

О. Л. Пономаренко

Дніпропетровський національний університет

## РОЗВИТОК КОНСОРТИВНИХ ЗВ'ЯЗКІВ ПТАХІВ В ІНДИВІДУАЛЬНИХ КОНСОРЦІЯХ ДУБА ЗВИЧАЙНОГО (*QUERCUS ROBUR L.*) ПРОТЯГОМ ЙОГО РОЗВИТКУ

Досліджена динаміка розвитку системи консортивних зв'язків птахів з дубом звичайним у липово-ясеневих дібровах Присамар'я. Виявлені особливості розвитку системи консортивних зв'язків птахів протягом онтогенезу дуба звичайного.

На сучасному етапі розвитку вчення про консорції вже створений досить потужний теоретичний та методичний апарат, який дав змогу виявити основні закономірності розвитку системи консортивних зв'язків на популяційному та інших рівнях дослідження. Однак одиницею реального біогеоценозу є індивідуальні консорції (Голубець, Чорнобай, 1983). Тому на теперішній час постає питання дослідження даних консорцій. Саме різноманіття угруповань різних організмів на рівні індивідуальних консорцій дає змогу реалізовувати велике розмаїття біогеоценозів із кінцевої кількості складових частин.

Дуб звичайний є одним із детермінантів дібров і його консорції є одними з найпотужніших, найрізноманітніших за видовим складом та зв'язками.

### Методика та матеріали

Матеріал цієї статті був зібраний протягом 2000–2004 рр. на екологічному профілі Міжнародного Присамарського біосферного стаціонару у свіжих липово-ясеневих дібровах із зірочником. Як основний методичний прийом для вивчення консортивних зв'язків птахів було застосоване хронометрування бюджету часу птахів за Дольником (1982) зі змінами, запропонованими Пономаренко (2000). Кожне ядро консорції було об'єктом спостереження протягом одного світлового дня. Усього досліджувалися консортивні зв'язки птахів у 281 індивідуальній консорції дуба звичайного трьох

вікових станів (віргінільного – v, молодого генеративного – g1, зрілого та старого генеративного – g2-g3). У складі консорцій фіксувалися зв'язки птахів за системою, запропонованою Беклемишевим (1951). Як головний параметр, який застосовувався для оцінювання відносної частки окремих видів птахів у схемах консорцій, був застосований денний бюджет часу птахів у середньому на одне ядро консорції. Основою для графічного зображення системи консортивних зв'язків стала схема, створена Мазингом (1966), з модифікаціями, запропонованими Булаховим (1976) та Губкіним (1993).

### Результати та їх обговорення

Консортивні зв'язки птахів із дубом вирізняються своєю досить високою інтенсивністю за показниками бюджету часу та маси консортив на один екземпляр дуба.

Бюджету часу та маси в середньому на один екземпляр віргінільного дуба в літній період мають досить високі показники (таблиця) порівняно з іншими породами. Переважаючою складовою консортивних зв'язків птахів із віргінільним дубом у літній період є трофічна – 54,8 % від загального DTB (дефіцит бюджетного часу). У цей же час сам характер зв'язків свідчить про нерозвинутість консортивного угруповання й мале різноманіття шляхів обміну речовини та енергії у віргінільного дуба. У його консорції на досліджуваних ділянках беруть участь усього лише 6 видів птахів: кропив'янка сіра, кропив'янка прудка, синиця велика, гаїчка болотяна, горобець польовий, зяблик (рисунок, А). Характерною рисою цих консортивних угруповань є мала кількість видів птахів, які беруть участь у трофічних зв'язках, – усього лише 3 з 6 видів. Облігатним трофічним консортом на досліджуваних дубах є один вид – кропив'янка сіра. Водночас весь видовий склад птахів – топічних консортив збігається з повним у даній консорції. Загальна частка цих видів разом із досить низькою за показником топічною складовою свідчить про можливий стохастичний характер топічних зв'язків птахів із віргінільним дубом. Про це свідчить також і низький рівень різноманіття топічних зв'язків (було зафіксовано всього лише 2 їх види). Фабричних та форичних зв'язків птахів з даною віковою категорією дуба влітку виявлено не було.

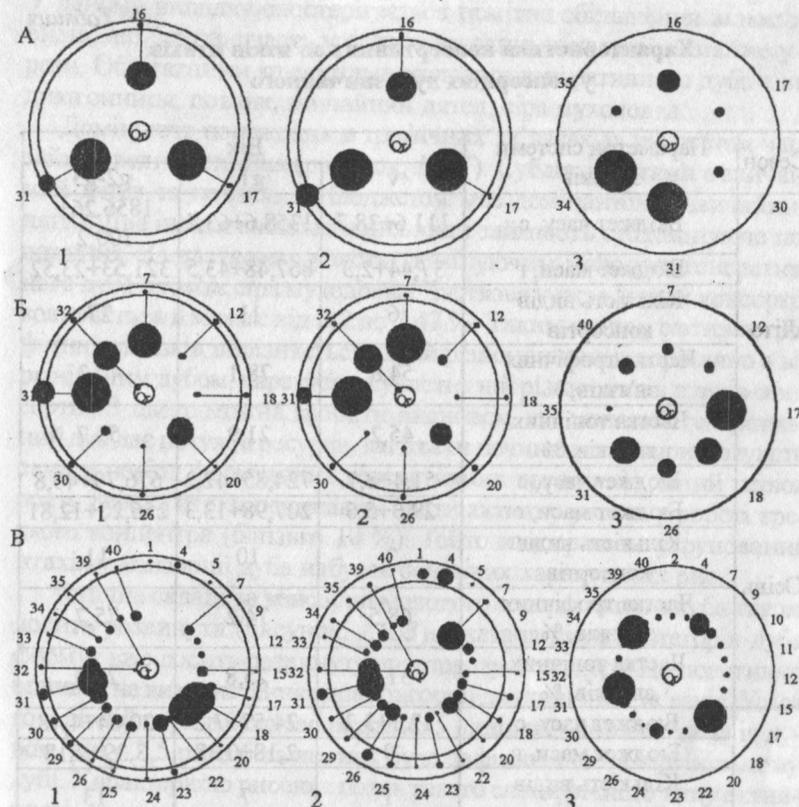
Домінуючими видами в даному угрупованні є за трофічною складовою сіра кропив'янка (53,92 % від бюджету часу трофічних зв'язків) та синиця велика (49,41 % від бюджету маси трофічних

зв'язків) (рисунок, А1, А2). Необхідно відзначити, що другий вид – не облігатний консорт віргінільного дуба. Субдомінуючим видом є кропив'янка прудка. Незважаючи на ці особливості, птахи-консорти проявили активність у другому та третьому концентрах консорції віргінільного дуба (рисунок, А1, А2).

Топічна складова консорції віргінільного дуба (рисунок, А3) характеризується домінуванням синиці великої – 48,02 % від бюджету часу топічних зв'язків. Субдомінуючим видом є горобець польовий (28,97 % від бюджету топічних зв'язків). Частка інших видів коливається в межах від 3 до 9 %. Низькі показники топічних зв'язків птахів із дубом віргінільним, на наш погляд, пояснюються значною конкуренцією з іншими рослинами, здебільшого чагарниковими, які ростуть на освітлених позиціях і мають більшу чисельність у цих мікростаціях. У свою чергу птахи, які мешкають у цих місцях, орієнтовані значною мірою саме на чагарникові форми.

Процес становлення повнокровного консортивного угруповання дуба протягом його онтогенезу починається одночасно з формуванням генеративних органів. Загальне консортивне навантаження птахів на молоді генеративні особини дуба суттєво відрізняється від аналогічного у віргінільних особин. Середній загальний бюджет часу на одну особину дуба у віці g1 у літній період збільшується більше ніж у 12 разів (таблиця). Це свідчить про те, що молодий генеративний дуб виконує активну середовищотвірну функцію. На фоні загального різкого збільшення бюджету часу зростає роль трофічної складової консортивних зв'язків (таблиця). Бюджет часу трофічних зв'язків становить близько 78 % від загального консортивного навантаження, у той час як трофічна складова консорції віргінільного дуба дорівнює 55 % від ДТВ. Таким чином, саме молодий генеративний дуб активно впливає на обмін речовини та енергії на окремих ділянках біогеоценозу. Топічна складова даного типу консортивного угруповання значно поступається трофічній за часом (таблиця).

Усього в консортивних угрупованнях молодого генеративного дуба (g1) у літній період на досліджуваних ділянках було зафіксовано 11 видів птахів (рисунок, 1, Б). Трофоконсортами є 8 видів: дятел звичайний, сойка, вівчарик-ковалик, мухоловка сіра, дрізд співочий, гаїчка болотяна, синиця велика, повзик (рисунок, 1, Б1, Б2). Топічні зв'язки з молодим генеративним дубом на досліджуваних ділянках мають теж 8 видів: дятел звичайний, сойка, кропив'янка сіра, вівчарик-ковалик, дрізд співочий, синиця велика, зяблик, вівсянка звичайна.



Схеми консортивних зв'язків птахів з дубом звичайним за бюджетами часу та маси на один екземпляр автотрофа в літній період:

А – віргінільний – v; Б – молодий генеративний – g1; В – зрілий і старий генеративний – g2-g3; 1 – трофічні зв'язки за бюджетом часу; 2 – трофічні зв'язки за бюджетом маси; 3 – топічні зв'язки за бюджетом часу.

Позначки видів: 1 – яструб великий (*Accipiter gentilis* L., 1758); 2 – канюк звичайний (*Buteo buteo* L., 1758); 4 – сова сіра (*Strix aluco* L., 1758); 5 – крутиголовка (*Jynx torquilla* L., 1758); 7 – дятел звичайний (*Dendrocopos major* L., 1758); 9 – дятел малий (*Dendrocopos minor* L., 1758); 10 – шеврик лісовий (*Anthus trivialis* L., 1758); 11 – вивільга (*Oriolus oriolus* L., 1758); 12 – сойка (*Garrulus glandarius* L., 1758); 15 – кропив'янка чорноголова (*Sylvia atricapilla* L., 1758); 16 – кропив'янка прудка (*Sylvia curruca* L., 1758); 17 – кропив'янка сіра (*Sylvia communis* Latham, 1787); 18 – вівчарик-ковалик (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817); 20 – мухоловка сіра (*Muscicapa striata* Pallas, 1764); 22 – мухоловка білошия (*Ficedula albicollis* Temminck, 1815); 23 – вільшанка (*Erithacus rubecula* L., 1758); 24 – соловейко східний (*Luscinia luscinia* L., 1758); 25 – дрізд чорний (*Turdus merula* L., 1758); 26 – дрізд співочий (*Turdus philomelos* C.L.Brehm, 1831); 29 – синиця блакитна (*Parus caeruleus* L., 1758); 30 – гаїчка болотяна (*Parus palustris* L., 1758); 31 – синиця велика (*Parus major* L., 1758); 32 – повзик (*Sitta europaea* L., 1758); 33 – підкоришник звичайний (*Certhia familiaris* L., 1758); 34 – горобець польовий (*Passer montanus* L., 1758); 35 – зяблик (*Fringilla coelebs* L., 1758); 39 – костогриз (*Coccothraustes coccothraustes* L., 1758); 40 – вівсянка звичайна (*Emberiza citrinella* L., 1758).

Характеристика консортивних зв'язків птахів  
у консорціях дуба звичайного

Таблиця

Сезон	Параметри системи зв'язків	Вік		
		v	g1	g2-g3
Літо	Бюджет часу, с	111,6+38,7	1358,6+63,7	1856,26+100,2
	Бюджет маси, г	37,44+2,3	867,48+43,5	321,53+23,52
	Кількість видів консортивів	6	11	27
	Частка трофічних зв'язків, %	54,8	78,1	40,3
	Частка топічних зв'язків, %	45,2	21,9	59,7
Осінь	Бюджет часу, с	51,4+8,1	724,85+42,2	676,79+40,8
	Бюджет маси, г	29,6+5,6	207,98+13,3	256,20+12,81
	Кількість видів консортивів	3	10	11
	Частка трофічних зв'язків, %	68,5	74,2	75,7
	Частка топічних зв'язків, %	31,5	25,8	24,3
Зима	Бюджет часу, с	12,1+3,2	24,57+7,2	20,64+4,48
	Бюджет маси, г	0	2,18+0,38	3,39+2,18
	Кількість видів консортивів	1	7	13
	Частка трофічних зв'язків, %	0	89,4	92,2
	Частка топічних зв'язків, %	100	10,6	17,8
Весна	Бюджет часу, с	218,75+11,45	343,07+17,15	2548,67+127,4
	Бюджет маси, г	30,87+5,7	54,16+5,74	292,14+14,62
	Кількість видів консортивів	5	16	22
	Частка трофічних зв'язків, %	20,4	47,7	36,7
	Частка топічних зв'язків, %	79,6	52,3	63,3

У даному випадку спостерігається помітне збільшення кількості видів, які беруть участь у функціонуванні консорції, – майже у 2 рази. Облігатними консортами молодого генеративного дуба є велика синиця, повзик, звичайний дятел, сіра мухоловка.

Домінуюче положення в трофічних зв'язках за бюджетом часу займає велика синиця (рисунок, 1, Б1). Субдомінантами є звичайний дятел та повзик. За бюджетом мас домінантом є звичайний дятел. Два інших вищевказаних види займають субдомінуюче положення. За частковою участю домінуючим молодого генеративного дуба є також сіра мухоловка. Часткова участь інших консортивів коливається в межах від 0,2 до 7,47%. Таким чином, система трофічних зв'язків вирізняється вкрай різноманітним, порівняно з віргінільним дубом, характером участі в ній різних видів птахів-консортивів. З цього можна зробити висновок, що молодий генеративний дуб дає потужні ресурси, які птахи починають використовувати саме в період формування генеративних органів. У даний період росту дерева птахи починають брати активну участь у роботі третього концентра (близько 10%). Тобто консортивне угруповання птахів у консорції дуба набуває основних характерних рис.

Топічна складова консорції молодого генеративного дуба також досить розвинута (рисунок, 1, Б3). Вказана вікова категорія дуба формує вже досить розвинуту просторову структуру. Це позитивно впливає на використання ядра консорції для топічних зв'язків. Усього в літній період було зафіксовано 5 видів топічних зв'язків із дубом. Це у 2,5 рази більше, ніж було зафіксовано на віргінільному дубі. Характерною рисою є поява такого специфічного типу активності, як подача звукового сигналу. У період гніздування спів свідчить про те, що пара птахів конкретного виду контролює свою ділянку і саме це дерево. Тобто ресурси, які надаються молодим генеративним дубом, є об'єктом конкуренції для птахів, а отже, є життєво необхідними для них.

Домінантом у топічній складовій консорції дуба (g1) є сіра кропив'янка, хоча цей вид проявив усього лише 2 різновиди топічної активності. Субдомінантами є вівчарик-ковалик та велика синиця. Часткова участь інших видів коливається в межах від 2,16% до 7,33% від бюджету часу топічних зв'язків. Цікавим фактом є те, що найбільший спектр різновидів активності проявляє звичайний дятел – 4 з 5 зафіксованих. Це також свідчить про те, що молодий генеративний дуб активно формує середовище саме для лісових видів птахів.

Найбільшого розвитку консортивне угруповання птахів сягає в консорції зрілого та старого генеративного дуба. Саме для цієї ві-

кової категорії зафіксоване найбільше різноманіття видів консортивних зв'язків птахів – 8. Загальний бюджет часу на один екземпляр автотрофа в цієї вікової категорії дуба зростає порівняно з молодим генеративним. У дуба у віковому стані (g2-g3) воно сягає  $1856,26 \pm 100,2$  с, тобто в 1,3 рази більше, ніж у молодого генеративного. Однак на особливу увагу заслуговує факт зміни співвідношення топічної та трофічної складової консортивних угруповань зрілого та старого генеративного дуба. У цієї вікової категорії дещо зменшується трофічна складова (див. таблицю), бюджет маси трофічних зв'язків птахів зменшується суттєво. Птахів з'являється порівняно небагато, але вони довго знаходяться на окремих особинах. Топічна складова сягає дуже високого показника. Таке співвідношення свідчить, що зрілий та старий генеративний дуби виконують перш за все роль середовищеутворювачів. Вони формують значний за розміром простір зі специфічними умовами, тобто мікростацію, на яку активно орієнтуються птахи. Слід також враховувати те, що показник трофічної складової, хоч і менший, ніж у молодого генеративного дуба приблизно в 1,5 рази, є найвищим серед деревних порід віком g2-g3 на досліджуваних ділянках.

Консортивне угруповання птахів дуба вікової категорії g2-g3 є дуже потужним і налічує в літній період 27 видів. Цей показник перевищує аналогічний у молодого генеративного дуба майже у 2,5 рази. Таким чином, саме на стадії зрілого та старого генеративного дуба закінчується формування консортивного угруповання птахів. Практично в консорції дуба на досліджуваних ділянках беруть участь усі гніздові види, а також деякі види із сусідніх біотопів. Облігатними консортами для дуба у віці g2-g3 на досліджуваних ділянках є звичайний дятел, вівчарик-ковалик, мухоловка білошия, велика та блакитна синиці, повзик, зяблик.

Усього в трофічних консортивних зв'язках з дубом на досліджуваних ділянках брало участь 24 види (див. рисунок, В). Домінантами в цьому консортивному угрупованні є вівчарик-ковалик (за бюджетом часу трофічних зв'язків) та велика синиця (за бюджетом маси). Субдомінантами є сіра мухоловка, звичайний дятел. Характерною рисою є те, що домінуючими є саме лісові види. Це ще раз свідчить на користь того, що дуб має консортивне угруповання птахів саме лісового типу. Часткова участь інших видів коливається в межах від 0,28 % до 7,25 % від обсягу трофічних зв'язків. Консортивне угруповання птахів зрілого та старого генеративного дуба також, як і інших вікових груп, має виражену систему домінування окремих видів. Це вказує на те, що птахи по-різному

використовують ресурси, які надаються дубом в умовах еталонного БГЦ, а отже, має місце високий рівень функціонального різноманіття зв'язків у межах даної консорції. Цікавим явищем є також специфічна участь птахів у мероконсорціях окремих органів дуба звичайного. Яскравим прикладом цього є трофічна активність великої синиці на водяних пагонах дубів у віці g2-g3. За даними досліджень на таких пагонах живиться тільки цей вид. Не маючи особливих морфологічних пристосувань, велика синиця тим не менше має стійкий стереотип пошуку їжі стосовно саме цих органів. Жодного типу активності (трофічної або топічної) інших видів на цих пагонах зафіксовано не було.

Топічна складова консорції зрілого та старого генеративного дуба також є дуже різноманітною (див. рисунок, В3) Топічні взаємодії із зрілим та старим генеративним дубом у літній період мають 24 види. Крім високого загального показника бюджету часу топічних зв'язків, спостерігається досить значна кількість видів, які мають високий рівень різноманіття цього типу взаємодій – від 4 до 6. До таких належать болотяна гаїчка – 6 видів зв'язків, велика синиця – 5 видів, зяблик – 5 видів, вільшанка – 5 видів, вівчарик-ковалик – 4 види. Домінантом у топічній складовій даного виду консорції є зяблик, субдомінуюче положення займають велика синиця та вівчарик-ковалик. Привертає увагу і досить значна часткова участь звичайного дятла. Часткова участь інших видів птахів коливається в межах від 0,12 % до 7,01 % (див. рисунок, В3).

### Висновки

Таким чином, протягом усього онтогенезу дуба його консортивне угруповання розвивається в напрямку розширення видового складу консортів. Стабільне збільшення всіх показників, і особливо топічної складової, свідчить про те, що дуб звичайний є одним із основних середовищеутворювачів для угруповань птахів. Характерною рисою також є стабільність співвідношення обсягу концентрів. У літній період консортивні зв'язки реалізуються перш за все в другому концентрі. Активність у першому концентрі проявляє тільки костогриз. Він у незначних кількостях споживає бруньки дуба; участь повзика в літній період у функціонуванні першого концентра має випадковий характер. За даними Романєєва (1975), рослина їжа цього виду у вигляді шматочків кори потрапляє до шлунка повзика під час добування основної їжі – комах. Участь птахів у функціонуванні третього концентра в консорції дуба вліт-

ку є досить стабільною і, починаючи з молодого генеративного дуба, сягає рівня близько 10 %. Бюджет маси в третьому концентрі, на-впаки, зростає з 10 % до 20 % протягом усього онтогенезу дуба. Для зрілого та старого генеративного дуба у літній період характерним є також один із нечисленних прикладів фабричних зв'язків птахів. На досліджуваних ділянках було відмічено 16 випадків збирання гніздового матеріалу зябликом. Цей вид використовує мох, що росте на поверхні стовбура дуба, для побудови свого гнізда. Однак за показниками бюджету часу цей вид взаємодії є дуже невеликим – менше 0,1 %. Характерним для дуба є те, що трофічна система зв'язків птахів складається в нього швидше, ніж топічна. Це дає змогу цій деревній породі створити захист проти неконтрольованих спалахів чисельності фітофагів, перш ніж розвивається значна за розмірами крона. У свою чергу, тільки зрілий та старий генеративний дуб дає змогу птахам проявити найбільш високий рівень різноманіття поведінки і, відповідно, топічних консортивних зв'язків. Дуже важливою особливістю є те, що птахи, як активні учасники трофічних ланцюгів, беруть участь у консорціях усіх досліджуваних вікових груп дуба звичайного. Тобто поява більш-менш значних угруповань фітофагів викликає появу обмежувачів чисельності – птахів. Це сприяє стабілізації консортивного угруповання і, відповідно, збільшенню терміну його існування.

### Бібліографічні посилання

- Беклемишев В. Н. О классификации биогеоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. – 1951. – Т.55, вып. 5 – С.3–30.
- Булахов В. Л. Консортивные связи в средобразующей деятельности позвоночных животных в степных лесах УССР // Материалы II Всесоюз. совещания по пробл. изучения консорций «Значение консортив. связей в организации биогеоценозов». – Пермь, 1976. – С. 274–277.
- Голубець М. А. Консорція як елементарна екологічна система / М. А. Голубець, Ю. М. Чорнобай // Укр. ботан. журн. – 1983. – № 6, т. 60. – С.23–28.
- Губкін О. А. Екологічна роль солончакових місцепроживань у формуванні внутріконтинентальних лиманних орнітокомплексів: Автореф. дис... канд. біол. наук. – Д., 1993.
- Дольник В. В. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Труды Зоолог. ин-та. – 1982. – Т. 113. – С. 3–37.
- Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Труды МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 117–126.
- Пономаренко А. Л. О консортивных связях птиц с липой мелколистной и кленом полевым в липово-ясеневых дубравах степного Приднепровья // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д., 2000. – Вип. 4. – С. 124–130.

Романев Н. С. Дуплогнездные птицы в лесных биогеоценозах Центрального Приднепровья: Авторефер. дис... канд. биол. наук. – Д., 1975.

Надійшла до редколегії 21.04.05

УДК 631.4:599.362+577.34

В. Л. Жук

Днепропетровский национальный университет

## ИЗУЧЕНИЕ МЕХАНИЧЕСКОЙ РОЛИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРОЦЕССЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ РАДИОАКТИВНОСТИ ПОЧВ БАЙРАЧНЫХ ДУБРАВ

Изучено воздействие роющей деятельности млекопитающих на изменение естественного радиационного фона почвенного покрова байрачных дубрав.

Радиоактивные излучения являются неотъемлемой частью мира, в котором мы живем. Они составляют естественный радиационный фон Земли. Он определяется радиоактивными изотопами ряда химических элементов, рассеянных по всей поверхности Земли в горных породах, почве, воздухе. С радиоактивными свойствами почвы связано постоянное облучение растений и самой почвы ядерной радиацией. В связи с этим исследование природы естественной радиоактивности почвы необходимо для выяснения энергетического значения радиационных свойств почв для растений и почвенного плодородия (Гродзинский, 1965).

В связи с развитием промышленности, наличием густой сети действующих и наращивающих мощности атомных электростанций, а также последствиями аварии на ЧАЭС негативной стороной является изменение радиологической ситуации, повсеместное увеличение естественного фона ионизирующей радиации, усиление потока мигрирующих естественных и искусственных биогенно исключительно важных радионуклидов, рост числа зон

© Жук В. Л., 2006