

ДНІПРОПЕТРОВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ



Бригадиренко Віктор Васильович

УДК 574.4 + 502.52:591.5

**ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ
КОМПЛЕКСІВ ПІДСТИЛКОВИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ
ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ**

03.00.16 – екологія

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Дніпропетровськ – 2007

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у Дніпропетровському національному університеті Міністерства освіти і науки України.

Науковий консультант: доктор біологічних наук, професор
ПАХОМОВ Олександр Євгенович
Дніпропетровський національний університет,
кафедра зоології та екології, професор,
біолого-екологічний факультет, декан

Офіційні опоненти: член-кор. НАН України,
доктор біологічних наук, професор
ЄМЕЛЬЯНОВ Ігор Георгійович,
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,
відділ популяційної екології та біогеографії, завідувач

доктор біологічних наук, професор
ІВАШОВ Анатолій Васильович,
Таврійський національний університет
ім. В. І. Вернадського, кафедра екології
та раціонального природокористування, завідувач

доктор біологічних наук, професор
ЦАРИК Йосип Володимирович,
Львівський національний університет ім. Івана Франка,
кафедра зоології, завідувач

Захист відбудеться 10 жовтня 2007 р. о 10⁰⁰ на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 08.051.04 для захисту дисертацій на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук у Дніпропетровському національному університеті за адресою: 49050, МСП, м. Дніпропетровськ, вул. Наукова, 13, корпус 17, біолого-екологічний факультет, ауд. 611.

З дисертацією можна ознайомитись у Науковій бібліотеці Дніпропетровського національного університету Міністерства освіти і науки України за адресою: 49050, м. Дніпропетровськ, вул. Наукова, 13.

Автореферат розісланий 1 вересня 2007 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради Д 08.051.04
кандидат біологічних наук, доцент



А. О. Дубина

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. У Державній програмі “Ліси України” та інших законодавчих актах вказано на недостатню лісистість території країни (15,6 %), яка у степовій зоні перебуває на особливо низькому рівні. Найближчими роками заплановане збільшення площі лісових насаджень в Україні на 2,5 млн. га. У зв’язку з цим підвищується актуальність досліджень лісових біогеоценозів як елемента, який сприяє збереженню біологічного різноманіття природних і антропогенно трансформованих ландшафтів.

Лісові біогеоценози у степовому оточенні, за О. Л. Бельгардом (1958), перебувають у географічній, а часто й екологічній невідповідності умовам середовища існування. Дослідження Комплексної експедиції Дніпропетровського університету з вивчення лісових біогеоценозів степової зони (Бельгард, 1971; Травлєєв, 1972, 1997; Белова, Травлєєв, 1999; Цветкова, 1992 та ін.) спрямовані на поглиблення розуміння процесів підтримання динамічної рівноваги у природних і штучних лісових біогеоценозах у градієнті факторів природного та антропогенного походження. Підстилка – окремий біогеогоризонт (Бяллович, 1960), що характеризується власним тваринним населенням, зокрема фауною безхребетних тварин. Підстилкова фауна в умовах лісових біогеоценозів південної України сприяє підвищенню стійкості лісів до впливу розмножень фітофагів (Апостолов, 1981), прискоренню трансформації органічних і мінеральних речовин (Стриганова, 1980; Чернова, 1977), створює специфічний для лісу кругообіг (Базилевич и др., 1986; Ганин, 1994; Гиляров, Стриганова, 1978; Злотин, Ходашова, 1974 та ін.). Безхребетні тварини підстилкового біогеогоризонту потребують охорони, а закономірності формування їх комплексів – всебічного дослідження. Тільки у небагатьох роботах трофічні мережі розглядаються як сукупність елементів (популяцій), поєднаних системою зв’язків (трофічних, топічних тощо), що змінюються у часі, а не тільки у просторі, – системний рівень розуміння об’єкта досліджень (Налимов, 1971; Петрушенко, 1971; Пианка, 1981; Чернышенко, 2005 та ін.). Подібні дослідження герпетобію – тваринного населення підстилкового біогеогоризонту – можуть поглибити розуміння закономірностей функціонування лісових біогеоценозів.

Зв’язок роботи з науковими програмами, темами, планами. Дисертаційна робота виконувалась згідно з тематикою зооекологічних досліджень кафедри зоології та екології ДНУ та НДІ біології за держбюджетними темами “Дослідження основних закономірностей впливу різних політантів на фізіолого-біохімічні, популяційні та генеративні особливості тваринних організмів та розробка шляхів знешкодження їх синергічної шкідливої дії” (№ 0100U005210), “Антропогенна динаміка зооценозів Лісостепу та Степу лівобережної України і Криму та перспективи їх охорони, оптимізації та природокористування” (№ 0100U005215), “Стан біорізноманіття фауністичних угруповань промисло-

вих регіонів, шляхи його відновлення та відтворення” (№ 0103U000552), “Функціональна роль тварин в утворенні механізмів гомеостазу в екосистемах промислових регіонів” (№ 0103U000555), “Біогеоценотичні і популяційні основи охорони, відтворення та раціонального використання тваринних ресурсів промислових регіонів Придніпров’я” (№ 0106U000818), “Зооценоз як компонент екосистемних процесів саморегуляції в умовах трансформації довкілля” (№ 0106U000819). Частина роботи виконана за темою “Дослідження формування трофічних мереж у герпетобії степових лісів методами імітаційного моделювання” (№ 0106U010109) за наданим автору Грантом Президента України для молодих вчених.

Мета і завдання дослідження. *Мета роботи* – виявити екологічні особливості формування комплексів підстилкових безхребетних в умовах лісових біогеоценозів степової зони України. Для досягнення мети необхідно було вирішити наступні *завдання*:

- виявити особливості підстилки як динамічної підсистеми, окремого біогеогоризнту лісового біогеоценозу в умовах Степу, оцінити головні характеристики цього середовища існування живих організмів;
- дослідити екологічні особливості формування комплексів безхребетних тварин підстилкового біогеогоризнту в умовах природних типів лісу та штучних лісових насаджень степової зони України, проаналізувати вплив біотичних та абіотичних чинників середовища на популяції окремих видів герпетобіонтів;
- охарактеризувати напрямки трансформації герпетобію лісових біогеоценозів степової зони під впливом чинників природного та антропогенного походження;
- виявити вплив екологічних характеристик популяцій на формування трофічної мережі; дослідити вплив видів-конкурентів і окремих їх характеристик на час існування трофічної мережі;
- дослідити вплив трофічної спеціалізації видів на структуру трофічної мережі, проаналізувати адаптації популяцій до нестачі кормових ресурсів;
- розробити рекомендації щодо оптимізації герпетобію лісових біогеоценозів степової зони України.

Об’єкт досліджень – природні, штучні та антропогенно трансформовані лісові біогеоценози степової зони України, тваринне населення їх підстилкового біогеогоризнту.

Предмет досліджень – процеси підтримання динамічної рівноваги у багатовидових екологічних комплексах, закономірності просторового розподілу та динаміки комплексів тварин у герпетобії, особливості взаємодії між ресурсами живлення та популяціями безхребетних тварин.

Методи досліджень – геоботанічний опис пробних ділянок, хімічний аналіз ґрунтів, методи ґрунтово-зоологічних досліджень, лабораторного утримання безхребетних тварин, методи одно- та багатовимірного статистичного аналізу, імітаційного моделювання популяцій та трофічних мереж.

Основні положення, що виносяться на захист:

– екосистемні взаємозв'язки усередині герпетобію не менше впливають на склад тваринного населення підстилкового біогеогоризонту, ніж типологічні особливості умов місцеперебування;

– наявність у видів-поліфагів механізму перенесення трофічного навантаження з однієї популяції (у випадку її низької чисельності) на інші – один із найважливіших шляхів стабілізації трофічних мереж у природних біогеоценозах;

– основний вплив на структуру комплексів безхребетних тварин більшості типів лісових і зональних степових біогеоценозів здійснюють види з досконалою соціальною організацією (в умовах степової зони України – представники родини Formicidae);

– об'єктивність методів біоіндикації умов середовища можна підвищити шляхом визначення “спільної толерантності” (суми діапазонів витривалості усіх видів певної таксономічної групи) або використовуючи метод дискримінантного аналізу.

Наукова новизна отриманих результатів. Уперше проаналізовано розподіл підстилкових безхребетних тварин у різних підзонах степової зони за типологією лісових біогеоценозів степової зони О. Л. Бельгарда. Розроблено метод топологічних спектрів, який дозволяє кількісно оцінити відмінності між різними біогеоценозами та проаналізувати темпи сукцесійних змін під впливом природних або антропогенних чинників. Запропоновано методику використання дискримінантного аналізу для виявлення та кількісної оцінки індикаторних властивостей окремих видів живих організмів. Встановлено вимоги окремих таксонів підстилкових безхребетних тварин до абіотичних чинників навколишнього середовища. Встановлено, що у степових лісах біотичні чинники більшою мірою впливають на чисельність популяцій багатьох безхребетних тварин, ніж абіотичні.

Розроблено принципи моделювання популяцій (бівольтинних фітофагів, сапрофагів із багаторічною генерацією), у яких окремі фази життєвого циклу різною мірою накладаються одна на одну. Розроблено систему прийомів, які дозволили перейти до моделювання систем із кількох популяцій окремого трофічного ланцюга. Створено моделі популяції, що спеціалізується на живленні кількома видами об'єктів залежно від їх споживання конкуруючими видами-поліфагами та власними трофічними перевагами. Розроблено алгоритм перенесення трофічного навантаження з популяції жертви у випадку досягнення її низької чисельності на інші кормові об'єкти. Створено модель трирівневої трофічної мережі та досліджено закономірності поведінки системи при зміні характеристик популяцій, що її складають. Дисертаційна робота поглиблює розуміння підстилкового біоценозу з рівня об'єднання до рівня системи, де зв'язки між популяціями змінюються у часі та просторі.

Практичне значення отриманих результатів. Отримані результати впроваджено при викладанні нормативних дисциплін і спецкурсів для студентів напрямків “Біологія” та “Екологія та охорона навколишнього середовища” у Дніпропетровському (“Зоологія”, “Ентомологія”, “Сучасна система комах”, “Паразитологія”, “Системний аналіз в екології”, “Основи ґрунтової зоології”, “Екологія наземних безхребетних”), Запорізькому (“Зоологія”, “Екологія комах”, “Етологія комах”, “Медико-ветеринарна арахноентомологія”) національних університетах, Східноукраїнському національному університеті ім. Володимира Даля (“Заповідна справа”, “Ландшафтна екологія”, “Екологічні проблеми регіону”, “Біологія”, “Основи екології”), Дніпропетровському державному аграрному університеті (“Екологія”, “Зоологія”, “Сільськогосподарська ентомологія”), використано при підготовці слухачів секцій “Біології”, “Екології” та “Лісового господарства” Дніпропетровського обласного відділення Малої академії наук, на семінарах методистів районних і обласних станцій юннатів.

Результати дисертаційної роботи використано при підготовці проектів створення 11 об’єктів природно-заповідного фонду (регіональні ландшафтні парки “Приінгульський” та “Гранітно-степове Побужжя”, заказники державного та місцевого значення “Межиріччя”, “Троїцько-Вишневецький”, “Богуславський”, “Урочище Могила Баба”, “Балка Свідовок”, “В’язівцький”, “Тернівський”, “Малотернівський”, “Плавні Нова Одеса”) на території Дніпропетровської та Миколаївської областей.

Результати досліджень за грантами “Розробка біоекологічних заходів збереження біорізноманіття та оптимізації природного середовища м. Дніпропетровськ” та “Розробка ефективної експрес-оцінки стану навколишнього середовища територій підприємств із застосуванням тест-організмів”, наданими Управлінням у справах сім’ї та молоді Дніпропетровської міської ради, впроваджені при оптимізації фауни безхребетних тварин лісових біогеоценозів і парків Дніпропетровська Управлінням екології Дніпропетровської міської ради. Матеріали дисертаційної роботи використані при розробці спільного з Центром екологічних досліджень Польської Академії наук науково-дослідного проекту “Еволюція складних життєвих циклів: значення внутрішньовидової конкуренції” за фінансуванням фондом ім. Йозефа Міановського.

Розроблені рекомендації щодо оптимізації лісових біогеоценозів і охорони рідкісних видів безхребетних тварин впроваджено у Дніпровсько-Орільському та Луганському природних заповідниках, Державному управлінні екології та природних ресурсів у Дніпропетровській області. Практичні рекомендації, наведені у дисертаційній роботі, впроваджені Державною інспекцією з карантину рослин по Дніпропетровській області у штучних лісових масивах і лісосмугах для боротьби з американським білим метеликом, міською санепідстанцією Дніпропетровська для контролю комах – переносників трансмісивних захворювань людини та тварин. Результати досліджень використані при розробці „Про-

грами охорони навколишнього природного середовища Дніпропетровської області на 2005–2015 роки” № 495-24/IV, затвердженої Дніпропетровською обласною радою 24.12.2004 р., та “Програми формування Національної екологічної мережі Дніпропетровської області на 2006–2015 рр.” № 768-33/IV, затвердженої Дніпропетровською обласною радою 22.03.2006 р.

Особиста участь автора в отриманні результатів, поданих у дисертації.

Дисертація є особистою науковою працею, яку виконано автором протягом 10 років у складі Комплексної експедиції ДНУ з дослідження лісових біогеоценозів степової зони України у 1998–2007 роках. У роботах, написаних у співавторстві, автор проводив планування досліджень, брав участь у збиранні, визначенні та обробці польового матеріалу, виконанні лабораторних досліджень, аналізі отриманих даних, їх статистичному опрацюванні, підготовці наукових публікацій. Особистий внесок у написання кожної конкретної наукової роботи зазначений у “Переліку основних наукових публікацій за темою дисертації”.

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертації пройшли апробацію на 38 міжнародних і державних симпозиумах, конгресах, з’їздах і конференціях: XIX Міжнародному зоологічному конгресі (Пекін, 2004), III та IV Всеросійських нарадах із ґрунтової зоології (Москва, 2002; Тюмень, 2005), Міжнародному симпозиумі “Інформаційні системи із біорізноманіття видів і екосистем” (Санкт-Петербург, 2003), Сибірській зоологічній конференції (Новосибірськ, 2004), IV з’їзді Українського ентомологічного товариства (Біла Церква, 2003), конференціях “Актуальні проблеми біології, медицини та екології” (Томськ, 2004), “Роль екологічного простору у забезпеченні функціонування живих систем” (Єлець, 2005), “Дослідження та збереження природних екосистем заповідників лісостепової зони” (Курськ, 2005), “Людина та тварини” (Астрахань, 2004), “Екологія та біологія ґрунтів” (Ростов-на-Дону, 2004, 2005), “Рідкісні та зникаючі види комах і концепції Червоної книги України” (Київ, 2005), “Загальна і прикладна ентомологія в Україні” (Львів, 2005), “Біосфера та людина” (Майкоп, 2001), “Проблеми сучасної екології” (Запоріжжя, 2002, 2005), “Відновлення порушених природних екосистем” (Донецьк, 2001), “Наука і освіта” (Кемерово, 2004; Дніпропетровськ, 2004, 2005), “Читання пам’яті А. А. Браунера” (Одеса, 2003), “Сучасні проблеми зоології та екології” (Одеса, 2005), “Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття” (Канів, 2003), “Актуальні питання сучасного природознавства” (Сімферополь, 2003), “Проблеми екології та екологічної освіти” (Кривий Ріг, 2004), “Природничі науки на межі століть” (Ніжин, 2004), “Типологія лісів степової зони, їх біорізноманіття та охорона” (Дніпропетровськ, 2005), I, II та III міжнародних конференціях “Біорізноманіття та роль зооценозу у природних і антропогенних екосистемах” (Дніпропетровськ, 2001, 2003, 2005), “Екологічні дослідження у промислових регіонах України” (Дніпропетровськ, 2004), “Екологія кризових регіонів України” (Дніпропетровськ, 2001) та інших.

Публікації. За темою дисертації автором опубліковано 68 наукових праць, із яких 27 – статті у фахових виданнях, затверджених ВАК України.

Структура та обсяг роботи. Матеріал дисертації викладений на 457 сторінках (із них текст – 348). Дисертація складається із вступу, 8 розділів, висновків та рекомендацій, списку використаних джерел і додатків. Текст ілюстрований 46 таблицями та 80 рисунками. Список використаних джерел налічує 1087 робіт, серед яких 174 – іншомовні. Додатки займають 14 сторінок.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

СТАН ВИВЧЕНОСТІ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ПІДСТИЛКИ ЯК СТРУКТУРНОГО ЕЛЕМЕНТА ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ

Розділ містить характеристику герпетобію, який виконує важливу функцію регуляції обміну речовин і потоків енергії в лісових біогеоценозах степової зони (Казимиров, Морозова, 1973; Корнев, 1966; Родин, Базилевич, 1965; Смольянинов, 1969 та ін.). Більшість груп тварин підстилкового біогеогоризонту практично весь час проводять на поверхні ґрунту. Частина груп герпетобію під час зимових морозів або літньої посухи заглиблюється у ґрунт (Gastropoda, Isopoda, Aranei, Opiliones, Juiformia, Collembola, Dermaptera, Homoptera, Hemiptera, Carabidae, Staphylinidae, Silphidae, Tenebrionidae, Dermestidae, Chrysomelidae, Formicidae), проте їх вплив на структуру та властивості ґрунтів у цей час слабкий.

Частина компонентів герпетобію здатна до льотних міграцій у пошуках їжі або оптимальних ґрунтово-кліматичних умов (Orthoptera, Dermaptera, Homoptera, Hemiptera, Carabidae, Staphylinidae, Dermestidae). При цьому через невисоку рухливість повітряних мас у лісових біогеоценозах пасивний політ здійснюється рідко (деякі Psocoptera, Aphidinea, Aleyrodinea). Активний політ у різних груп спостерігається переважно в нічний (Carabidae, Staphylinidae, Lygaeidae, Scarabaeidae, Lampyridae, Heteroceridae) або денний період доби (Cicadellidae, Cantharididae).

Чисельність окремих груп герпетобію визначається у першу чергу трофічними зв'язками між групами даного біогеогоризонту (ряд видів Carabidae, Dermestidae, Mutillidae, Proctotrupidae, Scelionidae). Просторовий розподіл Formicidae визначається трофобіозом, розташуванням дерев і чагарників, інтенсивно заселених рівнокрилими хоботними комахами (Aphidinea, Psyllinea, Cicadinea) (Апостолов, Лиховидов, 1972, 1976; Длусский, 1965).

При підвищенні чисельності фітофагів (Argidae, Pamphiliidae, Diprionidae, Tenthredinidae, Xiphodriidae, Tortricidae, Geometridae, Lasiocampidae, Lymantriidae) у кронах дерев і чагарників зростає маса особин, що падають на поверхню ґрунту та забезпечують живлення підстилкових хижаків-поліфагів

(Carabidae, Staphylinidae, личинки Tabanidae тощо). Окремі види кронних і стовбурових шкідників (Noctuidae та ін.) під час заляльковування переходять у ґрунт. У цей же час вони також інтенсивно поїдаються підстилковими зоофагами (Ings, Hartley, 1999).

У підстилковому горизонті лісових біогеоценозів проходять свій розвиток численні групи паразитів фітофагів (Mutillidae, Pompilidae, Ceropalidae, Chalcidoidea, Proctotrupoidea, Ichneumonoidea, Braconioidea, Tachinidae). Багато із цих груп не здатні до дальніх льотних міграцій, тому мікрокліматичні умови та склад підстилкової фауни можуть визначати склад фітофагів у кронах дерев, чагарниковому підліску та трав'яному ярусі.

Відмерлі надземні частини рослин так чи інакше переміщуються на поверхню ґрунту та стають середовищем існування підстилкових безхребетних, субстратом для побудови їх житла (Formicidae, Psychidae) або живлення (Gastropoda, Isopoda, Juiformia, Collembola, Oribatei, Hemiptera, Silphidae, Tenebrionidae, Dermestidae, Psychodidae, Tipulidae, Collembola, Bibionidae). Видовий та хімічний склад, структура трав'яного, чагарникового та деревного ярусів визначають склад безхребетних-сапрофагів, що розкладають рослинні та тваринні рештки.

У підстилці починається деструкція екскреторного опаду хребетних тварин, розклад їх трупів. Без участі безхребетних-некрофагів (Silphidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Piophilidae, Helomyzidae) та копрофагів (Geotrupidae, Scarabaeidae, Scatophagidae, Otitidae, Sepsidae, Spherozeridae, Muscidae) цей процес протікав би значно повільніше. Тваринне населення послиду та трупів тварин сприяє формуванню спеціалізованих комплексів хижаків (Histeridae, Staphylinidae, Silphidae, Nematoda, Acari тощо).

Разом із екскрементами та трупами тварин у підстилку потрапляє велика кількість паразитичних організмів (Gymnamoebia, Gregarina, Coccidiida, Microsporea, Trichostomatida, Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Nematoda, Pentastomida), частина з яких потребує для подальшого розвитку одного чи декількох проміжних хазяїв. У підстилці постійних місць концентрації ссавців зосереджена більшість груп кровосисних кліщів (Ixodidae, Trombiculidae, Dermanyssidae) та бліх (Pulicidae, Ceratophyllidae, Stenophthalmidae). Підвищення чисельності паразитів вимушує ссавців і птахів переміщатися на інші ділянки, зменшуючи тим самим трофічний вплив на окремі компоненти фітоценозу.

У лісових біогеоценозах степової зони у ґрунтовому біогеогоризонті за біомасою переважають сапрофаги, у підстилці – сапрофаги або зоофаги, а у трав'яному, чагарниковому та деревному ярусах – фітофаги. Таким чином, лісова підстилка виконує роль регулювального центру, який концентрує трофічні та топічні зв'язки більшості компонентів консорцій лісових автотрофів. Дослідження підстилкової фауни становить інтерес для оптимізації потоків речовини та енергії в наземних біогеоценозах в умовах антропогенної трансформації.

Підстилкові форми сапрофагів виводять важкі метали та радіонукліди з кругообігу речовин, сприяють утворенню металоорганічних комплексів. У розділі розглянуто історію досліджень популяцій безхребетних тварин лісових біогеоценозів степової зони України.

ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

Розділ містить характеристику кліматичних умов, яка ґрунтується на роботах А. М. Семенюти (1948), Н. С. Чугай (1955, 1960, 1975), Ю. І. Грицана (1986, 2000, 2002) та інших. Природні умови степової зони не сприяють існуванню природних лісових біогеоценозів. Лише на понижених елементах рельєфу формуються умови екологічної відповідності для існування лісових біогеоценозів. Детальна характеристика ґрунтових умов, важливих у процесі формування підстилки та її тваринного населення, наведена на основі праць співробітників Комплексної експедиції ДНУ з дослідження лісів степової зони (Бельгард, 1938, 1971; Белова, 1997; Травлеев, 1968, 1972, 1981).

У широтному градієнті умов зволоження проявляються певні типи кругообігу речовин, пов'язані зі складом мікробо-, фіто- та зооценозу. Характеристика основних типів рослинності, наведена у розділі, свідчить про високий рівень флористичного різноманіття степової зони України (Флора УССР, 1935–1965; Собко, 1972; Тарасов, 2005). Лісова рослинність створює специфічний мікроклімат, який сприяє існуванню сільвантів. Степове лісорозведення сприяло збагаченню місцевої фауни, поширенню екотонів і, як наслідок, суттєво збільшило загальне біорізноманіття (Арнольди, 1952; Емельянов, 1999 та ін.). Тваринне населення наземних біогеоценозів степової зони України досліджене досить нерівномірно. Краще вивчена фауна хребетних тварин. Із понад 38 тисяч видів членистоногих України більше половини можуть зустрічатися у лісових біогеоценозах і тимчасово або постійно перебувати у підстилковому біогеоценозі.

Розділ містить коротку характеристику більшості родів і найпоширеніших родин підстилкових безхребетних тварин степової зони. Лісові біогеоценози в умовах степової зони України сприяють збереженню багатьох рідкісних і зникаючих видів тварин, підвищують стійкість агроландшафтів, утворюють потужний бар'єр спустелюванню. Сучасний стан лісових біогеоценозів степової зони України розглядається у даному розділі як результат складної взаємодії природних, історичних і соціально-економічних чинників.

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

В основу дисертаційної роботи покладені принцип системності та біогеоценотичний підхід (Сукачев, 1964; Травлєєв, 1973; Дылис, 1977). У 1998–2006 рр. обстежено понад 390 ділянок лісових біогеоценозів, розташованих на території Полтавської, Харківської, Дніпропетровської, Миколаївської, Запорізької та Донецької областей. При виконанні дисертаційної роботи застосовано стандартні методи зооекологічних, геоботанічних і ґрунтових досліджень (Количественные методы ..., 1987; Зонн, 1964; Зырин, Орлов, 1980). Проведено стаціонарні (із використанням пасток Барбера, ручного розбирання підстилки тощо) та експедиційні дослідження (усі методи, крім установаження пасток Барбера). Усі висновки підтверджені з застосуванням однофакторного дисперсійного аналізу, для підтвердження окремих положень використано розрахунок емпіричного коефіцієнта кореляції (Песенко, 1982). При побудові моделей популяцій безхребетних тварин застосовано методи регресійного аналізу. Частина результатів опрацьована із застосуванням багатовимірних статистичних методів: факторного та дискримінантного аналізів (Дубров, 1978; Иберла, 1980; Коросов, 1996). Використано також методи імітаційного моделювання окремих популяцій і трофічних мереж, які застосовуються для аналізу дифузних систем (Коросов, 2002).

ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН У ПІДСТИЛКОВОМУ БІОГЕОГОРИЗОНТІ

Використання методів імітаційного моделювання при дослідженні впливу популяцій безхребетних тварин на середовище їх існування. В екологічних дослідженнях можна виділити чотири рівні розуміння природних систем. *На першому* рівні досліджуються вибірки об'єктів із природного середовища, встановлюються їх характеристики. За А. А. Петрушенко (1971), це рівень розуміння об'єкта, який відповідає «утворенню». *На другому* (рівні «множини») дослідника цікавить напрямок зміни характеристик під дією певних чинників: він застосовує одновимірні статистичні методи (кореляційний, дисперсійний аналізи, обраховує різноманітні критерії достовірності розбіжності значень характеристик). *На третьому* рівні розуміння наукової проблеми (рівні «об'єднання») дослідник замислюється над питаннями: яким чином пов'язані між собою процеси у навколишньому середовищі, у якій залежності перебувають між собою різні прояви явища, що досліджується. Для цього застосовують методи багатовимірної статистики (кластерний, факторний і дискримінантний аналізи). *На четвертому* рівні освоєння наукової проблеми (рівні «системи») дослідник ставить питання: чи вірно він розуміє взаємозв'язки між елементами

та підсистемами екологічної системи. Відповідь на це питання неможлива без проведення імітаційного моделювання процесу, що досліджується.

Вплив фітофагів на структуру трофічної мережі та середовище існування. У розділі проаналізовано переваги імітаційних порівняно з іншими типами моделей популяцій комах. Прогностичні аналітичні моделі не отримали значного поширення в екології комах через 1) неможливість уніфікації різних стадій розвитку та 2) окремих генерацій протягом одного сезону, 3) розбіжності в механізмах і напрямках впливу факторів середовища на окремі фази розвитку популяцій комах; 4) одночасність існування представників декількох генерацій у одній екосистемі. Як приклад імітаційної моделі бівольтинного фітофага розглянуто популяцію колорадського жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). Модель поєднує 24 змінних, значення яких обрані за результатами досліджень І. В. Орлової (1955), В. М. Бровдія (1974) та власних спостережень. Наведено покроковий опис процесу побудови імітаційної моделі, а також розглянуто основні відмінності популяцій із постійною рівномірною міграцією імаго на прилеглі ділянки та у протилежному напрямку. Проаналізовано динаміку споживання корму популяцією фітофага за одиницю часу для різних моделей.

Популяції сапрофагів як елемент консорцій степових лісів. Домінантні групи підстилкових сапрофагів – Lumbricidae, Julidae та Isopoda – розвиваються без метаморфозу. Результати проведених досліджень свідчать, що у байрачних лісах виражені тісні кореляційні зв'язки між чисельністю *Rossiulus kessleri* Lohm. та темпами розкладання підстилки, які підтверджують важливу роль цього виду в кругообігу речовин.

Модель популяції *R. kessleri* Lohm. включає понад 45 змінних, параметри яких установлені за результатами робіт З. Г. Пришутової (1988, 2001), Б. Р. Стриганової (1971) та власних спостережень. Враховано вплив кліматичних чинників, інтенсивність споживання кормів, рівень їх засвоєння, динаміку збільшення розмірів і смертності особин у природних екосистемах. За результатами досліджень обчислено динаміку біомаси та споживання корму популяцією *R. kessleri* Lohm. (рис. 1).

Шляхом моделювання встановлено, що протягом першої половини сезону у популяції максимальна чисельність екземплярів другого та третього років розвитку. Улітку та восени значну роль у розкладанні підстилки виконують екземпляри першого року розвитку. Роль у розкладанні рослинного опаду диплопод старших вікових груп незначна. Сумарна біомаса корму, спожитого популяцією за сезон, приблизно у 90 разів перевищує масу популяції. Якщо у популяції переважають особини старшого віку, її роль у ґрунтоутворенні нижча, ніж у популяції тієї ж біомаси, представленій молодими особинами.

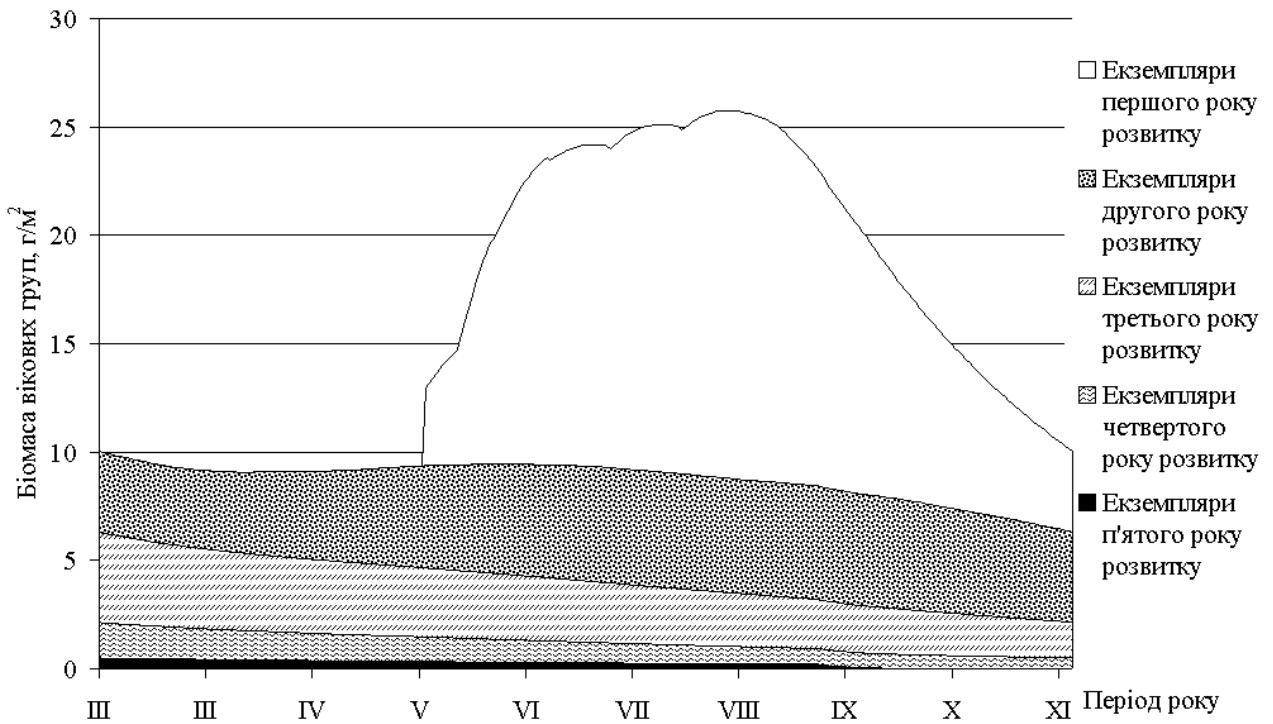


Рис. 1. Сезонна динаміка біомаси популяції *Rossiulus kessleri* Lochm. за результатами моделювання

Особливості взаємозв'язків зоофагів із середовищем їх існування. Серед зоофагів підстилкового біогеогоризонту домінують твердокрилі родин Carabidae та Staphylinidae. Аналізуючи можливі чинники зменшення чисельності видів цієї трофічної групи, можна сформулювати основні причини цього процесу: 1) збільшення чисельності ворогів (хижаків, паразитів, хвороб); 2) зменшення чисельності кормових об'єктів або посилення конкуренції з іншими компонентами герпетобіо за кормові об'єкти; 3) прямий або опосередкований антропогенний тиск на окремі стадії розвитку (хімічне забруднення, механічне руйнування підстилкового шару, побудова штучних бар'єрів, що перешкоджають переміщенню особин, тощо). Встановлено, що чисельність кормових об'єктів достовірно не відрізняється на територіях із низькою, середньою та високою чисельністю видів роду *Carabus*. Таким чином, прямої конкуренції за ресурси живлення на вищих щаблях трофічної піраміди у герпетобії не зареєстровано. Обмеження чисельності чи зникнення цих видів у містах і штучних насадженнях, які перебувають під впливом інтенсивного антропогенного тиску, спричинене перш за все руйнуванням харчової бази та накопиченням політантів у організмі комах.

У лабораторних умовах проаналізовано спектр живлення *Pterostichus melanarius* (Ill.) та *Harpalus rufipes* (Deg.) на понад 130 видах безхребетних тварин. *P. melanarius* (Ill.) поїдає 75–100 % запропонованих особин Formicidae, личинок Silphidae, дрібних Staphylinidae, Coccinellidae, Dermestidae, личинок Lepidoptera, Hemiptera, Thomisidae, Opiliones, Lumbricidae. *P. melanarius* (Ill.)

живиться іншими видами родини Carabidae (*Stomis pumicatus* Pz., *Harpalus amplicollis* Men., *Panagaeus bipustulatus* F., *Leistus ferrugineus* L., *Notiophilus laticollis* Chd., *Bembidion spp.*, *Amara spp.*, личинками Carabidae). Головне місце серед ворогів *P. melanarius* Ill. займають Carabidae та Staphylinidae. У лабораторних експериментах найактивніше імаго цього виду поїдаються *Broscus cephalotes* L., *Zabrus spinipes* F., *Carabus granulatus* L., *Staphylinus caesareus* Cederh.

Harpalus rufipes (Deg.) рідко живиться іншими видами турунів (меншими за розмірами, ослабленими особинами або видами з м'якими покривами) – не більше ніж у 10–20 % випадків. Охоче живиться личинками *Silpha obscura* L., *S. arinata* Hbst., *Dermestes lanarius* L., *Forficula sp.*, видами родів *Formica*, *Myrmica*, *Lasius*, дрібними видами Staphylinidae, Lycosidae, Clubionidae, Thomisidae, Lumbricidae, Geophilidae, Lithobiidae, слабо хітинізованими особинами Isopoda. Основними ворогами *H. rufipes* (Deg.) у лабораторних умовах виступають *Broscus cephalotes* L., *Staphylinus caesareus* Cederh., *Pterostichus melanarius* (Ill.).

Встановлено вищу мінливість субпопуляції *Philonthus decorus* Grav. в умовах Павлоградського району порівняно з Новомосковським районом Дніпропетровської області. Популяції *Philonthus decorus* Grav. реагують на зміну умов довкілля мінливістю морфометричних характеристик особин. Розміри самиць за більшістю промірів на 5–10 % більші, ніж у самців. Найдостовірніші відмінності між субпопуляціями спостерігаються для обох статей за шириною голови.

Вплив комах-пантофагів на середовище існування. Мурахи заселяють практично всі лісові біогеоценози. Чисельність більшості груп фітофагів достовірно знижується на ділянках із високою чисельністю Formicidae. На ділянках із підвищеною чисельністю мурах рідше зустрічаються підстилкові види павуків із родин Lycosidae, Thomisidae, Clubionidae та туруни. У градієнті чисельності мурах достовірно не змінюється чисельність Staphylinidae, Opiliones, Lithobiidae, Ichneumonidae. Підвищує свою чисельність на ділянках із високою чисельністю мурах – Diploroda. Isopoda та Silphidae достовірно знижують чисельність при підвищенні щільності мурах. Dermestidae добре переносять середню чисельність мурах. На порядок знижують чисельність або практично повністю зникають під впливом Formicidae (рис. 2) звичайні лісові види турунів із родів *Pterostichus* (*P. oblongopunctatus* (F.), *P. niger* (Schall.), *P. melanarius* (Ill.), *P. strenuus* (Pz.), *P. anthracinus* (Ill.), *P. nigrita* (Pk.)), *Agonum* (*A. fuliginosum* (Pz.), *A. viduum* (Pz.)), *Platynus krynickii* Sterk, *Harpalus amplicollis* Men., *Calosoma inquisitor* (L.), *Carabus granulatus* L. Відносно стійкі до середньої чисельності мурах *Panagaeus cruxmajor* (L.), *Patrobus assimilis* Chd. та *Oodes gracilis* Villa. Для *Amara familiaris* (Duft.), *Poecilus versicolor* (Sturm), *Panagaeus bipustulatus* (F.), *Carabus cancellatus* Ill., *Harpalus tardus* (Pz.) характерний максимум чисельності в умовах високої щільності Formicidae.

Визначальним для герпетобію степових біогеоценозів і штучних лісових насаджень є ступінь розвитку та зволоження підстилкового горизонту, чисельність мурах. Більшість груп хижих безхребетних (стафіліни, павуки, туруни) у степу знижують чисельність в умовах високої чисельності мурах. Із представників родини турунів відносно стійкість до впливу мурах проявляють *Harpalus distinguendus* (Duft.), *H. caspius* (Stev.), *Synuchus nivalis* (Ill.), *Carabus estreicheri* F.-W., *Calathus fuscipes* (Gz.).

Такі параметри як кількість видів і біомаса не дають чіткого уявлення про роль герпетобію у біогеоценозі. У розділі обґрунтовано концептуальну схему системи трофоконсортивних зв'язків мезофауни підстилкового горизонту на прикладі чотирьох типів дібров степової зони. Схеми наведено у двовимірному просторі: популяції розташовані залежно від їх трофічної спеціалізації (вісь ординат) і лінійних розмірів (вісь абсцис), відображені у вигляді кола, діаметр якого відповідає біомасі популяції. Стрілки відображають трофічні зв'язки компонентів герпетобію: безперервні, якщо зв'язок встановлено за результатами лабораторних експериментів або про його існування відомо з літературних джерел, і переривчасті, якщо існування зв'язку достовірно не встановлене, але воно вірогідне. Найбільше розвинена із чотирьох розглянутих типів лісу система трофоконсортивних зв'язків у герпетобії чорнокленової діброви та субору. Мезофауна більшості пробних ділянок за біомасою на 75–80 % складається із сапрофагів. Найбільший прямий і опосередкований внесок у розклад підстилки досліджених типів лісу вносять Julida, Isopoda, Entomobryidae та Formicidae.

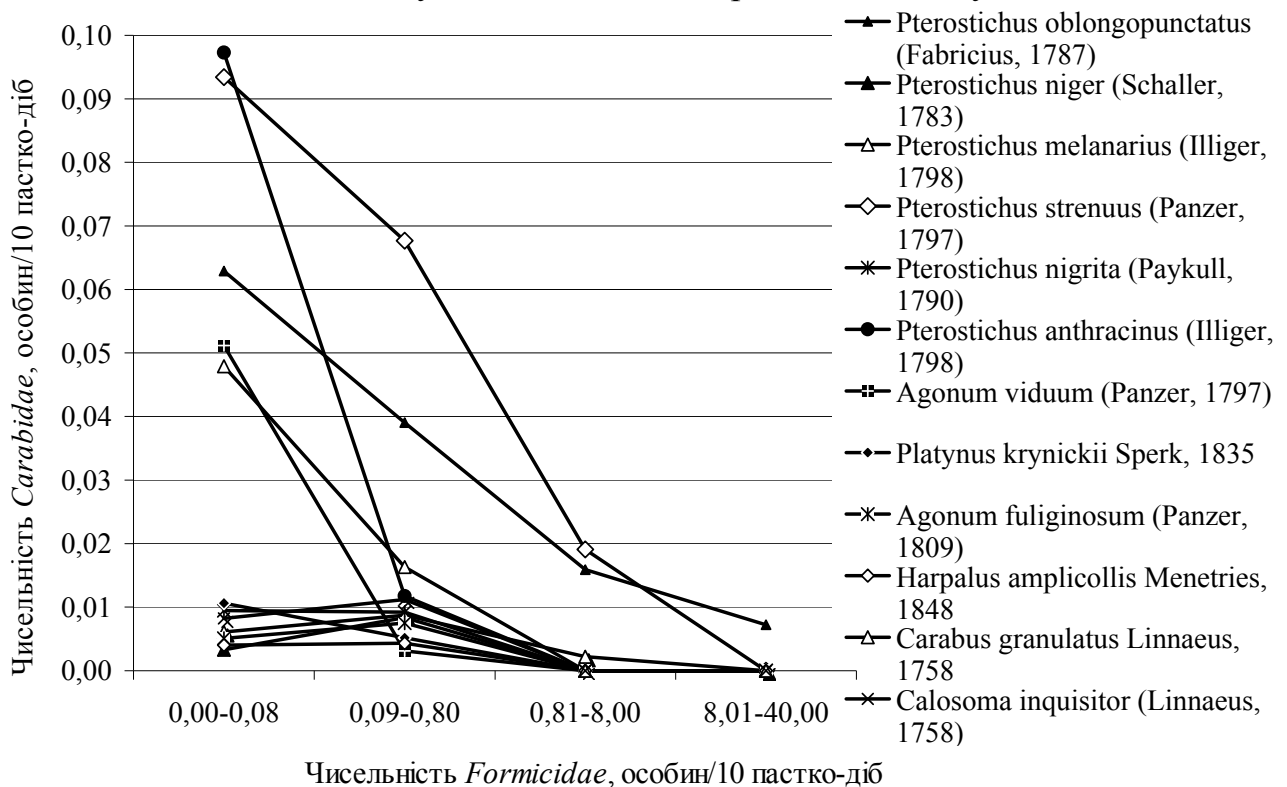


Рис. 2. Вплив Formicidae на чисельність лісових видів турунів

ПРОСТОРОВО-ЧАСОВА МІНЛИВІСТЬ КОМПЛЕКСІВ ПІДСТИЛКОВИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

Угрупування підстилкових безхребетних різних географічних зон. У роботі охарактеризовано герпетобій лісових біогеоценозів лісостепової зони, північної, центральної та південної підзони степової зони України. Різні умови ґрунтоутворення у лісових біогеоценозах двох кліматичних зон проявляються у повній мірі у підстилковому біогеогоризонті. Розбіжності у складі герпетобію між подібними типами лісу двох кліматичних зон незначні. Як приклад можна навести оліготрофні та мезотрофні типи лісів степової зони (вільшаники, осичники, липові діброви, бори), де, як і в більшості екосистем лісової зони, у ґрунті не виражені процеси засолення. Видовий склад інших типів лісу (берестові, ясеневі діброви, частина липово-ясеневих дібров) значно багатший у степовій зоні, тому що герпетобій збагачується елементами середземноморської фауни, зростає частка галофільних і лучних видів. На більшості пробних ділянок у заплавних і пристінних лісах лісостепової зони зустрічаються 40–50 видів підстилкових безхребетних тварин. Сумарна чисельність безхребетних зазнає суттєвих коливань. Індекси видового різноманіття характеризуються високими значеннями. Вирівняність розмірно-вагової структури свідчить про насиченість і стабільність трофічної мережі на обстежених пробних ділянках, відсутність значного антропогенного навантаження. У таксономічній структурі домінують Formicidae, Isopoda, Julidae, Carabidae, Aranei та Geotrupidae.

Герпетобій лісових біогеоценозів острова Хортиця характеризується домінуванням сапрофагів середньої розмірної ланки, представлених двома видами ізопод (більше 70 % за чисельністю). Крім цього, домінують Formicidae, Carabidae, Julidae, Silphidae, Aranei та Curculionidae. На більшості пробних ділянок поширені 60–70 видів безхребетних тварин – переважно сапрофагів і зоофагів. На частині обстежених пробних ділянок зареєстрований занесений до Червоної книги України *Carabus hungaricus scythus* Motsch.

У лісових біогеоценозах двох кліматичних зон знаходить свій прояв принцип зональної зміни стацій. Мезофільні підстилкові види лісової зони поведуться (завдяки наявності сухого літнього періоду) як гігрофіли або навіть ультрагігрофіли у степовій зоні. Завдяки наявності екотонних ефектів у лісосмугах і байрачних лісах степової зони підвищується частка степових і еврибіонтних видів.

Типологічні принципи формування комплексів підстилкових безхребетних. Для виявлення факторів, що впливають на розподіл герпетобію, їх порівняння із факторами формування рослинних угруповань, установлених О. Л. Бельгардом (1950), проведений факторний аналіз поширення домінантних таксономічних груп і окремих видів турунів в умовах степових біогеоценозів і штучних лісових насаджень (рис. 3).

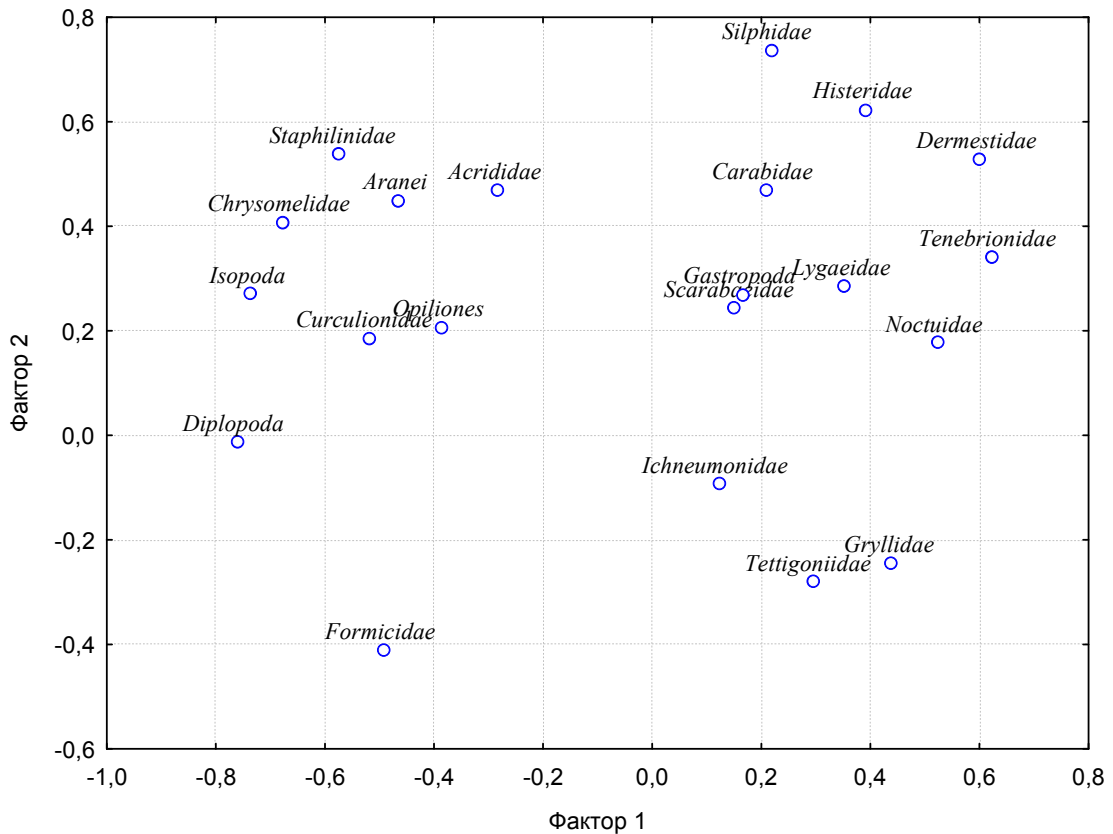


Рис. 3. Результати факторного аналізу поширення домінантних таксономічних груп герпетобію на степових ділянках і у штучних лісових насадженнях Присамарського міжнародного біосферного стаціонару ім. О. Л. Бельгарда: фактор 1 – ступінь зволоження ґрунтового та підстилкового горизонту (22,7 % дисперсії); ізоподи, диплоподи, сінокосці та деякі інші групи частіше зустрічаються у мезофільних умовах зволоження (від'ємні значення фактора 1); фактор 2 – чисельність мурах (15,4 % дисперсії).

Динаміка угруповань підстилкових безхребетних. Дослідження багаторічної сукцесійної динаміки формування герпетобію проведені на території Дніпровсько-Орільського природного заповідника. У сукцесійному ряду лісової рослинності заплави Дніпра відбувається розвиток підстилок від мало-потужних одношарових до потужних двошарових. У ході розвитку рослинності підстилки переходять до типу гумусово-ферментативних. Мінімальна кількість видів і, одночасно, максимальна чисельність герпетобію зареєстрована на ділянці з вербо-тополевыми чагарниками. На першому етапі ґрунтоутворення поблизу водного дзеркала спостерігається домінування зоофагів, які поступово заміщуються сапрофагами.

На другому–п'ятому етапах первинної сукцесії зареєстровано підвищення значень основних характеристик підстилкової мезофауни: мезофільні умови сприяють формуванню потужного підстилкового біогеогоризонту. На термінальних стадіях ґрунтоутворення кількість видів і чисельність мезофауни стабілі-

зується на рівні середніх значень для досліджених лісових біогеоценозів степової зони України. У процесі первинного ґрунтоутворення збільшується кількість механізмів саморегуляції, що унеможлиблює появу супердомінантів (чисельністю 30–50 % від загальної кількості безхребетних). На початковому етапі первинного ґрунтоутворення понад 95 % чисельності мезофауни складає середня вагова група (16–32 мг); на другому–п'ятому етапах максимуму досягає чисельність найдрібніших вагових груп (0,1–8 мг); на шостому етапі домінують великі за розмірами види (32–350 мг). Вирівняна вагова структура підстилкової мезофауни формується на четвертому та п'ятому етапах сукцесійного процесу.

Зв'язок складу тваринного населення підстилки з умовами існування та фітоценозом лісових біогеоценозів. Обробка результатів геоботанічних описів сучасними методами багатовимірної статистики підтвердила об'єктивність створеного О. Л. Бельгардом підходу до типології лісів степової зони. Ординація мезофауни показала значно вищий рівень невизначеності у структурі зооценозу підстилкового біогеогоризонту порівняно з фітоценозом. Найбільше значення для структури герпетобію мають трофічні (поїдання інших елементів герпетобію або конкуренція з ними за спільні ресурси живлення) взаємовідносини між самими компонентами герпетобію.

ОСОБЛИВОСТІ ТРАНСФОРМАЦІЇ КОМПЛЕКСІВ ПІДСТИЛКОВИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ ПІД ВПЛИВОМ АНТРОПОГЕННИХ ЧИННИКІВ

Вплив автомобільного транспорту на герпетобій штучних лісових насаджень. Загальна характеристика трансформаційних процесів лісових біогеоценозів під впливом автотранспорту розглядається у роботах М. С. Гілярова (1982), І. Р. Голубєва та Ю. В. Новікова (1987), Р. О. Бутовського (1990, 1991, 1994), L. Lindqvist et al. (1995), Ю. Ф. Гутаревич (1989), В. П. Бессонової (1991, 2001, 2006) та інших історів. Найбільші зміни видового складу герпетобію відбуваються на межі степової екосистеми, яка оточує магістраль, та лісового насадження. Сезонні коливання чисельності безхребетних максимальні на узбіччі автомагістралі та на узліссі лісосмуги. Інтегральний показник стану фауністичного комплексу – структурна складність (Емельянов, 1999). Максимальних значень вона досягла на пробних ділянках у лісосмузі, наближених до автомагістралі, завдяки присутності таксонів рівня родини та ряду, характерних як для степових, так і для лісових біоценозів. Поблизу дорожнього полотна частка сапрофагів низька, домінують зоофаги. В умовах лісосмуги зоофаги збільшують чисельність при зменшенні антропогенного навантаження, а сапрофаги домінують на ділянках, прилеглих до магістралі. Достовірно збільшують чисельність при віддаленні від автомагістралі Carabidae та Formicidae, а Gastropoda та Collembola, навпаки, зменшують. Лучно-степові *Notiophilus laticollis* Chd. та

Bembidion lampros (Hbst.) домінують у придорожній смузі. Лісові *Carabus cancellatus* Ill. та *Pterostichus melanarius* (Ill.) збільшують чисельність поблизу автомагістралі. Еврибіонтний *Harpalus rufipes* (Deg.), лісовий *Carabus marginalis* F. та степовий *Anchomenus dorsalis* (Pont.) знижують чисельність при наближенні до автомагістралі. Основні зміни видового складу герпетобію відбуваються на межі штучного лісового насадження та придорожньої смуги, що підтверджує необхідність розширення штучних лісових масивів у межах степової зони як ефективних бар'єрів для техногенних чинників.

Вплив підтоплення шахтними водами на структуру герпетобію лісових біогеоценозів. Дослідження проводили на 9 заплачних і 11 аренних лісових біогеоценозів, що перебувають під впливом підтоплення шахтними водами. Для заплачних дібров в умовах підтоплення характерна наступна структура домінування родин за чисельністю: Julidae (31,7 %), Silphidae (15,9 %), Porcellionidae (15,8 %), Lycosidae (11,5 %), Carabidae (10,5 %), Formicidae (2,1 %), Forficulidae (2,1 %). Зареєстроване зникнення Staphylinidae та Malachiidae, зниження чисельності підстилкових паразитичних Hymenoptera та хижих Lithobiomorpha, що не характерно для лісів степової зони. Спостерігається домінування сапрофагів (45–87 % чисельності) за рахунок Diplopoda та Isopoda, які відносно добре витримують коливання мінералізації ґрунтового розчину та мікрокліматичних умов. Понад 95 % за чисельністю у цих таксонах складають відповідно *Rossiulus kessleri* Lohm. та *Porcellio scaber* Latr. Спостерігається різке зменшення чисельності мурах порівняно з еталонними пробними ділянками. Підтоплення шахтними водами збагачує герпетобій нехарактерними для аренних лісів лучними та галофільними видами, руйнує ценотичну структуру угруповання (знижує частку сільвантів і еврибіонтних таксономічних груп).

Підстилова фауна в умовах інтродукції нових видів рослин. Дослідження проведені у ботанічному саду ДНУ, закладеному у 1931 році. Із рідкісних для регіону видів зареєстровані *Laemostenus terricola* (Hbst.) та *Licinus cassideus* (F.). Необхідно відзначити відсутність на обстеженій території рідкісного для України *Carabus besseri* F.-W., що зареєстрований у декількох міських парках м. Дніпропетровськ. Із турунів у ботсаду збереглися степові *Carabus scabriusculus* Ol., *Calathus fuscipes* (Goeze), *Amara aenea* (Deg.), *Harpalus smaragdinus* (Duft.), *Ophonus azureus* (F.) та деякі інші. Як і в більшості міських екосистем Дніпропетровська, домінувати стали екологічно пластичні *H. rufipes* (Deg.) та *Pterostichus melanarius* (Ill.), нових для степової зони видів не зареєстровано.

Підстилова фауна лісових біогеоценозів в умовах урбанізації. В умовах Дніпропетровська герпетобій збіднений за кількістю видів – більша частина території міста перебуває під впливом випасання худоби, сінокосіння, підстилку регулярно спалюють або руйнують транспортними засобами. За біотопічним розподілом у фауні міста домінують еврибіонтні види; значно менша, ніж для території степової зони, частка сільвантів, вища – протантів, палюдантів і сте-

пантів. Антропогенна трансформація природних біогеоценозів в умовах м. Дніпропетровськ призводить до того, що у фауні різко збільшується частка *r*-стратегів, які здатні енергійно, швидко захоплювати ресурси, витісняючи «слабкіші» види. Серед таких форм переважають еврибіонтні види з широким спектром живлення. На території міста збільшується частка видів із короткими періодами між розмноженнями, що підвищує їх вплив на середовище існування та зменшує вірогідність контролю над ними з боку консументів вищого порядку.

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ТРОФІЧНИХ МЕРЕЖ В УМОВАХ ГЕРПЕТОБІО СТЕПОВИХ ЛІСІВ

Емпіричні висновки, сформульовані у роботах провідних світових екологів (про неможливість присутності в одній екосистемі двох близьких за трофічною спеціалізацією та походженням видів, якщо їх розміри відрізняються менше ніж у 1,4 раза; зниження темпів розмноження при переході до вершини трофічної піраміди та інші), на поточний момент не підтверджені іншими методами, окрім спостереження. За результатами моделювання трирівневої трофічної мережі (рис. 4) встановлено, що для забезпечення стабільності даної системи розміри хижака повинні бути співрозмірними з розмірами жертви. Збільшення розмірів хижака пов'язане зі зменшенням темпів його розмноження і навпаки. На вершині трофічної мережі порівняно з розташованими нижче трофічними рівнями інтенсивність розмноження зменшується, наближаючись до нуля. Зі збільшенням кількості рівнів у трофічній мережі біомаса видів, що перебувають на проміжних рівнях, також збільшується. Шляхом моделювання встановлено, що додавання до екосистеми зоофага, філогенетично близького до виду, що вже входить до складу системи, не призводить до дестабілізації трофічної мережі, якщо маса тіла корінного виду у 2–3 і більше разів перевищує масу тіла вселенця. Монотонні зміни окремих параметрів трофічної мережі викликають ступінчасті зміни інших параметрів системи (рис. 5).

Полігональність (багатовершинність), характерна для більшості трофічних мереж у природі, забезпечується присутністю у системі поліфагів. Наявність таких видів у консорції дає змогу перерозподіляти навантаження між окремими вузлами трофічної мережі та збільшувати стійкість системи.

Існує декілька альтернативних стаціонарних станів трофічної мережі, за яких вона здатна існувати тривалий проміжок часу. При відхиленні одного з параметрів від оптимального рівня вмикаються механізми, що спричиняють зміни інших параметрів трофічної мережі та стрибкоподібний перехід системи до нового стаціонарного стану. При стабільних зовнішніх умовах термін існування трофічної мережі менший від тривалості її існування в умовах зміни факторів навколишнього середовища. Це пов'язано з різною спрямованістю впливу факторів на окремі види – компоненти трофічної мережі.

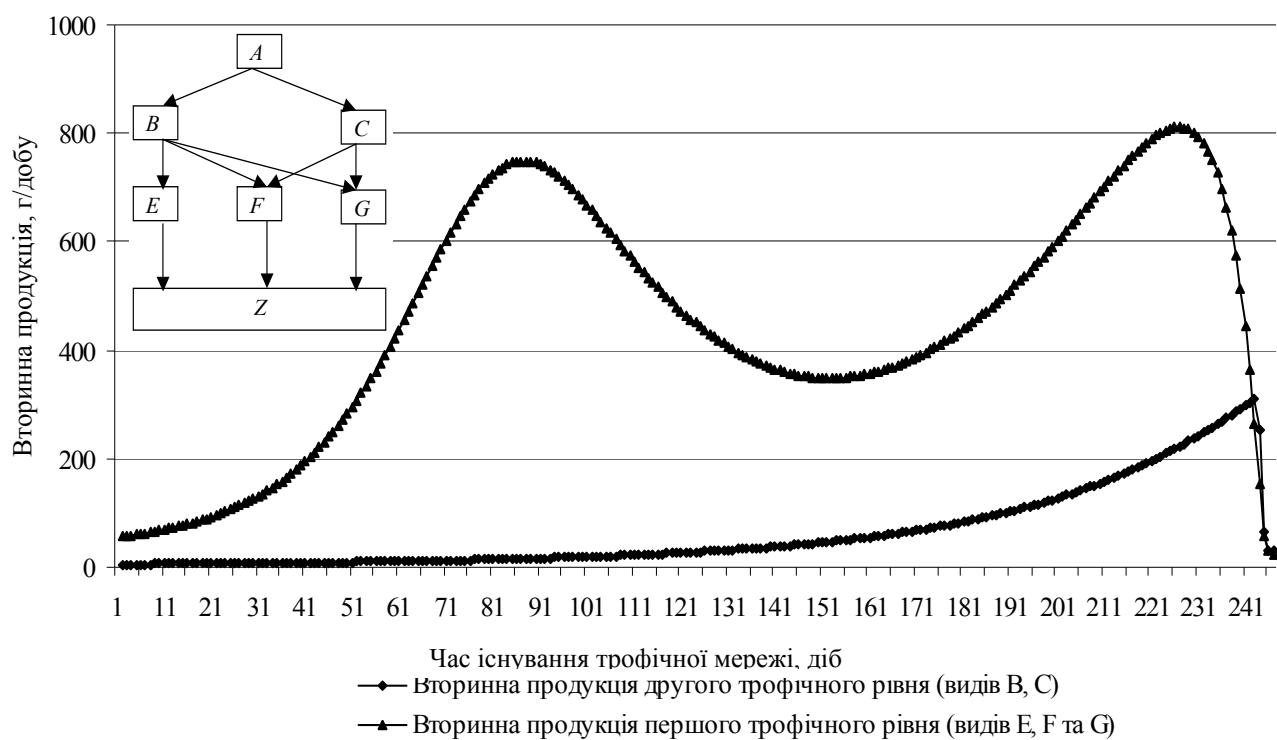


Рис. 4. Особливості динаміки вторинної продукції у трофічній мережі, яка складається із шести видів при оптимальних початкових параметрах

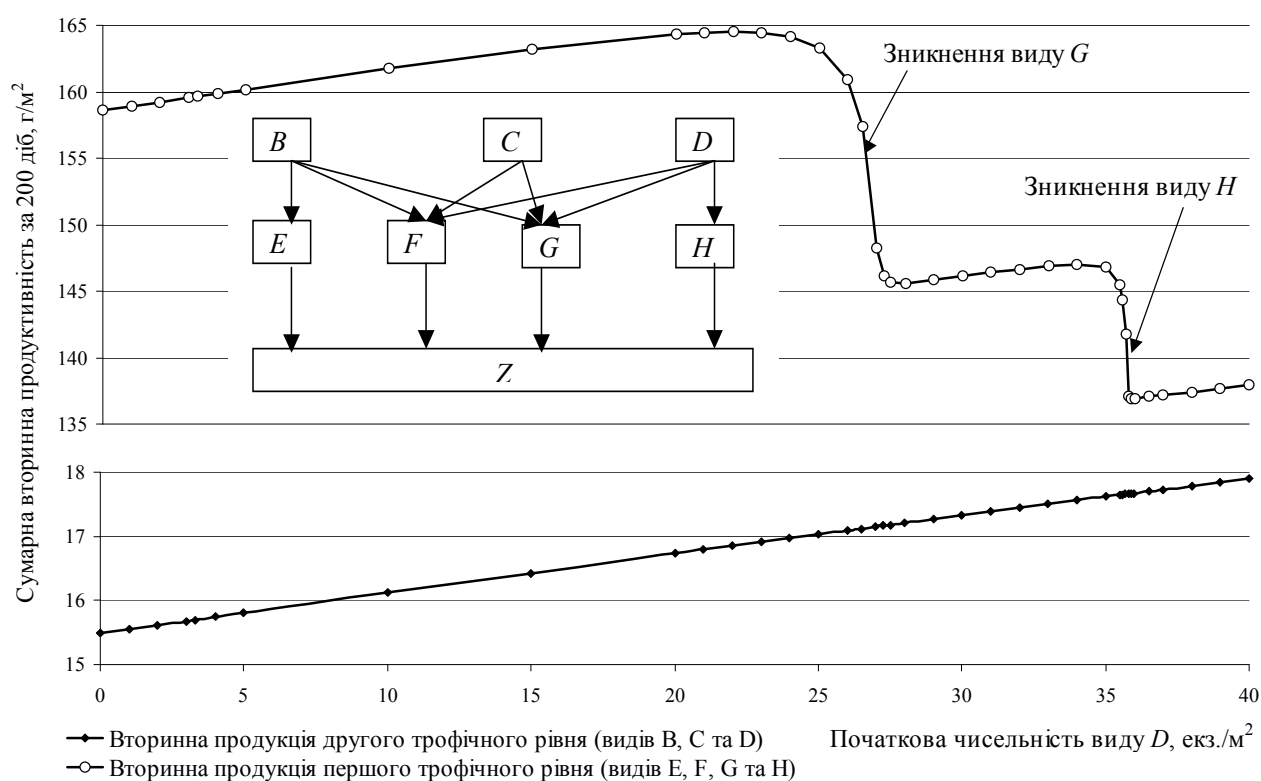


Рис. 5. Вплив початкової чисельності виду D на вторинну продуктивність трофічної мережі

Виникнення життєвих циклів, у яких вимоги виду до факторів середовища на окремих етапах індивідуального розвитку різні, є пристосуванням до зміни функціонування системи вищого рівня – трофічної мережі. Наявність двох незалежних ресурсів живлення для дорослих особин і личинкових стадій розвитку по-різному впливає на організми, які мають один, два або три періоди розмноження в онтогенезі. Суттєві зміни вікової структури популяції відбуваються під впливом співвідношення індивідуальної мінливості, темпів розмноження та кількості ресурсів живлення у поколінні, розташованому перед піком чисельності на хвилеподібній кривій динаміки популяції. При підвищенні індивідуальної мінливості особин унаслідок конкуренції за ресурси живлення збільшується тривалість існування популяції. Проведений аналіз літератури про поширеність метаморфозу у різних групах безхребетних тварин свідчить, що основний вплив на виникнення складних життєвих циклів у непаразитичних наземних видів здійснює час існування ресурсу живлення, який варіює для різних трофічних груп. Відсутність конкуренції між личинковими стадіями та дорослими організмами можлива при наявності надлишку трофічного ресурсу, нові порції якого надходять відносно рівномірно (підстилкові та ґрунтові сапрофаги, у яких найчастіше реєструється відсутність метаморфозу в онтогенезі). В умовах відсутності конкуренції між поколіннями, крім прямого розвитку, відмічається подовження термінів онтогенезу, максимальний ступінь накладання поколінь. Необхідність поділу життєвого циклу на фазу росту та стадію розмноження зростає при зменшенні часу доступності трофічного ресурсу та досягає максимуму в облігатних некрофагів і копрофагів, серед яких практично відсутні форми без метаморфозу.

БІОІНДИКАЦІЯ УМОВ СЕРЕДОВИЩА З ВИКОРИСТАННЯМ БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН ТА ЇХ ОХОРОНА

Можливості використання підстилкових безхребетних для індикації окремих градацій зволоження едафотопу лісових біогеоценозів степової зони. Для формулювання достовірних висновків про розподіл виду (таксономічної чи екологічної групи видів або значень будь-якої характеристики герпетобію) у градієнті фактора, що вивчається, необхідно одночасно провести збір безхребетних у декількох десятках біогеоценозів. Ще В. О. Барсовим (1982) відмічено, що “система градацій лісотипологічних факторів не тільки досить зручна для польових досліджень, а й ніби спеціально пристосована до вимог дисперсійного аналізу”. Для зменшення впливу елементарних ґрунтових процесів, які визначають чисельність мезофауни та накладають відбиток на розподіл видів за окремими гігротопами, необхідно виконувати одночасні збори на багатьох десятках пробних ділянок зі значною повторністю. У результаті аналізу розподілу домінантних таксономічних груп герпетобію встановлено, що їх чи-

сельність у окремих гігротобах достовірно не відрізняється у градієнті зволоження: відбувається закономірна зміна видів усередині більшості родин або рядів. Окремі види підстилкових безхребетних мають вузчі екологічні ніші відносно ступеня зволоження едафотопу, ніж екоморфи чи таксономічні групи високого рангу.

Оцінка індикаційних можливостей компонентів герпетобію методами компонентного аналізу. У підрозділі охарактеризовано методику виділення груп видів за величиною факторних навантажень. Показано зміни чисельності таких груп під впливом зміни складу фітоценозу та мінералізації ґрунтового розчину. Як показано А. В. Коросовим (1996, с. 90), «поділ (декомпозиція) об'єктів вихідної вибірки на частини (групи) дозволяє сконцентрувати увагу на структурі сукупності об'єктів відомого статусу ... факторні навантаження отримують інші значення, а раніше близькі об'єкти стають суттєво різними». У підрозділі описано процес аналізу із застосуванням декомпозиції вихідних даних. Для визначення екологічних характеристик домінантних видів використано дискримінантний аналіз, який дозволяє при попередньому визначенні типу біогеоценозу (інтенсивності або напрямку його антропогенної трансформації) обрахувати стандартизовані коефіцієнти для кожного з видів, зареєстрованих на модельних ділянках. Застосування дискримінантного аналізу дозволяє кількісно оцінити індикаторні властивості кожного таксону для визначення впливу різних факторів природного або антропогенного походження.

Метод топологічних спектрів у біологічній індикації умов середовища. Кожний із видів безхребетних характеризується визначеним діапазоном толерантності до дії будь-яких екологічних чинників. На основі розрахунку “спільної толерантності” (суми діапазонів витривалості усіх видів певної таксономічної групи) можна порівнювати різні біогеоценози між собою, прослідковувати у них сукцесійні зміни. У роботі наведено алгоритм розрахунку топологічних спектрів, приклади застосування цього методу для оцінки мінливості умов існування в лісових біогеоценозах степової зони України.

Охорона тваринного населення підстилки як елемент системи заходів зі збереження біологічного різноманіття. У підрозділі охарактеризовано поширення видів безхребетних тварин, занесених до Червоної книги України, запропоновано механізми щодо поліпшення стану лісових біогеоценозів у степовій зоні, надано характеристику стану екологічної мережі регіону. За матеріалами досліджень розроблено “Програму охорони навколишнього природного середовища Дніпропетровської області на 2006–2015 роки”, затверджену Дніпропетровською обласною радою.

Закономірності організації трофічних мереж і особливості зв'язків “герпетобій – підстилка” в умовах степових лісів. У підрозділі узагальнене сучасне розуміння механізмів підтримання рівноваги у герпетобії. Безхребетні тварини живуть у підстилці, живляться нею та утворюють її. Тваринне насе-

лення безпосередньо розкладає підстилку, трансформуючи середовище свого мешкання. Не менш важливий вплив безхребетних тварин на біологічний кругообіг у підстилковому горизонті через опосередковане стимулювання активності актиноміцетів, грибів і бактерій. Темпи розкладу підстилки, що визначаються через зміну опадо-підстилкового коефіцієнта, свідчать про наявність суттєвих відмінностей у кругообігу речовин різних типів лісу.

Потужність підстилки – середовища існування безхребетних тварин – визначається кількістю опаду, який утворюється щорічно і залежить від ступеня розвитку деревного ярусу, його таксономічної структури, складу організмів-деструкторів підстилки, мікрокліматичних умов на конкретній ділянці. Залежно від сезонної динаміки температури та зволоження підстилки відбувається горизонтальна міграція безхребетних – деструкторів підстилки, їх паразитів та хижаків. Випадіння значної кількості опадів або тривала посуха призводять до надмірної концентрації герпетобію на невеликих ділянках, придатних для існування, підвищення конкуренції та зменшення чисельності безхребетних. Чисельність і склад герпетобію також визначаються критичними періодами його розвитку – зимовим і ранньовесняним. Відсутність снігового покриву, затоплення підстилки весняною повінню, розвиток конвекційних заморозків у тальвегах балок спричиняють вибіркове зникнення певних таксономічних груп, нестійких до впливу даних факторів. Нерегулярний характер впливу критичних значень кліматичних факторів визначає динамічність складу герпетобію в кожному конкретному типі лісу.

Мозаїчність і динамічність структури герпетобію пояснюється існуванням слабо пов'язаних між собою факторів, що змінюються у просторі та часі (наприклад мікрокліматичні особливості та лісотипологічні умови). Склад герпетобію степових лісів детермінований у першу чергу зв'язками між окремими групами та набагато менше залежить від фітоценозу або властивостей едафотопу. Парцелярність, виражена у структурі рослинного покриву, проявляється також у розподілі тваринного населення підстилкового біогеогоризонту. Існує певний зв'язок між просторовим розподілом парцел фітоценозу та «парцел» герпетобію.

Підстилковий біогеогоризонт являє собою дифузну ієрархічну систему, склад якої визначається взаємовпливом між підсистемами (мертва органічна речовина, фітоценоз, зооценоз, мікробоценоз), елементами (наприклад, популяціями певних видів фітофагів, сапрофагів або зоофагів) у визначених просторово-часових умовах (вплив кліматичних, антропогенних та інших факторів). Наявність контурів зворотного зв'язку в даній системі дозволяє існувати певним стаціонарним станам у структурі герпетобію.

Зміна значень одного із зовнішніх факторів викликає трансформацію угруповань – перехід системи через біфуркаційну точку до нового стаціонарного стану. Ступінь вираженості таких стаціонарних станів у герпетобії – дискусійне питання. У певних умовах дана система – випадковий набір біологічних

об'єктів; вона може характеризуватися як дифузна система. В інших умовах і на інших рівнях організації герпетобій проявляє властивості детермінованої системи з обмеженою кількістю стаціонарних станів. Дослідження герпетобію як системи на сучасному рівні розвитку ґрунтової екології дозволяють виявити загальні закономірності формування дифузних систем.

ВИСНОВКИ

1. Лісова підстилка як структурний елемент біогеоценозу концентрує трофічні та топічні зв'язки більшості компонентів консорцій лісових автотрофів. Підстилкова фауна степових лісів у цілому багатша та різноманітніша за рахунок конкуренції між сільвантами та видами, характерними для зональної степової рослинності. У південній підзоні Степу фауна підстилки різко збіднюється через спрощення просторової структури лісового біогеоценозу, майже повне заміщення типово лісових еврибіонтними видами.

2. У результаті моделювання популяції *Rossiulus kessleri* Lohm. встановлено, що протягом першої половини сезону більшу частину популяції складають двота трирічні особини. Улітку та восени значну роль у розкладанні підстилки виконують особини молодших вікових груп. Роль чотири- та п'ятирічних особин диплопод у розкладанні рослинного опаду незначна.

3. На верхніх щаблях трофічної піраміди у герпетобії степових лісів міжвидова конкуренція проявляється не так інтенсивно, як на нижніх. Серед підстилкових зоофагів вищих порядків, в умовах природних лісових біогеоценозів, представлених видами роду *Carabus*, пряма трофічна конкуренція відсутня.

4. На ділянках із високою чисельністю Formicidae кількість видів Aganeі та Carabidae достовірно нижча. Менше зниження чисельності спостерігається у Forficulidae і Histeridae. Інші групи підстилкових зоофагів не чутливі до підвищення чисельності Formicidae. В умовах підвищеної щільності мурах збільшується чисельність Diploroda та Lygaeidae. Більшість видів турунів значно знижує чисельність в умовах високої щільності мурах (виняток – *Amara similata* (Gyll.), *Carabus marginalis* F. і *Harpalus rufipes* (Deg.)).

5. У результаті досліджень запропоновано створення функціонально-розмірних схем системи трофоконсортивних зв'язків мезофауни підстилкового біогеогоризонту.

6. На більшості пробних ділянок у заплавах і пристінних лісах лісостепової зони зустрічаються 40–50 видів підстилкових безхребетних тварин. Сумарна чисельність безхребетних зазнає суттєвих коливань. Індекси видового різноманіття характеризуються високими значеннями. Вирівняність розмірно-вагової структури свідчить про насиченість і стабільність трофічної мережі на обстежених пробних ділянках, відсутність значного антропогенного навантаження.

7. Герпетобій лісових біогеоценозів острова Хортиця характеризується домінуванням сапрофагів середньої розмірної ланки, представлених двома видами ізопод (більше 70 % за чисельністю). На більшості пробних ділянок поширені 60–70 видів безхребетних тварин – переважно сапрофагів і зоофагів. На частині обстежених пробних ділянок зареєстрований занесений до Червоної книги України *Carabus hungaricus scythus* Motsch.

8. Розбіжності у складі герпетобію між подібними типами лісу степової та лісостепової зони незначні. Як приклад можна навести вільшаники, осичники, липові діброви, бори, де, як і в більшості біогеоценозів лісової зони, у ґрунті не виражені процеси засолення. Видовий склад інших типів лісу (берестові, ясеневі, частина липово-ясеневих дібров) значно багатші у степовій зоні, тому що тут герпетобій збагачується елементами середземноморської фауни, зростає частка галофільних і лучних видів.

9. У лісових біогеоценозах двох кліматичних зон знаходить свій прояв принцип зональної зміни стацій. Мезофільні підстилкові види лісової зони поведуться (завдяки наявності сухого літнього періоду) як гігрофіли або навіть ультрагігрофіли у степовій зоні. Завдяки наявності екотонних ефектів у лісосмугах і байрачних лісах степової зони підвищується частка степових і еврибіонтних видів.

10. У процесі формування дібровних комплексів на річкових піскових наносах спостерігається закономірна зміна властивостей підстилкового та ґрунтового біогеогоризонтів, у тому числі і під впливом герпетобію. На першому етапі ґрунтоутворення спостерігається домінування зоофагів, які поступово заміщуються сапрофагами. На другому–п'ятому етапах первинної сукцесії зареєстроване підвищення різноманіття підстилкової мезофауни, зникають домінантні види.

11. Ординація угруповань безхребетних тварин, безпосередньо пов'язаних із ґрунтом, показала значно вищий рівень невизначеності у структурі зооценозу підстилкового горизонту порівняно з фітоценозом. Внутрішні зв'язки між підсистемами герпетобію відіграють вирішальне значення при формуванні його структури. Крім цього, великий вплив на склад герпетобію здійснює зволоження, потужність підстилкового горизонту та механічний склад ґрунту.

12. Автомобільний транспорт в умовах степової зони суттєво впливає на структуру угруповань наґрунтових безхребетних. Основні зміни видового складу герпетобію відбуваються на межі штучного лісового насадження та придорожньої смуги, що підтверджує необхідність розширення штучних лісових масивів у межах степової зони як ефективних бар'єрів для техногенних чинників.

13. Під дією підтоплення лісових біогеоценозів шахтними водами Західного Донбасу спостерігається зменшення кількості видів та індексів видового різноманіття герпетобію, зміни таксономічної та функціональної структур герпетобію. У досліджених типах лісу домінантна трофічна група (65 %) – сапрофаги: Juliformia, Isopoda, Silphidae. Спостерігається різке зменшення чисельності мурах порівняно з еталонними пробними ділянками, руйнування ценотичної

структури герпетобію (поширення гігрофільних, галофільних, степових і еврибіонтних видів, частка сільвантів зменшується).

14. На вершині трофічної мережі порівняно з розташованими нижче трофічними рівнями темпи розмноження зменшуються, наближаючись до нуля. Зі збільшенням кількості рівнів у трофічній мережі біомаса видів, що перебувають на проміжних рівнях, зростає. Полігональність, характерна для більшості трофічних мереж у герпетобії, забезпечується присутністю у системі поліфагів. При стабільних зовнішніх умовах термін існування трофічної мережі менший тривалості її існування в умовах зміни факторів середовища.

15. Домінантні види турунів без урахування складу усїєї карабїдофауни не завжди можуть служити індикаторною групою при визначенні типу амфіценозу. Використання факторного та дискримінантного аналізу дозволило визначити відношення окремих видів до мінералізації ґрунтового розчину, ступеня розвитку підстилкового горизонту, механічного складу ґрунту, складу фітоценозу.

16. Розроблений метод топологічних спектрів відрізняється від більшості інших методів біоіндикації тим, що для характеристики умов середовища використовуються не окремі види з невеликою шириною екологічної ніші відносно фактора, яким присвоюється статус «індикаторних», а всі види певної таксономічної групи. Якщо на пробній площі переважають види, які витримують незначні коливання певного фактора, – багаторічна мінливість умов середовища незначна.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ЩОДО ОПТИМІЗАЦІЇ ГЕРПЕТОБІЮ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

У зв'язку із запланованим збільшенням площі лісових насаджень України на 2,5 млн. га за результатами досліджень розроблено практичні рекомендації щодо оптимізації герпетобію як складової частини біогеоценозу та заходи з підвищення стійкості захисних лісів степової зони.

1. Для попередження масового розмноження фітофагів необхідне підтримання на достатньому рівні чисельності зоофагів, переважна більшість яких населяє підстилковий біогеогоризонт. Для збільшення чисельності підстилкових зоофагів необхідна оптимізація ступеня зволоження листяного опаду, дотримання зімкнутості крон дерев на рівні 85–95 %, тобто створення лісових насаджень тіньової структури.

2. Чисельність зоофагів зменшується під час механічного руйнування опалого листя (рекреаційне навантаження, випасання худоби, прибирання опалого листя у міських умовах). Для підтримання оптимального видового складу та чисельності зоофагів необхідне впровадження системи заходів з інвентаризації ступеня збереження підстилкового біогеогоризонту в умовах природних і шту-

чних лісових біогеоценозів, посилення контролю за неприпустимістю спалювання підстилки, особливо навесні та восени.

3. Чисельність зоофагів нижча на ділянках, де створені штучні лісові насадження не відповідають екологічним умовам місцеперебування. Для оптимізації трофічної та таксономічної структури герпетобію необхідне приведення у відповідність типу штучних лісових біогеоценозів до властивостей едафотопу та мікрокліматичних умов, проведення усіх лісогосподарських заходів за типологією природних лісів і штучних лісових насаджень О. Л. Бельгарда.

4. Для швидкого розселення популяцій зоофагів, значна частина яких не може літати, а переміщується лише по поверхні ґрунту, необхідне створення безперервної мережі штучних лісових насаджень, які б поєднували природні лісові масиви в умовах степової зони в єдину систему. Для цього необхідно впроваджувати національну та регіональні програми екологічної мережі, що сприятиме збільшенню площі об'єктів природно-заповідного фонду, на яких відбуватиметься відтворення популяцій рідкісних і зникаючих видів герпетобіонтів.

5. Для підтримання різноманіття корисних для лісового та сільського господарства видів зоофагів необхідне підвищення мозаїчності рослинного покриву у площинних лісових насадженнях. Наявність різних деревних і чагарникових порід у складі таких насаджень дозволить зберегтись частині популяції під час сильних літніх посух, зимових морозів або інших різких змін погодних умов.

6. Для підтримання різноманіття корисних видів паразитичних двокрилих і перетинчастокрилих комах необхідне створення “рослинного конвеєра” з постійно квітучих рослин для приваблення та додаткового живлення природних ентомофагів. На ділянках площадних лісових насаджень необхідно контролювати та підвищувати ступінь збереження різноманіття трав'яних рослин на галявинах і узліссях, підвищувати кількість видів рослин-нектароносів, особливо ранньовесняних.

7. Важливу роль у підтриманні різноманіття зоофагів відіграє збереження та відновлення лісових біогеоценозів водоохоронних зон. Саме у гігрофільних і мезогігрофільних типах лісу (вільшаники, осичники, березово-осикові колки, сіролозняки, мезогігрофільні типи дібров) в умовах степової зони сконцентроване видове різноманіття рідкісних і корисних видів безхребетних тварин.

8. Для оптимізації лісових біогеоценозів міст, збагачення їх біологічного різноманіття необхідна інтродукція безхребетних тварин, елементів фітоценозу та мікробоценозу, характерних для природних біогеоценозів аналогічних умов існування, зменшення впливу людини на лісову підстилку.

ПЕРЕЛІК ОСНОВНИХ НАУКОВИХ ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. *Михеев А. В., Бригадиренко В. В.* Роль беспозвоночных животных в питании лесной куницы (*Martes martes* L.) в лесных экосистемах степной зоны Украины // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д.: ДНУ, 2000. – С. 109–115. (*Особистий внесок – 50 %: визначення залишків безхребетних тварин у раціоні куниці та місцях її перебування, аналіз фауністичних даних, підготовка рукопису*).
2. *Бригадиренко В. В.* Природоохранный классификация жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Украины // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия биологическая. – 2001. – Т. 14, № 2. – С. 12–16.
3. *Бригадиренко В. В., Кабар А. Н.* Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) как компонент герпетобия ботанического сада Днепропетровского национального университета // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д.: ДНУ, 2002. – Вип. 6. – С. 134–140. (*Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, визначення зібраного матеріалу, аналіз даних, підготовка рукопису публікації*).
4. *Бригадиренко В. В.* Использование компонентного анализа в изучении сообществ гигрофильных видов жуужелиц (Coleoptera: Carabidae) // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2002. – Т. 10, вып. 1–2. – С. 124–129.
5. Про необхідність створення регіонального ландшафтного парку «Приінгульський» / *Б. О. Барановський, В. В. Бригадиренко, В. В. Дем'янов, Н. І. Загубіженко, Т. В. Миколайчук, М. Ю. Молчанов, В. В. Тарасов, П. Т. Чегорка* // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Вип. 10, т. 2. – Д.: ДНУ, 2002. – С. 155–165. (*Особистий внесок – 12 %: збір безхребетних тварин, їх визначення та аналіз фауни, підготовка публікації*).
6. *Бригадиренко В. В.* Использование топологических спектров в зоологической диагностике почв на примере семейства жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Экология и ноосферология. – 2003. – Т. 13, № 1–2. – С. 119–130.
7. *Бригадиренко В. В.* Фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Днепропетровской области // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Вып. 3. – Донецк: ДонНУ, 2003. – С. 78–88.
8. *Бригадиренко В. В.* Первая находка *Leistus terminatus* и *Eraphius secalis* (Coleoptera, Carabidae) в степной зоне Украины // Вестник зоологии. – 2003. – Т. 37, № 2. – С. 96.
9. *Бригадиренко В. В., Пархоменко А. В.* Экологические взаимосвязи и распределение мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) пойменных и аренных экосистем Самарского бора // Питання степового лісознавства. – Д.: ДНУ, 2003. –

- С. 176–185. (*Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, збір матеріалу, аналіз отриманих даних, підготовка статті*).
10. Цветкова Н. Н., Бригадиренко В. В. Роль герпетобионтной мезофауны в трансформации органического вещества подстилки пойменных и аренных лесов степной зоны // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2003. – Вип. 8, № 2. – С. 135–151. (*Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, аналіз отриманих даних, підготовка статті*).
 11. Якуба М. С., Похиленко А. П., Бригадиренко В. В. Вплив *Rossiulus kessleri* (Diplopoda) на розкладання підстилки у байрачних екосистемах Присамар'я Дніпровського // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2003. – Вип. 8, № 1. – С. 41–47. (*Особистий внесок – 33 %: планування досліджень, визначення зібраного матеріалу, аналіз даних*).
 12. Бригадиренко В. В., Черниш О. С. Вплив автомагістралі на окремі компоненти герпетобію штучних лісонасаджень Дніпропетровської області // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Д.: ДНУ, 2003. – Вип. 11, т. 1. – С. 76–84. (*Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, визначення зібраного матеріалу, аналіз даних, підготовка рукопису*).
 13. Бригадиренко В. В., Черниш О. С. Зміни загальних характеристик та трофічної структури герпетобію ясенево-білоакацієвих насаджень степової зони України під впливом автомагістралі // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д.: ДНУ, 2004. – Вип. 8 (33). – С. 194–204. (*Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, визначення і аналіз даних, підготовка публікації до друку*).
 14. Бригадиренко В. В. Закономерности распределения подстилочных беспозвоночных степных экосистем центрального степного Приднепровья // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Вип. 12, т. 1. – Д.: ДНУ, 2004. – С. 13–18.
 15. Бригадиренко В. В. Воздействие условий среды на состав животного населения подстилки и фитоценоз лесных экосистем степной зоны Украины // Лісівництво і агролісомеліорація. – Вип. 106. – Харків: УкрНДІ лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького, 2004. – С. 77–83.
 16. Бригадиренко В. В. Использование имитационного моделирования при изучении популяций *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae) // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Вип. 12, т. 2. – Д.: ДНУ, 2004. – С. 15–22.
 17. Бригадиренко В. В. Имитационное моделирование популяций при исследовании разнообразия энтомофауны // Екологія та ноосферологія. – 2005. – Т. 16, № 1–2. – С. 89–100.
 18. Бригадиренко В. В. Исследование функционирования трофических сетей методами имитационного моделирования // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Вип. 13, т. 2. – Д.: ДНУ, 2005. – С. 24–38.

19. Бригадиренко В. В. Экологические аспекты взаимодействия муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с подстилочными беспозвоночными в условиях степных лесов // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д.: ДНУ, 2005. – Вип. 9 (34). – С. 181–192.
20. Бригадиренко В. В., Слинко В. О. Система трофоконсортивных зв'язків підстилкових безхребетних заплавної діброви степової зони України // Науковий вісник Чернівецького університету. – Вип. 257. Біологія. – 2005. – С. 42–50. (Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, визначення та аналіз матеріалів, підготовка рукопису публікації).
21. Лоза І. М., Бригадиренко В. В. Еколого-біологічна характеристика герпетобію та рослинного покриву осиково-березових колків // Вісник Харківського національного аграрного університету. Біологія. – 2005. – Вип. 1 (6). – С. 125–130. (Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, збирання, визначення та аналіз матеріалів, підготовка публікації).
22. Пахомов О. Є., Бригадиренко В. В. Концепція системи заходів з охорони навколишнього природного середовища Дніпропетровської області на 2005–2015 роки // Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія. Екологія. – Вип. 13, т. 1. – Д.: ДНУ, 2005. – С. 211–224. (Особистий внесок – 50 %: аналіз відомостей про стан навколишнього середовища Дніпропетровської області, підготовка проекту регіональної програми).
23. Бригадиренко В. В. Конкуренція серед зоофагів із широким спектром живлення: дослідження на прикладі роду *Carabus* // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Вип. 14, т. 2. – Д.: ДНУ, 2006. – С. 25–30.
24. Бригадиренко В. В. Возможности использования напочвенных беспозвоночных для индикации градаций увлажнения эдафотопы в лесных экосистемах // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Вип. 14, т. 1. – Д.: ДНУ, 2006. – С. 21–26.
25. Бригадиренко В. В., Корольов О. В. Особливості спектра живлення *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) у лабораторних умовах // Вісник Білоцерківського державного аграрного університету. – 2006. – Т. 9. – С. 78–85. (Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, визначення безхребетних тварин, аналіз спектра живлення, написання статті).
26. Бригадиренко В. В., Соловйов С. В. Вплив первинного ґрунтоутворення у заплавної лісах Дніпровсько-Орільського природного заповідника на структуру герпетобію // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗНУ, 2007. – Вип. 12, № 1. – С. 34–46. (Особистий внесок – 50 %: визначення фауністичного матеріалу, аналіз даних, підготовка рукопису до публікації).
27. Лоза І. М., Бригадиренко В. В. Роль осиково-березових колків у збереженні різноманіття ґрунтів і безхребетних тварин степової зони України // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Вип. 15, т. 1. – Д.:

- ДНУ, 2007. – С. 87–90. (*Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, визначення фауністичного матеріалу, аналіз даних, підготовка рукопису*).
28. Фали Л. І., Бригадиренко В. В. Морфологічна мінливість особин у популяції *Philonthus decorus* (Coleoptera, Staphylinidae) // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2007. – Вип. 20. – С. 66–71.
 29. Бригадиренко В. В. Статика піраміди біомас або динаміка видового різноманіття? // Екологічний вісник. – 2005. – № 1. – С. 5–7.
 30. Бригадиренко В. В. Основи систематики комах: Навч. посібн. – Д.: РВВ ДНУ, 2003. – 204 с.
 31. Бригадиренко В. В. Влияние подтопления шахтными водами на фауну жужелиц (Coleoptera, Carabidae) третьей солонцово-солончаковой террасы Западного Донбасса // Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах. Тез. I Междунар. конф. – Д.: ДНУ, 2001. – С. 61–63.
 32. Бригадиренко В. В. Редкие жужелицы трибы Callistini (Coleoptera, Carabidae) Степного Приднепровья // Биосфера и человек. Матер. Междунар. конф. – Майкоп, 2001. – С. 138–140.
 33. Бригадиренко В. В. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как компонент герпетобия пойменных липовых и бересто-ясеневых дубрав степной зоны Украины // Відновлення порушених природних екосистем. Матер. I Міжнар. конф. – Донецьк: Лебідь, 2001. – С. 40–45.
 34. Бригадиренко В. В. Распределение жужелиц трибы Pogonini (Coleoptera, Carabidae) в различных растительных ассоциациях солончаковых экосистем Днепропетровской области // Проблеми сучасної екології. Тези Міжнар. конф. – Запоріжжя, 2002. – С. 37–38.
 35. Бригадиренко В. В. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как индикаторы различных типов пойменных дубрав степной зоны Украины // Проблеми ґрунтової зоології. Матеріали III (XIII) Всеросійського совещання по ґрунтової зоології. – М.: КМК, 2002. – С. 32–33.
 36. Бригадиренко В. В. Виртуальная коллекция изображений насекомых Украины // Информационные системы по биоразнообразию видов и экосистем. Матер. Междунар. симпоз. – С.-Пб.: Зоологический институт РАН, 2003. – С. 38–39.
 37. Бригадиренко В. В. Пространственно-функционально-разметные модели в изучении сообществ почвенных и наземных беспозвоночных // Тези VI з'їзду Українського ентомологічного товариства. – Біла Церква, 2003. – С. 15–16.
 38. Бригадиренко В. В. Применение метода топологических спектров в зоологической диагностике почв // Чтения памяти А. А. Браунера. Матер. III Междунар. конф. – Одесса: Астропринт, 2003. – С. 147–149.

39. Бригадиренко В. В., Колісник В. В. Особливості структури герпетобію урочища “Римський ліс” // Римський ліс. – Д.: Орлан, 2004. – С. 35–38. (Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, визначення матеріалу, аналіз даних, написання рукопису).
40. Бригадиренко В. В. Закономірності формування комплексів підстилкових безхребетних заплавлених лісових екосистем Самари Дніпровської // Природничі науки на межі століть. Матер. науково-практ. конф. – Ніжин: НДПУ, 2004. – С. 14–15.
41. Brigadirenko V. V. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in forest ecosystems of steppe zone of Ukraine // Abstracts of the XIX International Congress of Zoology. – China, Beijing, 2004. – P. 472.
42. Бригадиренко В. В. Индикация режимных характеристик увлажнения лесных экосистем степной зоны // Экология и биология почв. Матер. Междунар. конф. – Ростов-на-Дону: ЦВВР, 2004. – С. 31–33.
43. Бригадиренко В. В. Использование дискриминантного анализа для определения индикаторной ценности вида в зоологической диагностике почв // Сибирская зоологическая конференция. – Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2004. – С. 22–23.
44. Бригадиренко В. В. Возможности использования доминантных видов беспозвоночных животных для оценки свойств эдафотопов // Актуальные проблемы биологии, медицины и экологии. – Т. 3, № 3. – Томск: СГМУ, 2004. – С. 405–406.
45. Бригадиренко В. В. Обзор энтомофауны заказника «Плавни Новая Одесса» (Николаевская обл.) // Человек и животные. Матер. II Междунар. конф. – Астрахань: Астраханский университет, 2004. – С. 52–54.
46. Бригадиренко В. В. Роль системных ограничений размеров тела и скорости увеличения численности популяции в функционировании консорциев // Наука и образование. Матер. V Междунар. конф. – Белово: Кемеровский государственный университет, 2004. – С. 368–370.
47. Loza I. M., Brigadirenko V. V. Opportunity of using soil invertebrates for gradations indication of humidification edaphotopes in sandy forest ecosystems // Biodiversity and role of zoocenosis in natural and anthropogenic ecosystems. Extended Abstracts of III Intern. conf. – D.: DNU, 2005. – P. 198–200. (Особистий внесок – 50 %: планування досліджень, збір та визначення матеріалу, аналіз отриманих даних, написання рукопису).
48. Бригадиренко В. В. Планирование экспериментов при изучении спектров питания почвенных беспозвоночных // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв. Матер. IV (XIV) Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – Тюмень, 2005. – С. 50–51.

49. *Бригадиренко В. В.* Географические особенности формирования подстилочной фауны лесных экосистем степной и лесной зон // Экология и биология почв. Матер. Междунар. конф. – Ростов-на-Дону: ЦВВР, 2005. – С. 34–35.
50. *Бригадиренко В. В.* Особенности связей герпетобий – подстилка в условиях степных лесов // Роль экологического пространства в обеспечении функционирования живых систем. – Елец, 2005. – С. 10–12.
51. *Бригадиренко В. В.* Связи животного населения подстилки с различными биогеогеогоризонтами лесов степной зоны // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны. – Курск: Центрально-Черноземный государственный заповедник, 2005. – С. 286–288.
52. *Бригадиренко В. В.* Екологічні особливості герпетобію ольсів степової зони України // Типологія лісів степової зони, їх біорізноманіття та охорона. – Д.: ДНУ, 2005. – С. 156–157.
53. *Бригадиренко В. В.* К фауне охраняемых насекомых Днепропетровской области // Рідкісні та зникаючі види комах і концепції Червоної книги України. – К.: УЕТ, 2005. – С. 6–8.
54. *Бригадиренко В. В.* Використання методів імітаційного моделювання при вивченні впливу популяцій безхребетних тварин на навколишнє середовище // Загальна і прикладна ентомологія в Україні. Тези конф., присвяч. пам'яті В. Г. Доліна. – Львів, 2005. – С. 46–47.
55. *Бригадиренко В. В.* Исследование трофических сетей с использованием имитационного моделирования // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Матер. III Междунар. конф. – Д.: Изд-во ДНУ, 2005. – С. 112–113.
56. *Бригадиренко В. В.* Влияние сомкнутости древесного яруса лесных экосистем степной зоны на численность жужелиц (Coleoptera: Carabidae) // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Матер. III Междунар. конф. – Д.: Изд-во ДНУ, 2005. – С. 242–243.
57. *Бригадиренко В. В.* Оптимізація фауни безхребетних тварин різних біогеогеогоризонтів в умовах міських екосистем // Екологічні дослідження у промислових регіонах України. Матер. Всеукраїнської конф. – Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – С. 93–95.

***Бригадиренко В. В.* Екологічні особливості формування комплексів підстилкових безхребетних лісових біогеоценозів степової зони України. – Рукопис.**

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. Дніпропетровський національний університет, Дніпропетровськ, 2007.

Досліджено особливості формування комплексів безхребетних тварин підстилкового біогеогоризонту в умовах різних типів природних і штучних лісових біогеоценозів степової зони України, проведено порівняння герпетобію із зональними степовими, наволоводними та урбанізованими екосистемами. Створено моделі трофічних мереж, що складаються з двох і трьох трофічних рівнів. Розроблено алгоритм перенесення трофічного навантаження для поліфагів за умов нестачі кормових ресурсів. Досліджено вплив трофічної спеціалізації поліфагів на стабілізацію структури трофічної мережі. Розроблено метод топологічних спектрів для зоологічної діагностики природних і антропогенно трансформованих екосистем. Проведено моделювання впливу на трофічний ресурс популяцій сапрофагів і фітофагів із генераціями, що накладаються. Оцінено вплив антропогенних чинників на герпетобій лісових біогеоценозів степової зони України. Проаналізовано розподіл безхребетних тварин за типами степових лісів. Із використанням факторного та дискримінантного аналізу виявлено закономірності утворення багатовидових комплексів підстилкових безхребетних тварин у різних типах біогеоценозів степової зони України, оцінено взаємовплив різних компонентів герпетобію. Розроблено рекомендації щодо оптимізації герпетобію як складової системи підвищення стійкості лісових біогеоценозів в умовах географічної невідповідності умовам існування.

Ключові слова: підстилкова фауна, степова зона України, лісові біогеоценози, трофічна структура герпетобію, імітаційне моделювання, біологічна індикація, антропогенна трансформація екосистем, біологічне різноманіття.

Бригадиренко В. В. Экологические особенности формирования комплексов подстилочных беспозвоночных лесных биогеоценозов степной зоны Украины. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.16 – экология. Днепропетровский национальный университет, Днепропетровск, 2007.

Исследованы особенности формирования комплексов беспозвоночных животных подстилочного биогеогоризонта в условиях разных типов естественных и искусственных лесных биогеоценозов степной зоны Украины, проведено сравнение герпетобия с зональными степными, околводными и урбанизированными экосистемами. Созданы модели трофических сетей, состоящие из двух и трех трофических уровней. Разработан алгоритм перенесения трофической нагрузки для полифагов в условиях недостатка кормовых ресурсов. Исследовано влияние трофической специализации полифагов на стабилизацию структуры трофической сети. Разработан метод топологических спектров для зоологической диагностики естественных и антропогенно трансформированных экосистем. Проведено моделирование влияния на пищевой ресурс популяций сапро-

фагов и фитофагов с налагающимися поколениями. Оценено воздействие антропогенных факторов на комплексы околородных и искусственных лесных биогеоценозов степной зоны Украины. Проанализировано распределение беспозвоночных животных по различным типам степных лесов. С использованием факторного и дискриминантного анализа выявлены закономерности формирования многовидовых комплексов подстилочных беспозвоночных животных в различных типах биогеоценозов степной зоны Украины, оценено взаимовлияние различных компонентов герпетобия. Разработаны рекомендации по оптимизации герпетобия как составной части системы повышения стойкости лесных биогеоценозов в условиях географического несоответствия условиям существования.

Ключевые слова: подстилочная фауна, степная зона Украины, лесные биогеоценозы, трофическая структура герпетобия, имитационное моделирование, биологическая индикация, антропогенная трансформация экосистем, биологическое разнообразие.

Brygadyrenko V. V. Ecological patterns of forming litter invertebrate fauna in forest ecosystems of steppe zone of Ukraine. – Manuscript.

Thesis for a doctor's degree of biological sciences by speciality 03.00.16 – ecology. Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, 2007.

Forest ecosystems and its leaf-litter were investigated under conditions of steppe zone. As O. L. Bel'gard noticed, forest ecosystems of steppe zone are in discrepancy with geographical and ecological conditions. Forest litter is a regulative centre, which concentrate trophic and topical links. Litter fauna of steppe forests is more rich and diverse because of the competition among different steppe and forest species. In south part of the steppe zone the litter fauna is poor by the reason of spatial structure simplification of forest ecosystems.

Based on collected data we designed the mathematical model, which pointed out the influence of zoophage and saprophage complex on feeding resources. Among litter zoophages of high levels (for example, genus *Carabus*) direct trophic competition is absent. Low number of such species in artificial forests is caused by intensive anthropogenic influence and food base destroying. Feeding spectrum of *Pterostichus melanarius* (Ill.) and *Harpalus rufipes* (Deg.) was analyzed in situ.

It was defined, that Formicidae is one of the dominant zoophage groups, which plays a significant role in litter transforming in flood and ravine steppe forests. The number of Aranea, Carabidae, are under the strong influence of ants. The influence on Forficulidae and Histeridae is weaker. With the increase of the ants' number the amount of leaf-litter saprophages and phytophages decrease but Diplopoda and Lygaeidae increase its number. Among Carabidae's species *Amara similata* (Gyll.), *Carabus marginalis* F. and *Harpalus rufipes* (Deg.) do not affect by Formici-

dae. The same results we have for leaf-litter complexes of both steppe and artificial forest ecosystems.

Differences between studied parameters in the same forest types of steppe and forest-steppe zones are insignificant. It means that leaf-litter invertebrates form monocoenotic assemblages (for example, in alder and black poplar forests, pineries and linden oakeries). Species diversity in other steppe forests (elm, ash, and linden-ash oakeries) is more affluent because of enrichment by mediterranean, halophilic and pratal species.

In the process of succession from river sand drifts to oakery ecosystems the natural changes of litter and soil biogeohorizons are observed. Zoophages dominate in the first stage of soil forming, than gradual predominance of saprophages is defined. In the second-fifth ones of initial succession the increase of litter mesofauna diversity is recorded. The augment of autoregulation mechanisms in this stages renders the superdominance impossible. Aligned weight structure of the litter mesofauna is formed in the forth and fifth stages of the succession.

Modern multivariate statistical analysis of botanical descriptions has proved the objectivity of O. L. Bel'gard's typology of steppe forests. Inner connections between herpetobium subsystems play a crucial role in formation of its structure. Besides, humidification regime, litter strength and texture of soil are of great importance in herpetobium composition forming.

Autotransport is one of the main factors influencing the litter invertebrate structure. In artificial forests Carabidae and Formicidae number veritably increases while Gastropoda and Collembola amount decreases at a particular distance from motorways. Main changes in litter species structure happen at the border of wayside and artificial forest stands. It confirms the necessity of enlarging artificial forests as effective barriers from technogenic factors.

As the result of mining activity in the Western Donetsk Basin both species number and biodiversity index decrease. Taxonomic and functional structure changes significantly: dominant trophic group is saprophages (65 %) – Juliformia, Isopoda, Silphidae. Sharp decrease of Formicidae number and destruction of the coenosis structure are observed.

For stability of a food web structure predator's size should correlate with prey's size. Predator's size enlargement is connected with decreasing of its reproduction rate. On the top of food web the pace of reproduction decreases. When the amount of trophic levels increases the species biomass at the intermediate levels also increases. Presence of polyphagous species allows supporting the sustainability of an ecosystem. The food web lifetime under unstable environmental conditions is longer than under stable ones. This phenomenon is connected with different directions of factors' effects on particular species – food web constituents. Development of life cycles with different stages of dissimilar requirements is a specific adaptation to changes in food web functioning.

It is found that analysis of all carabid beetle species but not only predominant ones can indicate the ecosystems in transition phases of succession. Discrimination of four types of periaquatic seral ecosystems in a steppe zone was confirmed with factor and discriminant analyses. Relation of particular species to the most important environmental factors (soil mineralization, litter development stage, texture of soil, phytocoenosis composition) is defined. Elaborated method of topological spectra allows to determine the humidity gradient of different plots.

Key words: litter fauna, steppe zone of Ukraine, forest ecosystems, trophic structure of litter fauna, simulation, bioindication, anthropogenic transformation of ecosystems, biodiversity.

Підписано до друку 02.08.2007 р. Формат 60x90^{1/16}
Папір друкарський. Друк плоский. Гарнітура Times New Roman.
Ум. друк. арк. 1,9. Тираж 100 прим. Замовлення № 815.

Друкарня ДНУ, 49050, м. Дніпропетровськ, вул. Козакова, 4б.
