток ґрунтових тварин можна робити висновки про розвиток ґрунтів (Криволуцкий, 1966). Аналіз формування ґрунтового покриву з використанням даних про давні організми дозволяє одержати достовірні висновки про утворення мікрорельєфу й ґрунтового покриву, коли інші методи не дають результатів (Іванов и др., 1976).

ґрунтові тварини відбивають специфіку середовища існування не тільки природних біогеоценозів, а й культурбіогеоценозів. Вони можуть застосовуватися для індикації різних властивостей сільськогосподарських угідь і для оцінки ступеня придатності різних культур (Белоусова, 1978; Грюнталь, Сапарбеков, 1978; Петрусенко, Карпенко, 1978; Душенков, 1984; Сметана, 1993). Представники ґрунтової мезофауни реагують на застосування різних

агротехнічних прийомів, що може використовуватися при плануванні й з'ясуванні ефективності різних способів обробки ґрунту в сільському господарстві (Долин, Стівчатый, 1978; Миноранский, 1978). Глибоке розпушування ґрунтів впливає на зміну складу, чисельності й зоомаси мезо- та мікрофауни ґрунтів (Гельцер, Гельцер, 1980). Ґрунтові безхребетні виступають як біологічні індикатори типів орних ґрунтів (Алейникова, 1976). Характерними для типу ґрунтів є сумарна чисельність мезофауни й чисельність окремих груп безхребетних. Видове різноманіття ґрунтових тварин також великою мірою визначається типом ґрунтів. Особливо яскраво це проявляється у співвідношенні облігатних сапрофагів і хижих форм.

Зоологічний метод може бути застосований для діагностики різних типів антропогенного впливу (Пилипенко, Надвірний, 1981; Криволицкий, 1994). Ґрунтові безхребетні є індикаторами рекреаційної деградації біогеоценозів (Лаврів, 1984).

14.6. Зоологічна діагностика ґрунтів за допомогою екоморфічної структури консорцій ґрунтових тварин

Зоологічна діагностика ґрунтів – це встановлення відповідності та інформаційного зв'язку між типологічними одиницями ґрунтового покриву та емерджентними властивостями тваринного населення ґрунтів.

Класифікація та діагностика ґрунтів повинна ґрунтуватися на тих ознаках, що відбивають хід ґрунтоутворення процесу. Ґрунтові тварини беруть безпосередню участь у процесах ґрунтоутворення, в чому і полягає їх діагностичне значення.

Особливості функціональної активності ґрунтових тварин відбиваються в консортивній структурі їх угруповань. Тому розвитком функціонального підходу до зоологічної діагностики ґрунтів є застосування консорцій для встановлення характеру участі комплексів педобіонтів у здійсненні ґрунтових процесів, а таким чином – у встановленні типологічної приналежності одиниць ґрунтового покриву.

Якісна та кількісна характеристика консорціям ґрунтових тварин може бути надана за допомогою екоморфічного аналізу. Зоологічна компонента ґрунтоутворення відбувається в екологічному просторі, де функціонують угруповання тварин. Цей простір відображається за допомогою методології екологічних матриць.

На статистичну мову завдання діагностики ґрунтів перекладається як розв'язання задачі класифікації з навчанням. Для ґрунтів із відомою типологічною приналежністю встановлюються екологічні ознаки, які на високому вірогідному рівні здатні відрізнити відповідні типи ґрунту. Завдання у такому вигляді може бути виконане засобами дискримінантного аналізу.

Як екологічні ознаки для дискримінації ґрунтів були використані перші сім факторів, одержані в результаті багатовимірного факторного аналізу. Як указувалося вище, вони в інтегральній формі відображають найхарактерніші властивості динаміки тваринного населення ґрунтів степового Придніпров'я. Якісний сенс цих екологічних ознак також був встановлений.

Завдання полягало у встановленні за зоологічними даними якісних та кількісних особливостей 12 головних типів та підтипів ґрунтів степової зони. Також на основі літературних джерел до аналізу були залучені дані про тваринне населення темно-сірих лісових ґрунтів лісостепової зони.

Усі фактори-ознаки мають високі дискримінаційні властивості, щоб бути використаними для побудови аналітичного правила встановлення приналежності невідомого ґрунтового утворення до одного з тих, що були використані як навчальна вибірка (табл. 14. 4).

Важливою статистикою, що вказує на дискримінаційні можливості ознаки, є лямбда Вілкса. Вона змінюється від 0 (найкраща можливість) до 1 (можливість дискримінації відсутня). Всі ознаки, використані для дискримінантного аналізу, характеризуються лямбдою Вілкса, яка не перевищує рівня 0,05, що є досить добрим показником.

Таблиця 14. 4

**Статистичні властивості ознак
(фактори багатовимірного факторного аналізу) для дискримінантного аналізу**

Ознака	Лямбда Вілкса	Часткова лямбда	p-рівень	Толерантність	1-толер. (R-квадр.)
F 1	0,05	0,15	0,00000	0,64	0,36
F 2	0,01	0,53	0,00000	0,69	0,31
F 3	0,02	0,31	0,00000	0,71	0,29
F 4	0,01	0,63	0,00000	0,84	0,16
F 5	0,01	0,57	0,00000	0,85	0,15
F 6	0,01	0,66	0,00000	0,95	0,05
F 7	0,02	0,43	0,00000	0,71	0,29

Сенс дискримінантного аналізу полягає у тому, щоб знайти так звані канонічні змінні, в просторі яких хмара точок, яка відповідає експериментальним даним, найчіткіше могла б бути розрізнена на групи, які нас цікавлять. Ці канонічні змінні є лінійними комбінаціями похідних ознак. Значення ознак для встановлення канонічних змінних, або дискримінантних коренів, характеризується відповідними коефіцієнтами, які в стандартизованій формі наведені в таблиці 14. 5. Стандартизовані коефіцієнти дозволяють порівняти внесок ознак у формування канонічних змінних. Крім того, коефіцієнти дозволяють одержати змістовну інтерпретацію канонічних змінних як причин диференціації тваринного населення в умовах різних типів ґрунотвірного процесу – безумовно, у тому випадку, якщо канонічна змінна насправді відповідає деякій природній причині. Таким чином, можливість змістовної інтерпретації канонічних змінних є також важливим результатом використання дискримінантного аналізу для зоологічної діагностики ґрунтів.

Таблиця 14. 5

Стандартизовані коефіцієнти для визначення канонічних змінних

Ознака	Корінь 1	Корінь 2	Корінь 3	Корінь 4	Корінь 5	Корінь 6	Корінь 7
F 1	-1,23	0,02	0,05	0,19	-0,13	0,01	-0,07
F 2	-0,76	0,17	0,17	-0,18	0,63	-0,07	0,61
F 3	0,33	1,04	-0,01	0,38	-0,04	-0,26	0,07
F 4	-0,07	0,59	-0,10	-0,35	-0,60	0,42	0,40
F 5	0,18	0,46	0,77	0,07	0,23	0,48	-0,23
F 6	0,02	0,07	-0,73	0,41	0,33	0,49	0,00
F 7	-0,50	0,72	-0,32	-0,58	0,21	-0,06	-0,37
Власне число	6,84	3,17	0,87	0,50	0,39	0,08	0,05
Кумулятивна пропорція	0,58	0,84	0,91	0,96	0,99	1,00	1,00
Лямбда Вілкса	0,01	0,05	0,23	0,43	0,64	0,88	0,96

Центр ваги хмари точок у просторі дискримінантних функцій, який відповідає певному класу, є центроїдом цього класу, або найбільш типовою точкою. Чим більше яка-небудь точка наближена до центроїда, тим більше вона відповідає характерним особливостям цього класу. Частина екологічного простору, утвореного дискримінантними функціями, найбільше наближена до центроїда ґрунту порівняно з центроїдами інших ґрунтів, є екологічним ареалом цього ґрунту. Всі точки, розміщені в межах цього ареалу, повинні бути віднесені до відповід-

ного типу ґрунту. Положення центроїдів ґрунтів у просторі перших чотирьох дискримінантних функцій наведено на рисунках 14.7 та 14.8.

Лямбда Вілкса свідчить про те, що дискримінантні функції 1 та 2 володіють найбільшими дискримінантними можливостями (табл. 14.5). Дискримінантна функція 1 дозволяє чітко відрізнити дерново-борові та дерново-степові ґрунти від інших (центроїди справа на рисунку 14.7). Чорноземи звичайні та чорноземи лісополіпшені займають близьке положення (центр), темно-сірі лісові та чорнозем лучно-лісовий формують групу ґрунтів зліва на рисунку. Для диференціації між собою чорноземів звичайних та лісополіпшених, а також темно-сірих лісових та чорноземів лучно-лісових необхідна дискримінантна функція

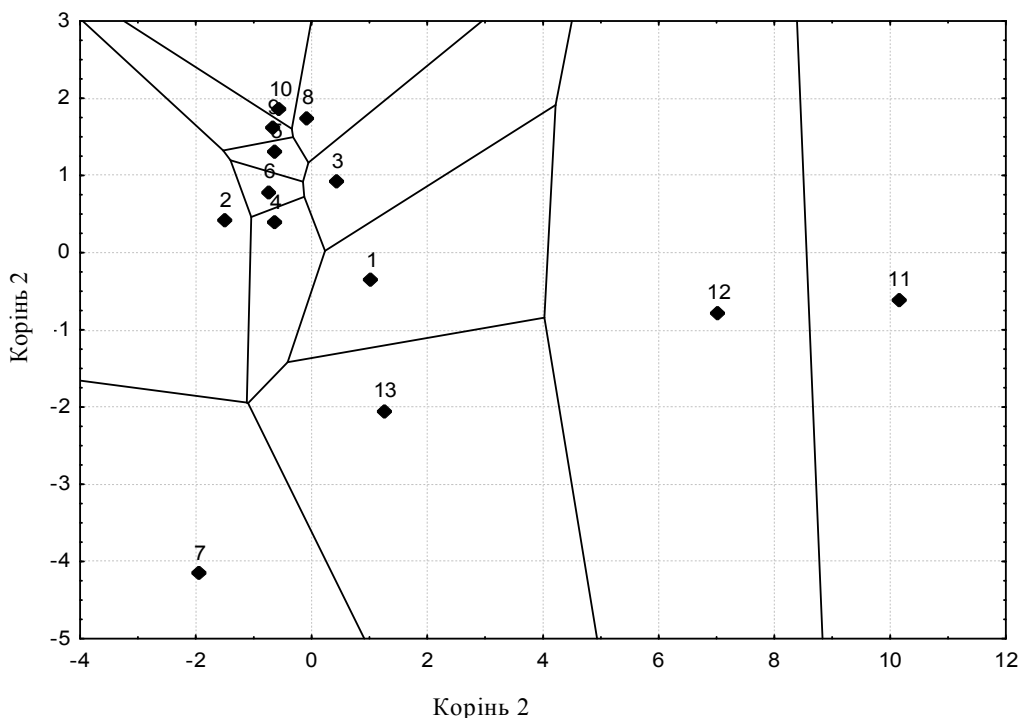


Рис. 14.7. Положення ґрунтів у просторі канонічних змінних 1 та 2

Умовні позначки: 1 – чорнозем лісополіпшений; 2 – чорнозем лучно-лісовий; 3 – лучно-лісовий ґрунт; 4 – чорнозем лісовий; 5 – заплавної лучно-лісовий; 6 – заплавної лісовий ґрунт; 7 – темно-сірий лісовий ґрунт; 8 – дерново-боровий супіщаний; 9 – солодь; 10 – заплавної болотно-лісовий ґрунт; 11 – дерново-степовий піщаний ґрунт; 12 – дерново-боровий піщаний; 13 – чорнозем звичайний

2. Інші ґрунти в просторі перших двох дискримінантних функцій формують щільну хмару точок.

У кількісному визначенні дискримінантної функції 1 головну роль відіграють фактори 1 та 2. Тобто головними чинниками диференціації функціональної структури тваринного населення є чисельність та біомаса угруповань, частка сапрофагів, співвідношення епігейного та ендоейного блоків, частка оліготрофоценоморф, екологічна організація та різноманіття (фактор 1) та видове різноманіття (фактор 2). У загальній динаміці угруповань ці аспекти мінливості синекологічних властивостей (фактор 1 та фактор 2) певним чином не пов'язані між собою (це вимога факторного аналізу при виділенні факторів), але як осі диференціації

функціональної структури угруповань ґрунтових тварин різних ґрунтів вони співпадають між собою.

Чисельність та біомаса угруповань є важливою вказівкою на інтенсивність виконання ґрунтовими безхребетними ґрунтовірних функцій. Але ці ознаки досить мінливі протягом року та рік від року, тому вони володіють значною пояснювальною здатністю, якщо існують дані за певний період часу. В цьому полягає важливість моніторингових досліджень. Але як діагностичні ознаки повинні використовуватися інші, які більш інваріантні до часової мінливості. Хоча структурні властивості угруповань пов'язані кореляційним зв'язком із чисельністю та біомасою, але, будучи відносними індексами (частка сапрофагів, співвідношення епігейних до ендегейних, частка оліготрофоценоморф і т. д.), є більш характерними для від-

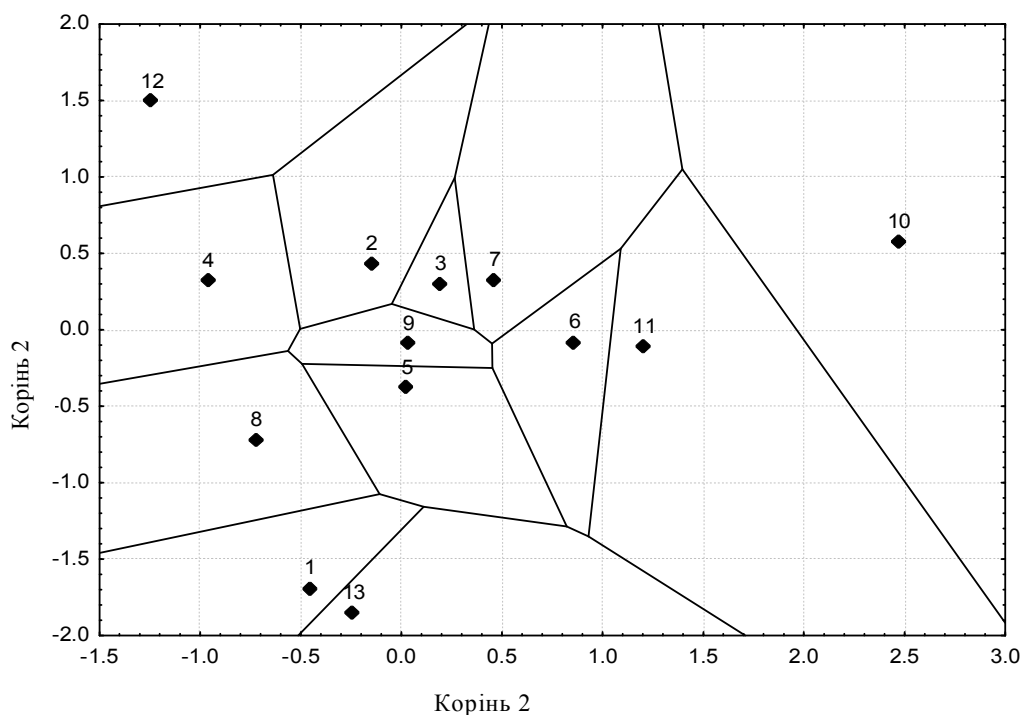


Рис. 14. 8. Положення ґрунтів у просторі канонічних змінних 3 та 4
Умовні позначки: див. рис. 14. 7

повідних типів ґрунтовірного процесу та, таким чином, можуть використовуватися для зоологічної діагностики.

Головною ознакою, що впливає на дискримінантну функцію 2, є фактор 3, але велике значення також мають фактори 4, 5 та 7. Кожний із факторів пов'язаний з індикацією парного переважання одного з типів кругообігу, тому дискримінантна функція 2 відображає загальний градієнт змін функціональної структури угруповань у послідовності переходу типів кругообігів: степового—лугового—лісового—болотного.

Інтерпретація розташування центроїдів у просторі канонічних змінних 3 та 4 дещо утруднена, оскільки це є тільки двовимірною проекцією багатовимірного простору, у якому реальне розташування центроїдів відрізняється від того, що спостерігається в одній проекції

(рис. 14. 8). Але у розташуванні центроїдів можна знайти певну закономірність. Так, канонічна змінна 3 диференціює угруповання ґрунтових тварин у градієнті змін консортивної структури: степові + лугові → болотні типи кругообігу. Головну роль у визначенні канонічної змінної 3 відіграє протилежна динаміка факторів 5 та 6 (табл. 14. 5), які описують співвідношення лугового та болотного типів кругообігів (фактор 5) і степового та лугового (фактор 6).

Дискримінантна функція 4 пов'язана з протилежною динамікою факторів 6 (співвідношення степових та лугових консорцій) та 7 (співвідношення лісових та лугових консорцій). Тобто у цьому випадку диференціальним градієнтом є така зміна функціональної структури: степові → лугові → лісові консорції.

Відповідним чином можуть бути інтерпретовані інші канонічні змінні, в основі кількісних оцінок яких лежать протилежні динаміки різних комбінацій факторів.

Таким чином, дискримінантний аналіз угруповань тварин різних типів ґрунтів за допомогою інтегральних показників динаміки консортивного складу – багатовимірних факторів – дозволив продемонструвати діагностичні властивості ґрунтових тварин. Функціональна структура комплексів педобіонтів у вигляді екологічних властивостей консорцій є інформаційним показником, який вказує на хід ґрунтотвірного процесу, отже, може використовуватися для діагностики ґрунтів.

Висновок

Консорції ґрунтових тварин виникають як скупчення функціональної активності живих істот у екологічному гіперпросторі, діяльність яких безпосередньо пов'язана з виконанням біологічного кругообігу речовин та потоком енергії. Біологічний кругообіг визначає особливості структурної та функціональної організації біогеоценозів, а також хід та напрямок процесів ґрунтоутворення. Відповідно до основних типів кругообігу речовин відбувається структурне оформлення функціональних комплексів ґрунтових тварин у вигляді ценоморфічних угруповань, які є найважливішими консортивними об'єднаннями. В умовах степової зони в зональних, азональних та інтразональних біогеоценозах це степові, лугові, лісові та болотні ценоморфи.

Консорції ценоморфічного рангу є певним чином дискретними у функціональному сенсі утвореннями, але в реальному просторово-часовому континуумі формують різноманітні строкати утворення. Моноценотичні комплекси найбільш властиві степовим зональним біогеоценозам, тоді як азональні та інтразональні біогеоценози в аспекті функціональної організації угруповань ґрунтових тварин мають переважно псевдомоноценотичну або амфіценотичну структуру.

Якісна своєрідність тваринного населення як активного учасника процесу ґрунтоутворення формується внаслідок кількісної комбінації ценоморфічних консорцій. Кожна ценоморфа як утворення консортивного рівня має якісні та кількісні особливості кругообігу речовин, трансформації органічних залишків, просторової спрямованості основної активності. Ці особливості проявляють себе, тобто можуть бути визначені та кількісно оцінені на практиці, у трофічній, топічній, форичній, ценотрофоморфічній структурах. Консорція – це екосистема, яка є результатом внутрішньосистемних взаємодій та зазнає впливу навколишнього середовища. Вплив навколишнього середовища віддзеркалюється через особливості реагування живих істот на нього, тобто через відповідні екоморфи – гігроморфи, трофоценоморфи, клімаморфи, термоморфи і т. д. Усі ці ознаки є результатом застосування екоморфічного аналізу.

Екоморфічний аналіз є засобом кількісного та якісного аналізу консорцій ґрунтових тварин різних рівнів. У процесі екоморфічного аналізу встановлюються головні екологічні групи живих організмів – екоморфи, їх об'єм та функціональне значення.

Функціонування консорцій відбувається в екологічному просторі, відображенням якого є екологічна матриця. Консорція є системою, відповідно до цього й екологічна матриця містить ознаки екосистемного рівня – емерджентні властивості екосистеми. Властивості інших рівнів організації живого, які мають екологічне значення, можуть бути перекладені на мову екологічних матриць за допомогою екоморфічного аналізу. Таким чином, екологічні матриці на базисі одного семантичного рівня поєднують структурні та функціональні властивості екосистем, у результаті чого може бути проведений відповідний аналіз.

Література

1. **Акимов М. П.** Биоморфический метод изучения биоценозов // Бюллетень Московского о-ва исп. природы. – Т. LIX (3). – 1954. – С. 27–36.
2. **Акимов М. П.** Биоценотическая рабочая схема жизненных форм – биоморф // Науч. зап. Днепропетр. госун-та. Днепропетровск. – 1948. – С. 61–64.
3. **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.
4. **Александрова В. Д.** Классификация растительности. – Л.: Наука, 1969. – 275 с.
5. **Андреева Р. В.** Определитель личинок слепней. К.: Наукова думка. – 1990. – 172 с.
6. **Андреевская 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.
7. **Арнольди К. В.** Жизненные формы у муравьев // Докл. АН СССР. – 1937. – Т. 20, № 16. – С. 37–59.
8. **Арнольди К. В.** Очерк энтомофауны и характеристика энтомокомплексов лесной подстилки в районе Деркула // Тр. ин-та леса. – 1956. – Т. 30. – С. 279–342.
9. **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.
10. **Арнольди К. В., Арнольди Л. В.** О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. // Зоологический журнал – 1963. – Т. 42, Вып. 2. – С. 161 – 183.
11. **Арнольди Л. В.** Краткие методические указания по изучению консортивных связей насекомых при биокомплексных исследованиях // Программно-методическая записка по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. – М.–Л.: АН СССР. – 1960. – С. 9–14.
12. **Арнольди Л. В., Борисова И. В.** Опыт исследования консортивных связей степных растений и животных. // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 77, Вып. 4. С. – 109 – 122.
13. **Арнольди Л. В., Борисова И. В., Скалон И. С.** Консорции и типы консортивных связей. // Биокомплексная характеристика основных ценообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. – Ч. 2. – Л.: Наука. – 1969. – С. 21 – 26.
14. **Арнольди Л. В., Лавренко Е. М.** Краткая программная записка по изучению консортивных связей животных и низших растений с доминантными видами высших растений в растительных сообществах // Программно-методическая записка по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. – М.–Л.: АН СССР. – 1960. – С. 5–8.
15. **Атлавините О. П.** Экология дождевых червей и их влияние на плодородие почвы в Литовской ССР. – Вильнюс: Моклас. – 1975. – 200 с.
16. **Балуев В. К.** Дождевые черви основных почвенных разностей Ивановской области. // Почвоведение. – 1950. Т. 4. – С. 219–227.
17. **Бей-Биенко Г. Я.** Общая энтомология. – М.: Высшая школа, 1966. – 496 с.
18. **Беклемишев В. Н.** Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биогеоценозов // Тр. биол. НИИ при Пермском гос. ун-те. – 1934. – Т. 6, вып. 3–4.
19. **Беклемишев В. Н.** Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // Тр. по защите растений. 1931. – Т. 6, вып. 2.
20. **Беклемишев В. Н.** О классификации биогеоценологических (симфизиологических) связей // Бюллетень МОИП. – 1951. – Т. 55, Вып. 5 – С. 3–30.
21. **Беклемишев В. Н., Четыркина И. К.** К биологии половодья // Вопр. экологии и биоценологии. – 1935. – Вып. 2. – С. 120–136.
22. **Беклемишев В. Н.** О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1951. – Т. 11. – С. 3–30.
23. **Белова Н. А.** Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины. – Д.: Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1997. – 264 с.

24. **Белова Н. А., Травлеев А. П.** Естественные леса и степные почвы. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1999. – 346 с.
25. **Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока УССР. – Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
26. **Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
27. **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.
28. **Бригадиренко В. В.** Использование топологических спектров в зоологической диагностике почв на примере семейства жужилиц (Coleoptera, Carabidae) // Екологія та ноосферологія, 2003. – Т. 13, № 1–2. – С. 119–130.
29. **Булахов В. Л., Пахомов О. Є.** Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia). – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2006. – 356 с.
30. **Бызова Ю. Б.** Роль беспозвоночных животных в формировании состава почвенного воздуха // Роль организмов в газообмене почв. – М.: Изд-во МГУ. – 1986. – С. 27–40.
31. **Быков Б. А.** Введение в фитоценологию. – Алма-Ата: Наука, 1970. – 231 с.
32. **Быков Б. А.** Фитоценоз как саморегулирующаяся система. // Вести. АН КазССР. – 1967. – № 1. – С. 29 – 37.
33. **Быков Б. А.** Экологический словарь. – Алма-Ата: Наука, 1988. – 246 с.
34. **Василевич В. И., Ипатов В. С.** Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биол. – 1969, Т. 30, № 6. – С. 643–651.
35. **Викторов С. В., Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д.** Введение в индикационную геоботанику. – М.: Изд-во МГУ, 1962. – 227 с.
36. **Виленский Д. Г.** Почвоведение. – М.: Учпедгиз, 1954. – 375 с.
37. **Вильямс В. Р.** Почвоведение. – М.: Сельхозгиз, 1947. – 455 с.
38. **Виноградов Б. В.** Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. – М.: Высшая школа, 1964. – 328 с.
39. **Воронов А. Г.** К понятию о консорциях // Журн. общей биологии. – 1974, Т. 35, № 2. – С. 236–241.
40. **Высоцкий Г. Н.** Избранные сочинения. – М.: Изд-во АН СССР. – 1962. – 730 с.
41. **Галстян А. Ш.** Ферментативная диагностика почв // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – С. 110–121.
42. **Ганин Г. Н.** Роль диплопод в разложении и трансформации лесного опада на юге Хабаровского края // Зоологический журнал, – 1989, т. 68, вып. 1. – С. 145–149.
43. **Гедройц К. К.** Коллоидальная химия в вопросах почвоведения. – СПб, 1912, – 36 с.
44. **Гельцер Ю. Г.** Почвенные простейшие (Protozoa) как компонент почвенной биоты. – Автореф. докт. дисс. М., 1989. – 48 с.
45. **Герасимов И. П., Глазовская М. А.** Основы почвоведения и географии почв. – М.: 1960. – 236 с.
46. **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.
47. **Гиляров М. С.** Зоологический метод диагностики почв. – М.: Наука, 1965. – 276 с.
48. **Гиляров М. С., Перель Т. С.** Комплексы беспозвоночных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока как показатель типа их почв // Экология почвенных беспозвоночных. – М.: Наука. – 1973. – С. 40 – 59.
49. **Глинка К. Д.** Почвоведение. – М.; Л.: Сельхозиздат, 1931. – 472 с.
50. **Голубець М. А., Чорнобай Ю. М.** Консорція як елементарна екологічна система // Укр. ботан. журн. – 1983. – Т. 46, № 6. – С.23–28.
51. **Грицан Ю. І.** Екологічні основи перетворюючого впливу лісової рослинності на степове середовище. – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2000. – 300 с.
52. **Гурьева Е. Л.** Жуки-шелкуны (Elateridae). Подсемейство Elaterinae. Фауна СССР. – Т. 12, 4. – Л., 1979. – 451 с.
53. **Догель В. А.** Количественный анализ фауны лугов в Петергофе // Русский Зоолог. журн. – 1924. – Т. 4. Вып. 1, 2. – С. 117–154.
54. **Догель В. А., Ефремов Г.** Опыт количественного исследования населения почвы в еловом лесу // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1921. – Т. 55(2). – С. 97–110.
55. **Долгова Л. Г. Кучма В. Н.** Активность некоторых оксидоредуктаз в почвах Присамарского стационара // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. Днепропетровск – 1975. – Вып. 7. – С. 80–83.
56. **Долин В. Г.** Жуки шелкуны Elateridae // Вредители сельскохозяйственных культур и насаждений. – К.: Урожай, 1987. – Т. 1. – С. 364–383.
57. **Долин В. Г.** Личинки жуков-шелкунов (Elateridae) Украинской ССР. Автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. – К. – 1961. – 16 с.

58. Долин В. Г. К вопросу об использовании личинок шелкунов для диагностики почв и характеристики биотопов // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966. – С. 51 - 52.
59. Долин В. Г., Стовбчатый В. Н. Изменение видового состава и численности проволочников и ложнопроволочников на юге Украины под влиянием орошения // Проблемы почвенной зоологии. – Минск: Наука и техника. – 1978. – С. 79.
60. Емельянов А. Ф. О пищевой специализации цикадок. // Материалы казахской конференции по проблеме биоконплексов. – М.–Л.: АН СССР. – 1961. – С. 61–62.
61. Емельянов А. Ф. О существенных различиях консорциев доминантов и ассектаторов, проявляющихся в распределении цикадок-олигофагов по растениям. // Ботанический журнал. – 1965. – Т. 50, № 2. – С. 221 – 223.
62. Жерихин В. В. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М. : Недра. – 1994. – С. 13–20
63. Жуков А. В. Анализ биоморфической структуры мезофауны в диагностике почв // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Дніпропетровськ. – 1999. – С. 106–114.
64. Жуков А. В. Продукция и разнообразие комплексов почвенной мезофауны Присамарья // Вопр. степ. лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск. – 1996. – С.142–149.
65. 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. – Дніпропетровськ. – 2005. – С.142–145.
66. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и таксономическая организация сообществ животных // Тези ІІІ Міжнародної наукової конференції “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних та антропогенних екосистемах”. – Дніпропетровськ: ДНУ. – 2005. – С. 120-121.
67. Жуков А. В. Экологическое разнообразие и таксономическое разнообразие сообществ животных // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – 2005. – № 3/2. – С. 96–104.
68. Жуков А. В. Гигроморфы почвенных животных и их диагностическое значение для установления гигротопов // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2006. – Вып. 6. – С. 113–130.
69. Жуков А. В. Иерархическая организация и разнообразие животного населения почвы поймы // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Дніпропетровськ. – 2006. – Вып. 10 (35). – С. 170–184.
70. Жуков А. В., Кунах О. Н., Прокопенко Е. В., Балуко Ю. А. Экологическое разнообразие и организация животного населения байрака Яцев Яр // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2008. – Вып. 16, т. 2. – С. 51–59.
71. Жуков А. В., Пилипенко А. Ф. Идентификация пространственных группировок почвенной мезофауны на уровне микрорельефа // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. – Сер. Біологія, екологія. – Вып. 9. – Т. 2. – 2001. – С. 159–165.
72. Жуков О. В., Пахомов О. С., Кунах О. М. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дошові черв'яки (Lumbricidae): моногр. – Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с.
73. Жуков О. В. Трофоценоморфи ґрунтових тварин та їх діагностичне значення для встановлення трофотопів // Вісник Донецького університету. – Серія А. Природничі науки. – 2007. – С. 277–291.
74. Захаров С. А. Курс почвоведения. – М.; Л.: Сельхозгиздат, 1931. – 426 с.
75. Зубков А. Ф. Биогеоценологические объект-элементы и подходы к их изучению // Экология. – 1996, № 2. – С. 89–95.
76. Зонн С. В. Почва как компонент лесного биогеоценоза. // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – 372–457 с.
77. Зонн С. В., Травлев А. П. Географо-генетические аспекты почвообразования, эволюции и охраны почв. – К.: Наукова думка. – 1989. – 216 с.
78. Иванов И. В., Демкин В. А., Федоренко Т. А. К вопросу о палеофаунистической диагностике почв // Биологическая диагностика почв. – М.: Наука. – 1976. – С. 105–106.
79. Ипатов В. С. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестн. Ленинградского ун-та. Сер. биол. – 1966, Т. 3. – С. 56–62.
80. Кабанов В. А. О трофических связях полевых видов жуков-чернотелок (Tenebrionidae) // Вестн. зоол. – 1981. – № 4. – С. 82–85.
81. Карпачевский Л. О. Роль биодиагностики в почвенных исследованиях // Биологическая диагностика почв. – М.: Наука, 1976. – С. 111–112.
82. Карпачевский Л. О. Зеркало ландшафта. – М.: Мысль, 1983. – 107 с.
83. Карпачевский Л. О. Почва – компонент разных природных систем: Методологические вопросы // Истор. и методолог. естеств. наук. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – С. 32–45.
84. Карпачевский Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 327 с.

85. **Козловская Л. С.** Почвенные беспозвоночные как фактор формирования почвенного биогеоценоза // Пробл. почв. зоологии. – Киев, 1981. – С. 101.
86. **Козловская Л. С.** Биохимические изменения растительных остатков под воздействием мезофауны // Пробл. почв. зоологии. – Ашхабад, 1984. – Кн. 1. – С. 142.
87. **Козловская Л. С.** Особенности взаимоотношений почвенных беспозвоночных с микроорганизмами // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. – М.: Наука, 1984. – С. 53–65.
88. **Козловская Л. С.** Взаимоотношения почвенных беспозвоночных и микрофлоры в лесоболотных биогеоценозах // Ботан. журн. – 1967 – № 53, 2. – С. 25–34.
89. **Козловская Л. С.** Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. – Л.: Наука, 1976. – 211 с.
90. **Козловський М.** Оцінка функціональної організації ґрунтових безхребетних на основі нематодних угруповань // Вісник Львівського ун-ту. Сер. біол. – 2002 – Вип. 31. – С. 146–154.
91. **Козловський М. П., Царик І. Й.** Фітонематодні комплекси в екосистемах сосни гірської (*Pinus mugo Turra*) та їх консортивні зв'язки // Екологія та ноосферологія. – 1998. № 1–2. Т. 1. – С. 38–45.
92. **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.
93. **Криволицкий Д. А.** Почвенная фауна в экологическом контроле. – М.: Наука, 1994. – 240 с.
94. **Криволицкий Д. А., Покаржевский А. Д.** Животные в биогенном круговороте веществ. – М.: Знание. – 1986. – 64 с.
95. **Кунах О. Н.** Размерная структура популяций дождевых червей и теория нейтральности // Вісник Дніпропетр. ун-ту. – 2008, вип. 16, т. 1. – С. 133–140.
96. **Кунах О. Н., Жуков А. В.** Динамика сообществ почвенных животных с позиций теории нейтрального разнообразия // Ґрунтознавство. – 2007. – Т. 8, № 3–4. – С. 100–105.
97. **Кунах О. Н., Жуков А. В., Проккопенко Е. В., Балиук Ю. А.** Экологическая структура животного населения байрака Яцев Яр // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 2. – С. 74–85.
98. **Лавренко Е. М.** Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. – М.–Л., 1959. – Т.1: АН СССР. – С. 13–75.
99. **Лебедева Н. В., Криволицкий Д. А.** Роль птиц в формировании биологического разнообразия почвенной микрофауны на островах Арктики // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Матер. II Междун. науч. конф. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 127–129.
100. **Мазинг В. В.** Что такое структура биогеоценоза // Пробл. биогеоценолог. – М.: Наука, 1973. – С. 148–157.
101. **Мазинг В. В.** Фауна позвоночных животных верховых болот Эндла // Ежегодник общества естествоиспытателей при АН Эст. ССР. – 1957. – Т. 50. – С. 142 – 152.
102. **Мазинг В. В.** К вопросу эволюции биогеоценологических систем. – Труды МОИП. – 1970. – Т. 38. – С. 95–107.
103. **Мазинг В. В.** Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов. // Труды МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 117–126.
104. **Мазинг В. В.** Проблемы изучения консорций // Материалы II Всесоюзного совещания по проблеме изучения консорций “Значение консортивных связей в организации биогеоценозов” – Пермь: ПГПИ. – 1976. – С. 18 – 27.
105. **Медведев С. И.** Личинки пластинчатоусых жуков. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 344 с.
106. **Мордкович В. Г.** Роль жуков чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) в степных экосистемах // Изв. СО АН СССР, 1982, № 15. Сер. биол. наук, вып 3. – С. 103–110.
107. **Мордкович В. Г.** Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. – Новосибирск: Наука, 1977. – 110 с.
108. **Мордкович В. Г.** Понятие “экологическая плеяда видов” и его значение для диагностики почв // Пробл. почв. зоологии. – Киев, 1981. – С. 143.
109. **Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А.** Степные катены. – Новосибирск: Наука, 1985. – 118 с.
110. **Оглоблин Д. А., Колобова А. Н.** Жуки-чернотелки (Tenebrionidae) и их личинки, вредящие полеводству // Тр. Полтав. с.–х. станции. – 1927. – № 61. – С. 3–18.
111. **Парамонов А. А.** Опыт зоологической классификации фитонематод // Тр. ГЕЛАН СССР. – 1952. – Т. 6. – С. 338–369.
112. **Перель Т. С.** Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. – М.: Наука, 1979. – 272 с.
113. **Петрущенко А. А.** Самодвижение материи в свете кибернетики. – М.: Наука, 1971. – 292 с.

114. **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.
115. **Пилипенко А. Ф.** Закономерности формирования почвенной мезофауны в искусственных насаждениях на Днепре // *Вопр. степ. лесоразведения и охраны природы.* – 1975. – Вып. 5. – С. 197–204.
116. **Погребняк П. С.** Основы лесной типологии. – К., 1955. – 456 с.
117. **Покаржевский А. Д.** Экосистемный круговорот и эколого-геохимическая классификация элементов // *Биология почв Северной Европы.* – М.: Наука. – 1988. – С. 72–83.
118. **Покаржевский А. Д.** Геохимическая экология наземных животных. – М.: Наука. – 1985. – 300 с.
119. **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.
120. **Прокопенко Е. В., Жуков А. В.** Морфометрическая изменчивость и морфологическое разнообразие популяций *Pardosa ligubris* (Walckenaer, 1802) (Aranea, Lycosidae) в градиенте условий урбанизации // *Вісник Донецького ун-ту, Сер. А: Природничі науки.* – 2008. – Вып. 1 – С. 311–319.
121. **Раменский Л. Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М., – 1938.
122. **Раменский Л. Г.** О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // *Бот. журн.* – 1952. – Т. 37, №2. – С. 181–201.
123. **Роде А. А.** Система методов исследования в почвоведении. – Новосибирск, 1971. – 92 с.
124. **Селиванов А. И.** Некоторые вопросы учения о консорциях. Микоризы и другие формы растительных консорций. // *Ученые записки Пермского пед. ин-та.* – 1974. – № 133. – С. 5–15.
125. **Селиванов И. А.** К познанию взаимоотношений симбионтов у эктомикоризных растений // *Материалы II Всесоюзного совещания по проблеме изучения консорций “Значение консортивных связей в организации биогеоценозов”* – Пермь: ПГПИ. – 1976. – С. 169 – 177.
126. **Селиванов И. А.** Консорции в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах // *Материалы II Всесоюзного совещания по проблеме изучения консорций “Значение консортивных связей в организации биогеоценозов”* – Пермь: ПГПИ. – 1976. – С. 11–17.
127. **Селиванов И. А.** Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
128. **Селиванов И. А.** О способах количественной характеристики развития фикомицетных эндомикориз в растительных сообществах и в эксперименте // *Материалы II Всесоюзного совещания по проблеме изучения консорций “Значение консортивных связей в организации биогеоценозов”* – Пермь: ПГПИ. – 1976. – С. 129 – 133.
129. **Селиванов И. А.** Теоретические и практические проблемы изучения консорций // *Тезисы докладов II Всесоюзного совещания “Общие проблемы биогеоценологии”.* – Т. 1. – М.: Наука. – 1986. С. 120–121.
130. **Селиванов И. А.** Теоретические и практические проблемы изучения консорций // *Материалы II Всесоюзного совещания “Общие проблемы биогеоценологии”.* – Т. 1. – М.: Наука. – 1990. С. 210–219.
131. **Селиванов И. А.** Теоретические и практические проблемы изучения фикомицетных микориз // *Материалы II Всесоюзного совещания по проблеме изучения консорций “Значение консортивных связей в организации биогеоценозов”* – Пермь: ПГПИ. – 1976. – С. 201 – 213.
132. **Стебаев И. В.** Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв юга Сибири. – Автореф. докт. дис. – М., 1971. – 49 с.
133. **Стебаев И. В.** Зоомикробиологические комплексы в биогеоценозах // *Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза.* – М.: Наука, 1984. – С.40–52.
134. **Стриганова Б. Р.** Семейство Cantharidae – Мягкотелки // *Определитель обитающих в почве личинок насекомых: Отв. ред. М. С. Гиляров.* М.: Наука, 1964. – С. 347–355.
135. **Стриганова Б. Р.** Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. – М.: Наука, 1966 – 128 с.
136. **Стриганова Б. Р.** Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука. – 1980. – 243 с.
137. **Сукачев В. Н.** Основы понятия лесной биогеоценологии // *Основы лесной биогеоценологии.* – Сб. науч. тр. – М., 1964. – С. 5–50.
138. **Сукачев В. Н.** Основные современные проблемы биоценологии // *Журн. общ. биол.* 1965. –Т. 26, № 3. – С. 249–260.
139. **Тимофеев-Ресовский Н. В.** О некоторых принципах классификации биохорологических единиц: вопросы классификации растительности // *Труды Ин-та биологии – УФАН СССР.* – 1961, Вып. 27. – С. 23–28.

140. Тиунов А. В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 / Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. – М., 2007. – 44 с.
141. Топчиев А. Г. Некоторые данные о распределении почвенных беспозвоночных в Рацинском лесном массиве Николаевской области // Сб. р-т биол. ф-та Днепропетр. госун-та. – Д., 1960. – С. 3–13.
142. Травлев А. П., Белова Н. А., Боговин А. В., Дубина А. А. Байрачные леса бывшей порожистой части Днепра – составная часть экологической сети юга Украины // Экологія та ноосферологія. – 2005. – Т. 16, № 3–4. – С. 75–94.
143. Травлев Л. П. К постановке лесо-гидрологических исследований Присамарья // Вопр. лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1972. – Вып. 2. – С. 16–22.
144. Травлев Л. П. Материалы к изучению режима грунтовых вод Присамарья // Вопр. лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1975. – С. 51–62.
145. 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.
146. Травлев Л. П. К вопросу количественной оценки гигротопов с помощью локальных коэффициентов увлажнения // Вопр. биологической диагностики лесных биоценозов Присамарья. – Днепропетровск. – 1980. – С. 65–74.
147. Травлев Л. П. Особенности локального увлажнения эдафотопов в байрачных лесах и их геолого-гидрологическая характеристика // Вопр. степного лесоведения и охраны природы. – Днепропетровск. – 1975. – Вып. 7. – С. 31–39.
148. Травлев Л. П. Гидрологические основы водной экологии лесных биогеоценозов степной Украины (на примере Присамарья). – Дис. канд. биол. наук, 1977.
149. Травлев Л. П. Водно-физические свойства лесных подстилок Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. Днепропетровск, 1976. – Вып. 6. – С. 50–59.
150. Травлев Л. П., Григоренко О. С. Материалы к характеристике грунтовых вод Присамарского стационара // Вопр. степного лесоведения. Днепропетровск. – 1972. – Вып. 2. – С. 22–27.
151. Усков М. В. Почвообразующая роль гусениц разноусых чешуекрылых (Lepidoptera, Macroheterocera) на территории Владимирской области // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Матер. II Междун. науч. конф. – Д.: ДНУ, 2003. – С. 172–173.
152. Царик І. Й. Топічні зв'язки в консортивних екосистемах // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. – Матер. Міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 431–432.
153. Царик І. Й., Царик Й. В. Консортивні екосистеми г-К-типів // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах. – IV Міжнар. наук. конф. – Україна, Д.: ДНУ, 2007. – С. 46–48.
154. Царик Й., Царик І. Консорція як загально біотичне явище // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2002, вип. 28. – С. 163–169.
155. Цветкова Н. Н. Особенности миграции органоминеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Д.: ДГУ, 1992. – 238 с.
156. Цветкова Н. Н., Гельцер Ю. Г. Микроорганизмы как показатель экологического состояния почв рекультивируемых ландшафтов на ранних этапах их развития // Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины. – Днепропетровск. – 1989. – С. 130–134.
157. Чадаева З. В. Отряд Lepidoptera – чешуекрылые // Определитель обитающих в почве личинок насекомых: Отв. ред. М. С. Гиляров. М.: Наука, 1964. – С. 809–896.
158. Шарова И. Х. Экология жизненных форм почвенных и наземных насекомых – М.: Изд-во Моск. пед. ин-та, 1986. – С. 3–10.
159. Шарова И. Х. Жизненные формы жуужелиц. М.: Наука, 1981. – 360 с.
160. Яхонтов В. В. Экология насекомых. – М.: Высшая школа. – 1969. – 489 с.
161. Abraham, B.J. Spatial and temporal patterns in a sagebrush steppe community (Arachnida, Araneae) // Journal of Arachnology. – 1983. – Vol. 11. – P. 31–50.
162. Allred, D.M. Arachnids as ecological indicators // G.B. Nat. – 1975. – Vol. 35. – P. 405–406.
163. Anderson J. M. The organization of soil animal communities // Ecol. Bull. (Stockholm). – 1977. – № 25. – P. 15–23.
164. Anderson J. M. Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats // Oecologia. – 1978. – Vol. 32. – P. 341–348.
165. Anderson J. M. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes // Biology and Fertility of Soils. – 1988. – Vol. 6. – P. 216–227.
166. Anthony, C. D. Kinship influences cannibalism in the wolf spider, *Pardosa milvina* // J. Insect Behav. – 2003. – Vol. 16. – P. 23–36.

167. **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.
168. **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.
169. **Bell, J. R., C. P. Wheeler, and W. R. Cullen** The implications of grassland and heathland management for the conservation of spider communities: a review // *Journal of Zoology* – 2001. – Vol. 255. – P. 377–387.
170. **Binet F. ; Trehen P.** Experimental microcosm study of the role of *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae) on nitrogen dynamics in cultivated soils // *Soil Biology and Biochemistry* – 1992. – Vol.24, No 12, – P.1501-1506. In the special issue ISEE 4. Proceedings of the “4th International Symposium on Earthworm Ecology,” June 11–15, 1990, Avignon, France / edited by A. Kretzschmar
171. **Blair, R. B.** Creating a homogeneous avifauna // J. M. Marzluff, R. Bowman, and R. Donnelly, editors. – *Avian ecology and conservation in an urbanizing world.* – Kluwer Academic, Norwell, Massachusetts, USA. – 2001. – P. 456–486.
172. **Blandin, P.** Indicateurs biologiques et bioevaluation des ecosistemas: bioindicateurs et diagnostic des systemes ecologiques // *Bull. Ecol.* – 1986. – Vol. 17(4). – P. 257–289.
173. **Bohlen P. J. ; Edwards C. A.** Earthworm effects on N dynamics and soil respiration in microcosms receiving organic and inorganic nutrients // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1995. – Vol.27, 3. – P. 341–348.
174. **Bolger, D. T., A. V. Suarez, K. R. Crooks, S. A. Morrison, and T. J. Case** Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age, and edge effects // *Ecological Applications.* – 2000. – Vol. 10. – P. 1230–1248.
175. **Bonkowski M.** Interactions between earthworms and soil protozoa: a trophic component in the soil food web // *Soil biology & biochemistry.* – 1997. – Vol. 29 (3/4) – P. 499–502.
176. **Bonnet L.** Le peuplement thecamoebien des sols // *Rev. Ecol. Biol. Sol.* – 1964. – Vol. 1. – P. 123–408.
177. **Bonnet L.** Types morphologiques, ecologie et evolution de la theque chez les thecamoebiens // *Protistol.* – 1975. – Vol. 3. – P. 363–378.
178. **Bonnet L.** Le peuplement thecamoebien edaphique de la coted’ivoire. Sols de la region de Lamto // *Protistol.* – 1976. – Vol. 4. – P. 539–554.
179. **Bonnet L.** Thecamoebiens (Rhizopoda, Testacea) // *Bull. Com. Nat. Fran. Res. Antarct.* – 1981. – Vol. 48. – P. 23–32.
180. **Bouche B, 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.
181. **Bouche M. B.** Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des ecosistemas illustrees par l’exemple de la pe dobiologie des vers de terre // Pesson, P. (Ed.), *La vie dans le sols.* – Villars, Paris, France: Gauthier, 1971. – P. 187–209.
182. **Bouche M. B.** Strategies lombriciennes // Lohm, U., Persson, T. (Eds.), *Soil Organisms as Components of Ecosystems. Ecological Bulletins.* – Stockholm, Sweden, 1977. – P. 122–132.
183. **Bouche M. B.** Action de la faune sur les etats de la matiere organique dans les ecosistemas. // Kilbertus, G., Reisinger, O., Mourey, A., Cancela da Fonseca, J.A. (Eds.), *Humification et Biodegradation.* – Pierron, Sarreguemines, 1975. – P. 157–168.
184. **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.
185. **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.
186. **Canard, A.** Contribution a la connaissance du developpement, de l’ecologie, et de l’ecophysologie des Araneides de landes armoricaines. – These de Doctorat Etat, Rennes. – 1984.
187. **Canard, A.** Analyse nouvelle du developpement postembryonnaire des araignees // *Rev. Arachnol.* – 1987. – Vol. 7 (3). – P. 91–128.
188. **Canard, A.** Heathland spider communities: a functional group study // *Proc. 11th Int. Congr. of Arachnology, Turku, Finland, Acta Zool. Fenn.* – 1990. – Vol. 190. – P. 45–50.
189. **Canard, A., Marc, P., Ysnel, F.** An experimental system to test Invertebrate biodiversity by means of spiders // *Bull. Br. Arachnol. Soc.* – 1999. – P. 319–323.
190. **Carroll R. J., Ruppert D.** The use and misuse of orthogonal regression in linear errors-in-variables models // *American Statistician.* – 1996. – № 50. – P. 1–6.
191. **Clausen, I. H. S.** The use of spiders (Araneae) as ecological indicators // *Bull. Br. Arachnol. Soc.* – 1986. – Vol. 7 (3). – P. 83–86.

192. **Cook S. M. F. ; Linden D. R.** Effect of blood type and placement on earthworm (*Aporrectodea tuberculata*) burrowing and soil turnover // *Biol-fertil-soils*. - 1996. – Vol. 21, No 3. – P. 201–206.
193. **Curry J. P. ; Byrne D. ; Boyle K. E.** The earthworm population of a winter cereal field and its effects on soil and nitrogen turnover // *Biol-fertil-soils*. - 1995. – Vol. 19, No. 2/3. – P.166–172.
194. **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.
195. **Desender K., Ervinck A., Tack G.** Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders // *Belg. J. Zool.* – 1999. – Vol. 129. – P. 139–156.
196. **Duffey, E.** A review of factors influencing the distribution of spiders with special reference to Britain // *Proc. 12th Int. Congr. of Arachnology, Brisbane, Australia, Mem. Queensl. Mus.* – 1993. – Vol. 33(2). – P. 497–502.
197. **Dufrene M., Legendre P.** Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach // *Ecological Monographs*. – 1997. – Vol. 67(3). – P. 345–366.
198. **Edwards, C.A., Butler, C.G., Lofty, J.R.** The Invertebrate fauna of the park grass plots II // *Surface fauna Rep. Rothamst. Exp. Stn.* 1975, Part 2, – 1976. – P. 63–89.
199. **Ehmann, W.J.** Organization of spider assemblages on shrubs: an assessment of role dispersal mode in colonization // *American Midland Naturalist*. – 1994. – Vol. 131. – P. 301–310.
200. **Emlen, J. T.** An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation // *Condor*. – 1974. – Vol. 76. – P. 184–197.
201. **Fenchel T., Harrison P.** The significance of bacterial grazing and mineral cycling for the decomposition of particulate detritus // J.M. Anderson and A. Macfadyen (eds.) *The role of terrestrial and aquatic organisms in recomposition processes*. – Blackwell Scientific, London, England. – 1976. – P. 285–299.
202. **Foissner W.** Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples // *Agriculture, Ecosystems & Environment* – 1999 – V. 74, Iss. 1-3. – P. 95–112.
203. **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.
204. **Furst, P.A., Mulhauser, G., Pronini, P.** Possibilites d'utilisation des Araignees en ecologie-conseil // *Proc. 15th Eur. Colloq. of Arachnology, Catania, 1993. Boll. Accad. Gioenia – Sci. Nat.* – 1993. – Vol. 26(345). – 107–113.
205. **Gajdos, P., Sloboda, K.** Present knowledge of the arachnofauna of Slovakia and its utilization for biota quality evaluation and monitoring // *Proc. 13th Int. Congr. of Arachnology, Geneva, Switzerland, Rev. Suisse Zool. (h.s.) 2*, – 1995. – P. 235–244.
206. **Gams H.** Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Bergiffsklarung und Methodik der Biocoenologie // *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich*,. – 1918. – № 63. – S. 293–493
207. **Gibb, H., and D. F. Hochuli** Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages // *Biological Conservation*. – Vol. 106. – P. 91–100.
208. **Gibbs, J. P., and E. J. Stantos** Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites and flies // *Ecological Applications*. – 2001. – Vol. 11. – P. 79–85.
209. **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.
210. **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.
211. **Graefe U.** Die Gliederung von Zersetzergesellschaften für die standortsökologische Ansprache // *Mittlgen Dtschen Bodenkundl Ges.* – 1993. – № 69. – S. 95–98.
212. **Graff O.** Der Einfluss verschiedener ulchmaterialien auf den Nahrelementgehalt von Regenwurmrohren im Unterboden. // *Pedobiologia*. – 1970. – Vol. 10. – P. 305–319.
213. **Graham R. C. ; Ervin J. O. ; Wood, H. B.** Aggregate stability under oak and pine after four decades of soil development // *Soil Science Society of America*. - 1995. - Vol.59 (6). - P.1740-1744.
214. **Greenstone, M. H.** Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability // *Oecologia*. – Vol. 62. – P. 299–304.
215. **Grimm, N. B., M. Grove, S. T. A. Pickett, and C. Redman** Integrated approaches to long-term studies of urban ecological systems // *BioScience*. – 2000. – Vol. 50. – P. 571–584.
216. **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.
217. **Hamilton, W. E., Sillman, D. Y.** Influence of earthworm middens on the distribution of soil microarthropods // *Biology and Fertility of Soils*. – 1989. – Vol. 8. – P. 279–284.
218. **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.

219. **Hazen A.** Storage to be provided in impounding reservoirs for municipal water supply // Proc. Am. Soc. Civil. Engin. – 1913. – V. 39. – P. 1943–2044.
220. **Heal, O. W., S. F. MacLean Jnr** Comparative productivity in ecosystems – secondary productivity // Unifying concepts in ecology – Eds. W.H. van Dobben and R.H. Lowe-McConnell – Dr. W Junk B.V. Publishers, Wageningen. – 1975. – P. 89–108.
221. **Hill M. O.** Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // Ecology. – 1973. – P. 427–431.
222. **Hill M. O.** TWINSpan: a fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. – Cornell University, New York, USA. – 1979.
223. **Hodda M, Wanless FR.** Nematodes from an English chalk grassland: population ecology // Pedobiologia. – 1994. – Vol. 38. – P. 530–45.
224. **Hooper D. U.** The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity // Ecology. – 1998. – Vol. 79. – P. 704–719.
225. **Hooper D., Bignell D., Brown V., Brussaard L. et. al.** Interactions between Aboveground and Belowground Biodiversity in Terrestrial Ecosystems: Patterns, Mechanisms, and Feedbacks // BioScience. – 2000. – Vol. 50, № 12. – P. 1049–1061.
226. **Humphreys, W.F.** The food consumption of a wolf spider *Geolycosa godefroyi* (Araneae, Lycosidae) in the Australian Capital Territory // Oecologia – 1975. – Vol. 18. – P. 343–358.
227. **Hutchinson G. E.** The niche: an abstractly inhabited hypervolume // The ecological theatre and the evolutionary play. – New Haven, Yale Univ. Press. – 1965. – P. 26–78
228. **Jerez R., B. E. ; Ball, P. R. ; Tillman, R. W** Laboratory assessment of nutrient release from a pasture soil receiving grass or clover residues, in the presence or absence of *Lumbricus rubellus* or *Eisenia fetida* // Soil-Biol- Biochem. - 1992. - Vol.24, No 12. – P. 1529–1534.
229. **Jones C. G, Lawton J. H., Shachak M.** Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // Ecology. - 1997. – Vol.78, No 7. - P. 1946–1957.
230. **Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M.** Organisms as ecosystem engineers // Oikos. – 1994. – Vol. 69. – P. 373–386.
232. **Juberthie, C.** Sur les cycles biologiques des Araignees // Toulouse. Bull. Soc. Hist. Nat. – 1954. – Vol. 89. – P. 299–318.
233. **Kajak, A.** An analysis of food relations between the spiders *Araneus cornutus* (Clerck) and *A. quadratus* (Clerck) and their prey meadows // Ekol. Pol. – 1965. – A 13. – P. 717–764.
234. **Kajak, A.** Productivity of some populations of web spiders // Petruszewicz, K.(Ed.), Secondary productivity of terrestrial ecosystems. – Warszawa. – 1967. – P. 807–820.
235. **Kajak, A.** Analysis of consumption by spiders under laboratory and field conditions // Ekol. Pol. – 1978. – Vol. 26 (3). – P. 409–427.
236. **Kajak, A.** Long-term changes in spider communities of drained fens // Proc. 12eme Colloque Europeen d'Arachnologie, Neuchatel, Suisse, Bull. Soc. Neuchateloise Sci. Nat. – 1991. – 116(1). – P. 125–131.
237. **Karsten G. R. ; Drake H. L.** Comparative assessment of the aerobic and anaerobic microfloras of earthworm guts and forest soils // Applied environmental MicroBiology. – 1995. – Vol. 61, No. 3. – P. 1039–1044.
238. **Kaspary, M., S. O'Donnell, and J. R. Kercher** Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient // American Naturalist. – Vol. 155. – P. 280–293.
239. **Kessler, A.** A comparative study of the production of eggs in eight *Pardosa* species in the field (Araneae, Lycosidae) // Tijds. Entomol. – 1973. – Vol. 116. – P. 23–41.
240. **Kirchner, W.** Bisher Bekanntes uber die forstliche Bedeutung der Spinnen, Versuch einer Literaturanalyse // Waldhygiene. – 1964. – V. 5. – S. 161–198.
241. **Kretschmar A.** Quantification ecologique des galeries de lombriciens. Technique et premieres estimations // Pedobiologia. – 1978. – Vol. 18. – P. 31–38.
242. **Lavelle P.** Earthworm activities and the soil system // Biology and Fertility of Soils. – 1988. – Vol. 6. – P. 237–251.
243. **Leborgne, R., Pasquet, A.** Contribution a la connaissance des peuplements d'araignees des prairies et friches des vallees des Vosges du Nord. Ann. // Sci. Res. Biosphere Vosges du Nord. – 1991. – Vol. 2. – P. 81–94.
244. **Lecaillon, A.** Nouvelles recherches sur la biologie et la psychologie des Chiracanthion // Bull. Soc. Philom. – 1905. – Vol. 7 (9). – P 224–252.
245. **Lee K. E.** Earthworms: their ecology and relationships with soil and Land use. – London: Acad. Press, 1985. – 411 p.
246. **Loksa I.** Mikrohabitate und ihre Bedeutung fur die Verteilung der Collembolengermeinschaften in einem Hainbuchen/Eichenbestand // Opuscula Zoologica Budapest. – 1978. – Vol. 15. – P. 93–117.
247. **Loranger G., Ponge J. F., Blanchart E., Lavelle P.** Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique) // Biology and Fertility of Soils. – 1998. – Vol. 27. – P. 21–26.
248. **Lunt H. A., Jacobson H. G. M.** The chemical composition of earthworm casts // Soil Science. – 1944. – Vol. 58. – P. 367–375.

249. **Luxton M.** Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. IV. Development biology // *Pedobiologia*. – 1981. – № 21. – P 312–340.
250. **Lyoussoufi, A., Armand, E., Rieux, R., Faivre-D'arcier, F.** Influence de la reduction de la lutte chimique en verger de poirier sur l'evolution de la communaute des predateurs: comparaison avec certains modeles // ANPP 2eme Conference Internationale sur les Ravageurs en Agriculture, Versailles. – 1990. – P. 583–590.
251. **MacKay A. D., Kladvik E. J.** Earthworms and rate of breakdown of soybean and maize residues in soil // *Soil Biology & Biochemistry*. – 1985. – Vol. 17. – P. 851–857.
252. **Maelfait, J.P., Baert, L.** Les Araignees sont-elles de bons indicateurs ecologiques? Proc. 10eme Colloque Europeen d'Arachnologie, Bull. Soc. Scient. Bretagne (h.s.) – 1988. – Vol. 59(1). – P. 155–160.
253. **Maraun M., Alpei 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.
254. **Marc, P.** Nycthemeral activity rhythm of adult *Clubiona corticalis* (Walckenaer, 1802) (Arachnidae, Clubionidae) // *Acta Zool. Fenn.* – 1990. – Vol. 190. – P. 279–285.
255. **Marinissen J. C., Bok J.** Earthworm-amended soil stucture: its influence on *Collembola* population in grassland // *Pedobiologia*. – 1988. – Vol. 32. – P. 243–252.
256. **Marzluff, J. M.** Worldwide urbanization and its effects on birds // J. M. Marzluff, R. Bowman, and R. Donnelly, editors. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. – Kluwer Academic, Norwell, Massachusetts, USA. – 2001. – P. 19–47.
257. **Marzluff, J. M., R. Bowman, and R. Donnelly** A historical perspective on urban bird research: trends, terms and approaches // J. M. Marzluff, R. Bowman, and R. Donnelly, editors. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. – Kluwer Academic, Norwell, Massachusetts, USA. – 2001. – P. 1–17.
258. **Mason, R.R., D.T. Jennings, H.G. Paul & B.E. Wickman** Patterns of spider (Araneae) abundance during an outbreak of western spruce budworm (Lepidoptera: Totricidae) // *Environmental Entomology*. – 1997. – Vol. 6. – P.507–518.
259. **McIntyre, N. E.** Ecology of urban arthropods: a review and a call to action // *Annals of the Entomological Society of America*. – 2000. – Vol. 93. – P. 825–835.
260. **Miller, J. R., and R. J. Hobbs** Conservation where people live and work // *Conservation Biology*. – 2002. – Vol. 16. – P. 330–337.
261. **Miyashita, T., A. Shinkai, and T. Chida** The effect of forest fragmentation on web spider communities in urban areas // *Biological Conservation*. – 1998. – Vol. 86. – P. 357–364.
262. **Moulder, B.C., Reichle, D.E.** Significance of spider predation in the energy dynamics of forest-floor arthropod communities // *Ecol. Monogr.* – 1972. – Vol. 42. – P. 473–498.
263. **Mulhauser, B.** La bioindication et si nous reparlions des araignees // Celerier, M.L., Heurtault, J., Rollard, C. (Eds.), Proc. 12eme Colloque Europeen d'Arachnologie. – Paris, France, Bull. Soc. Europ. Arachnol. (h.s.) – 1990. – Vol. 1. – 266–272.
264. **Neet, C.** Spiders as indicators species: lessons from two case studies // Proc. 13th Int. Congr. of Arachnology, Geneva, Switzerland, Rev. Suisse Zool. (h.s.) – 1995. – Vol. 2. – Vol. 501–510.
265. **Nentwig, W., Wissel, C.** A comparison of prey lengths among spiders // *Oecologia*. – Vol. 68. – P. 595–600.
266. **Palanichamy, S.** Ecological energetics of the tropical spider *Cyrtophora cicatricosa* Stoliczka (Araneidae, Araneae) // *Trop. Ecol.* – 1986. – Vol. 27. – P. 24–32.
267. **Paoletti M. G.** The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. – 1999. – Vol. 74. – P. 137–155.
268. **Parkin T. B., Berry E. C.** Nitrogen transformations associated with earthworm casts. // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1994. – Vol. 26(9). – P. 1233–1238.
269. **Parle J. N.** A microbiological study of earthworm casts // *Journal of General Microbiology*. – 1963. – Vol. 31. – P. 13–22.
270. **Penicaud, P.** Dynamique d'une population de l'Araignee *Pisaura mirabilis* Cl. dans une lande Bretonne // These 3eme cycle, Universite Paris. – 1979. – 89 p.
271. **Pettersson, R.B.** Effect of forestry on the abundance and diversity of arboreal spiders in the boreal spruce forest // *Ecogeography*. – 1996. – Vol. 19. – P. 221–228.
272. **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.
273. **Polis, G.A., Meyers, C.A., and Holt, R.D.** The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 1989. – Vol. 20. – P. 297–330.
274. **Pollard, S.D.** Constraints affecting partial prey consumption by a crab spider, *Diaea* sp. (Araneae, Thomisidae) // *Oecologia*. – 1989. – Vol. 81. – P. 392–396.
275. **Pontegniet 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.

276. **Pop V.** Lumbricidele din Rombnia // *Analele Academiei Republicii Populare Rombne.* – 1949. – № 1(9). – P. 383–505.
277. **Popovici I., G. Korthals** Soil nematodes used in the detection of habitat disturbance due to industrial pollution // *Studia Univ. Babes-Bolyai, Biologia.* – 1995. – Vol. 38, № 1-2, – P. 37–41
278. **Porazinska D. L., L. W. Duncan, R. McSorley, Graham J. H.** Nematode communities as indicators of status and processes of a soil ecosystem influenced by agricultural management practices // *Applied Soil Ecology.* – 1999. – Vol. 13. – P. 69–86.
279. **Riechert, S.E.** Thoughts on the ecological significance of the spiders // *Bioscience.* – 1974. – Vol. 24 (6). – P. 352–356.
280. **Riechert, S.E., Harp, J.M.** Nutritional ecology of spiders // *Slansky, F., Rodriguez, J.G. (Eds.), Nutritional Ecology of Insects, Mites and Spiders.* – 1987. – P. 645–672.
281. **Riechert, S.E., Tracy, C.R.** Thermal balance and prey availability: bases for a model relating web site characteristics to spider reproductive success // *Ecology.* – 1975. – Vol. 56 (2). – P. 265–284.
282. **Root R. B.** Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*) // *Ecol. Monogr.* – 1973. – V. 43. – P. 95–124.
283. **Root, R.B.** The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // *Ecological Monographs.* – 1967. – Vol. 37. – P. 337–350.
284. **Rosenzweig, M. L.** Species diversity gradients: we know more and less than we thought // *Journal of Mammalogy.* – 1992. – Vol. 73. – P. 715–730.
285. **Rosenzweig, M. L., and Z. Abramsky** How are diversity and productivity related? // *D. Schluter and R. Ricklefs, editors. Historical and geographical determinants of community diversity.* – University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. – 1993. – P. 52–65
286. **Ruzicka, V., Bohac, J.** The utilization of epigeic invertebrate communities as bioindicators of terrestrial environmental quality // *Salanki, J., Jeffrey, D., Hughes, G.M. (Eds.), Biological Monitoring of the Environment: a manual of methods.* CAB International. – 1994. – P. 79–86.
287. **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.
288. **Samu, F., Toft, S., and Kiss, B.** Factors influencing cannibalism in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 1999. – Vol. 45. – P. 349–354.
289. **Satchell J. E.** Lumbricidae // *Soil biology.* London. – 1967. – P.259-322.
290. **Schaefer, M.** Ecophysiology of spiders: life cycles and diapause // *Nentwig, W. (Ed.), Springer, Berlin.* – 1987. – P. 331–347.
291. **Schaefer, M.** Experimentelle Untersuchungen zur Bedeutung der interspezifischen Konkurrenz bei 3 Wolfspinnen-Arten (Araneae, Lycosidae) einer Salzweide // *Zool. Jahrb. Syst.* – 1974. – Vol. 101. – P. 213–235.
292. **Schaefer, M.** Experimentelle Untersuchungen zum Jahreszyklus und zur Überwinterung von Spinnen (Araneida) // *Zool. Jb. Syst.* – 1976. – Vol. 103. – P. 127–289.
293. **Scheu S.** The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil // *Oecologia.* – 1987. – Vol. 72. – P. 192–196.
294. **Schrader S.** Influence of earthworms on the pH conditions of their environment by cutaneous mucus secretion // *Zoologischer Anzeiger.* – 1994. – № 233. – P. 211–219.
295. **Schrader S., Zhang H.** Earthworm casting: Stabilization or destabilization of soil structure? // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1997. – Vol. 29, № 3–4. – P. 469–475
296. **Senapati B. K.** Biotic interactions between soil nematodes and earthworms // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1992. – Vol. 24, No. 12. – P. 1441–1444.
297. **Shochat E., Stefanov W. L., Whithouse M. E. A., Faeth S. H.** Urbanization and spider diversity: influences of human modification of habitat structure and productivity // *Ecological Applications.* – 2004. – Vol. 14(1). – P. 268–280.
298. **Siemann E.** Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity // *Ecology.* – 1998. – Vol. 79. – P. 2057–2070.
299. **Sokal R. R., Rohlf F. J.** *Biometry – the principles and practice of statistics in biological research.* – 3rd Edn. – New York: W. H. Freeman. – 1995.
300. **Specht, H.B., Dondale, C.D.** Spider populations in New Jersey apple orchards // *J. Econ. Entomol.* – 1960. – Vol. 53. – P. 810–814.
301. **Spence, J.R., Zimmermann, M., and Wojcicki, J.P.** Effects of food limitation and sexual cannibalism on reproductive output of the nursery web spider *Dolomedes triton* (Araneae: Pisauridae) // *Oikos.* – 1996. – Vol. 75. – P. 373–382.
302. **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.

303. **Tahiri, A., Horel, A., Krafft, B.** Etude preliminaire sur les interactions mere-jeunes et jeunes-jeunes chez deux especes d'Amaurobius (Araneae, Amaurobiidae) // Rev. Arachnol. – 1989. – Vol. 8 (8). – P. 115–128.
304. **Tanaka, K.** Food consumption and diet composition of the web-building spider *Agelena limbata* in two habitats // Oecologia. – 1991. – Vol. 86. – P. 8–15.
305. **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.
306. **Tischler, W.** Agrarökologie. Fischer, G.(Ed.), Jena. – 1965. – 499 p.
307. **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.
308. **Toft, S.** Prey choice and spider fitness // Journal of Arachnology. – 1999. – Vol. 27. – P. 301–307.
309. **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.
310. **Tretzel, E.** Zur Ökologie der Spinnen (Araneae) Autökologie der Arten im Raum von Erlangen // S. B. Physik. Med. Soc. – 1952. – Vol. 75. – P. 36–131.
311. **Turnbull, A.L.** The prey of the spider *Linyphia triangularis* (Clerck) (Araneae, Linyphiidae) // Can. J. Zool. – 1960. – Vol. 38. – P. 859–873.
312. **Uetz G.W.** Habitat structure and spider foraging // Bell, S.S., Mc Coy, E.D., Mushinsky, H.R.(Eds.) – Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space. Chapman & Hall, London. – 1991. – P. 325–348.
313. **Van Hook, R.I.** Energy and nutrient dynamics of spider and orthopteran populations in a grassland ecosystem // Ecol. Monogr. – 1971. – Vol. 41. – 1–26.
314. **Visser S.** Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. // Ecological Interactions in Soil. – Oxford: Blackwell, 1985. – P. 297–317.
315. **Vollrath, F.** Spider growth as an indicator of habitat quality // Bull. Br. Arachnol. Soc. – 1988. – Vol. 7 (7). – P. 217–219.
316. **Whitehouse, M. E. A., E. Shochat, M. Shachak, and Y. Lubin.** Landscape effects on spider community structure in an arid ecosystem of the Northern Negev, Israel // Ecography. – 2002. – Vol. 25. – P. 395–404.
317. **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
318. **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.
319. **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.
320. **Wise D. H.** Spiders in Ecological Webs. – Cambridge University Press, Cambridge. – 1993. – 328 p.
321. **Wise, D. H.** Food limitation of the spider *Linyphia marginata* experimental field studies // Ecology. – 1975. – Vol. 56. – P. 637–646.
322. **Wise, D. H.** Effects of an experimental increase in prey abundance upon the reproductive rates of two orb-weaving spider species (Araneae, Araneidae) // Oecologia. – 1979. – Vol. 41. – P. 289–300.
323. **Woodring J. P., Cook E. F.** The internal anatomy, reproductive physiology, and molting process of *Ceratozetes cisalpinus* (Acarina: Oribatei) // Ann. Entomol. Soc. Am. – 1962. – Vol. 55. – P. 164–181.
324. **Ysnel F.** Energy consumption of the orb-weaving spider *Larinioides cornutus* (Araneae, Araneidae) during postembryonic development under different temperature conditions // Acta Zool. Fenn. – 1990. – Vol. 190. – P. 409–414.
325. **Ysnel, F.** Impact trophique et valeur bioindicatrice d'une population d'Araignées: exemple d'une espece a toile geometrique *Larinioides cornutus* (Araneidae). – These de Doctorat, Universite Rennes I. – 1992. – 217 p.
326. **Ysnel, F., Canard, A.** Reflexions sur les cycles vitaux des Araignées europeennes; l'exemple des especes a toile geometriques // Mem. Soc. R. Belge Entomol. – 1986. – Vol. 33. – P. 213–222.
327. **Ysnel, F., Canard, A., Tiberghien, G.** The shrub layer spider communities: variation of composition and structure of the gorse clump communities in western France // Proc. 13th Int. Congr. of Arachnology, Geneva, Switzerland, Rev. Suisse Zool. (h.s.). – 1995. – Vol. 2. – P. 691–700.
328. **Ysnel, F., Ledoux, J.C.** Donnees sur le cycle biologique de quelques araignees des terres Australes Francaises, Kerguelen, Crozet // Proc. 10eme Colloque Europeen d'Arachnologie, Bull. Soc. Sci. Bretagne. (h.s.) – 1988. – Vol. 59. – P. 209–221.
329. **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.

Зміст

Вступ	3
1. Вчення про консорції	6
1.1. Виникнення та розвиток учення про консорції	6
1.2. Консорції ґрунту: зоомікробіологічні комплекси	13
1.3. Функціональне розмаїття тваринного населення ґрунту	15
2. Екоморфи та морфоекологічні групи ґрунтових тварин	18
2.1. Екологічні особливості геогідробіонтів, що впливають на їх консортивну роль	19
2.2. Екологічні групи круглих черв'яків (Nematoda)	32
2.3. Екологічні групи орибатидних кліщів	39
та їх консортивна роль	39
2.4. Екологічні групи дощових черв'яків	45
2.5. Екологічні групи павуків	50
2.6. Життєві форми комах	52
2.7. Екологічні групи личинок коваликів (Elateridae)	53
2.8. Екологічні групи личинок пластинчастовусих (Scarabaeidae)	53
2.9. Екологічні групи личинок ґрунтових лускокрилих (Lepidoptera)	55
2.10. Екологічні групи личинок двокрилих (Diptera)	55
2.11. Екологічні групи личинок гедзів (Tabanidae)	56
2.12. Екологічні групи турунів (Carabidae)	61
3. Трофічні консортивні зв'язки та трофоморфи	63
3.1. Трофоморфи ґрунтових тварин	63
3.2. Місце зоофагів у консорціях	67
3.3. Консортивна роль сапрофагів	73
3.4. Консортивна роль фітофагів	76
4. Топічний аспект консортивних зв'язків ґрунтових тварин та топоморфи	79
4.1. Екологічні особливості ґрунту та підстилки як середовищ існування тварин	79
4.2. Топоморфи ґрунтових тварин	83
4.3. Роль безхребетних тварин у формуванні складу ґрунтового повітря	85
5. Форичні зв'язки та фороморфи ґрунтових тварин	87
5.1. Форезія як консортивний зв'язок	87

5.2. Форморфа А.....	88
5.3. Форморфа В.....	91
5.4. Структура форморф у градієнті екологічних факторів.....	102
5.5. Роль птахів у розселенні ґрунтових тварин.....	103
6. Фабричний аспект консортивних зв'язків ґрунтових тварин.....	104
7. Гігроморфічний спектр консорцій.....	109
7.1. Режим зволоження ґрунтів як регулятор консортивних зв'язків.....	109
7.2. Локальний коефіцієнт зволоження Л. П. Травлєєва як основа обчислення міри гігрофільності видів.....	113
7.3. Гігроморфи ґрунтових тварин та їх консортивна роль.....	116
8. Трофоценоморфи.....	119
8.1. Трофотоп як структуротвірний чинник консорцій ґрунтових тварин.....	119
8.2. Міра трофоценоморфічності.....	120
9. Консортивні зв'язки тваринного населення урочища Яців Яр.....	126
9.1. Біогеоценологічні умови функціонування консорцій ґрунтових тварин ...	126
9.2. Ординація угруповань.....	130
9.3. Трофоценоморфи, гігроморфи й ценоморфи.....	131
9.4. Аналіз відповідності структури угруповання.....	136
9.5. Графічне подання екологічної структури.....	138
9.6. Екологічне і таксономічне різноманіття.....	138
9.7. Організація як форма угруповання.....	139
10. Термоморфи, сезонні й циркадні групи павуків.....	141
10.1. Життєвий цикл павуків.....	141
10.2. Циркадні групи павуків.....	143
10.3. Сезонні групи павуків.....	145
10.4. Ценоморфи павуків.....	147
10.5. Термопреферендуми павуків.....	149
10.6. Термоморфи павуків.....	152
10.7. Аналіз відповідностей екологічних груп.....	153
11. Еколого-морфологічне розмаїття павуків урбанізованих територій.....	155
11.1. Фактори урбанізації.....	155
11.2. Алометричне зростання.....	157
11.3. Алометрія частин тіла павука <i>Pardosa lugubris</i>	160
11.4. Морфологічне різноманіття популяцій.....	160

11.5. Головні компоненти морфологічної мінливості павука <i>Pardosa lugubris</i>	161
11.6. Діагностика морфотипів	165
11.7. Розподіл морфотипів у просторі.....	166
12. Динамічний та організаційний аспекти консорцій ґрунтових тварин.....	168
12.1. Просторово-часові екосистеми ґрунтових організмів	168
12.2. Виділення консорцій ґрунтових безхребетних.....	169
12.3. Консорції ґрунтових тварин у просторі	176
екологічних факторів	176
13. Ценоморфи ґрунтових тварин як функціональні складові біологічного кругообігу	188
13.1. Ценоморфи.....	188
13.2. Степанти	189
13.3. Сильванти	192
13.4. Пратанти.....	194
13.5. Палюданти	195
14. Консорції та екологічні матриці.....	197
14.1. Консорція в екологічному гіперпросторі.....	197
14.2. Екологічні матриці та візуалізація	199
екологічного простору	199
14.3. Екологічний профіль угруповання	202
14.4. Властивості екологічних матриць.....	206
14.5. Екологічні аспекти зоологічної діагностики ґрунтів.....	214
14.6. Зоологічна діагностика ґрунтів за допомогою екоморфічної структури консорцій ґрунтових тварин	218
Висновок	223
Література.....	224

Наукове видання

Жуков Олександр Вікторович

ЕКОМОРФІЧНИЙ АНАЛІЗ КОНСОРЦІЙ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН

Монографія

Редактор В. Д. Маловик
Технічний редактор В. Д. Маловик
Коректор В. Д. Маловик
Оригінал-макет виготовив О. В. Жуков

Підписано до друку 27.02.09. Формат 60x84/8. Папір друкурський. Друк плоский.
Ум. друк. арк. 28. Обл.-вид. арк. 24. Тираж 300 пр. Зам. №02139

Видавництво “Свідлер А. Л.”
49041, м. Дніпропетровськ, а/с 2493, тел./факс +38(056)776-39-16
Ідентифікатор видавництва у системі ISBN: 8490
<http://svidler.dp.ua>