

УДК 574.4:598.2

О. Л. Пономаренко, А. С. Златовецька

Дніпропетровський національний університет

ХАРАКТЕРИСТИКА ФУНКЦІОНАЛЬНОГО СКЛАДУ УГРУПОВАНЬ ПТАХІВ У ІНДИВІДУАЛЬНИХ КОНСОРЦІЯХ ДУБА ЗВИЧАЙНОГО (*QUERCUS ROBUR*)

Проаналізовано розвиток функціональної структури угруповань птахів у індивідуальних консорціях дуба звичайного. Виявлені загальна кількість біоморф птахів, співвідношення їх активності. Відзначено, що липа, незважаючи на свою щільну крону, не приваблює повного спектра обшарщиків протягом свого онтогенезу. Виявлено тенденцію збільшення спектра обшарщиків протягом онтогенезу дуба звичайного.

The paper is devoted to functional structure development of birds' communities in individual oak consortia. The total number of birds biomorphs and proportions of their activities are determined. Contrary to the lime-tree, the oak attracts more birds-ransackers during the ontogenesis.

Вступ

Дослідження функціональної структури угруповань різноманітних організмів – одне з головних завдань сучасної екології. Такі дослідження дають змогу оцінити інтенсивність і напрямок перетворення речовини та енергії в екосистемах, створити ефективний теоретичний апарат для формування штучних угруповань організмів. Таким чином, дослідження функціональної структури – необхідна складова для подальшого збереження та відновлення природних багатств України.

Аналіз складу консорцій лісових порід досліджується вже не вперше [3; 4; 6; 10], але більшість цих наукових праць спрямована на дослідження консорцій на популяційному рівні. Наукові праці, присвячені індивідуальним консорціям, нечисленні [2; 8; 9]. Необхідність дослідження індивідуальних консорцій підтверджується ще й тим, що саме індивідуальні консорції є одиницями функціональної структури конкретних біогеоценозів. Це підтверджує необхідність дослідження консорцій на рівні окремих особин. Саме таким консортивним угрупованням присвячена ця робота.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт дослідження – індивідуальні консорції дуба звичайного (*Quercus robur* L.). Матеріал даної роботи зібраний у 1994–2005 роках у липово-ясеневій діброві із зірочником (пробна площа № 209 екологічного профілю Присамарського міжнародного біосферного стаціонару ім. О. Л. Бельгарда). У процесі виконання роботи досліджено індивідуальні консорції 316 екземплярів дуба звичайного трьох вікових градацій (віргінільні особини – v , молоді генеративні – g_1 , зрілі та старі генеративні особини – g_2 – g_3).

Віковий стан детермінантів консорції визначали за О. В. Смирновою зі співавторами [7]. Як основний методичний прийом для вивчення консортивних зв'язків птахів використане хронометрування бюджетів часу птахів [5]. На відміну від методики В. В. Дольника, активність птахів фіксували на окремих деревах, що дає змогу визначати рівень і динаміку активності птахів, пов'язані з окремими ядрами консорцій [8; 9].

Біоморфічний аналіз проведений за системою біморф М. П. Акімова [1]. Кліматорфи визначали за характером перебування виду саме в липово-ясеневих

дібровах дослідженої площі. Топоморфи визначали за основним біотопом перебування на території Дніпропетровської області. Характеристику за трофоморфами визначали за переважаючим типом живлення для кожного сезону в липово-ясеневих дібровах.

Результати та їх обговорення

У складі індивідуальних консорцій дуба звичайного протягом його онтогенезу (на трьох вікових стадіях) у різні сезони року зафіксовано 36 видів птахів-консортів: яструб великий (*Accipiter gentilis* Linnaeus, 1758), канюк звичайний (*Buteo buteo* Linnaeus, 1758), сова сіра (*Strix aluco* Linnaeus, 1758), крутиголовка (*Jynx torquilla* Linnaeus, 1758), дятел звичайний (*Dendrocopos major* Linnaeus, 1758), середній (*D. medius* Linnaeus, 1758) та малий (*D. minor* Linnaeus, 1758), шеврик лісовий (*Anthus trivialis* Linnaeus, 1758), вивільга (*Oriolus oriolus* Linnaeus, 1758), сойка (*Garrulus glandarius* Linnaeus, 1758), омелюх (*Bombycilla garrulus* Linnaeus, 1758), кропив'янка чорноголова (*Sylvia atricapilla* Linnaeus, 1758), прудка (*S. curruca* Linnaeus, 1758) та сіра (*S. communis* Latham, 1787), вівчарик-ковалик (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817), вівчарик жовтобровий (*Ph. sibilatrix* Bechstein, 1793), мухоловка сіра (*Muscicapa striata* Pallas, 1764), строката (*Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764) та білошия (*F. albicollis* Temminck, 1815), вільшанка (*Erithacus rubecula* Linnaeus, 1758), соловейко східний (*Luscinia luscinia* Linnaeus, 1758), дрізд чорний (*Turdus merula* Linnaeus, 1758), співочий (*T. philomelos* C. L. Brehm, 1831), дрізд-омелюх (*T. viscivorus* Linnaeus, 1758), синиця довгохвоста (*Aegithalos caudatus* Linnaeus, 1758), блакитна (*P. caeruleus* Linnaeus, 1758) та велика (*P. major* Linnaeus, 1758), гаїчка болотяна (*P. palustris* Linnaeus, 1758), повзик (*Sitta europaea* Linnaeus, 1758), підкоришник звичайний (*Certhia familiaris* Linnaeus, 1758), горобець польовий (*Passer montanus* Linnaeus, 1758), зяблик (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758), зеленьяк (*Chloris chloris* Linnaeus, 1758), щиглик (*Carduelis carduelis* Linnaeus, 1758), костогриз (*Coccothraustes coccothraustes* Linnaeus, 1758), вівсянка звичайна (*Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758).

Біоморфічний склад угруповань птахів дуба звичайного досить різноманітний, різноманіття біоморф постійно збільшується протягом онтогенезу дуба звичайного.

Консортивне угруповання птахів віргінільного дуба вже має основні типи біоморф у своєму складі. Топо- та кліматоморфічний склад птахів-консортів має значні коливання протягом сезону (табл. 1).

Серед топоморф майже протягом усього року домінують дріміофіли. Отже, початок формування лісового деревостану викликає негайну відповідну реакцію одного з найрухливіших компонентів зооценозу – орнітофауни. Поряд із цим, дуже значна участь узлісників, що можна вважати наслідком специфічного розташування віргінільного дуба на освітлених позиціях дібров.

В еталонних липово-ясеневих дібровах убиквісти – випадковий елемент. У зимовий період, коли інтенсивність обміну речовини та енергії у біогеоценозі мінімальна, консорції віргінільного дуба складаються винятково з дріміофілів – видів, пов'язаних тільки з деревною рослинністю. Структура кліматоморф у консорції віргінільного дуба зазнає протягом року значних коливань. Консортивні угруповання відчувають значний вплив непостійних (сезонних) елементів, хоча домінують все-таки осілі види птахів. Наявність останніх свідчить про стабільність консортивних угруповань.

Трофоморфічний склад орнітоугруповань (табл. 2) у консорціях віргінільного дуба неповний, представлений двома з трьох трофічних груп (всеїдними видами та зоофагами). Небагатий також склад біоморф III порядку.

Таблиця 1

Сезонна динаміка топо- та кліматоморфічної структури угруповань птахів у консорції віргінільного дуба

Біоморфи II порядку	Дольова участь за бюджетом часу, %			
	літо	осінь	зима	весна
Топоморфи				
Дрімюфіли	44,4	97,3	100,0	6,5
Узлісники	42,5	2,7	–	93,5
Убіквісти	13,1	–	–	–
Усього	100,0	100,0	100,0	100,0
Кліматоморфи				
Цілолітні види	57,5	97,3	100,0	4,8
Сезонники	42,5	2,7	–	95,2
Усього	100,0	100,0	100,0	100,0

Таблиця 2

Сезонна динаміка трофоморфічної структури угруповань птахів у консорції віргінільного дуба

Трофоморфи I порядку	Трофоморфи II порядку	Трофоморфи III порядку	Дольова участь за бюджетом часу, %			
			літо	осінь	зима	весна
Усеїдні	оглядальники	6	—	19,5	—	—
	обшарщики	3	13,1	—	—	—
	усеїдних усього		13,1	19,5	—	—
Зоофаги	обшарщики	2	84,8	77,8	100,0	91,5
		3	2,1	2,7	—	6,8
	засідники	2	—	—	—	1,7
	зоофагів усього		86,9	80,5	100,0	100,0
Усього			100,0	100,0	100,0	100,0

Чільне місце за рівнем активності протягом року посідає друга розмірна ланка: до неї належить більшість видів птахів із досліджуваних консортивних угруповань. Досить велика участь усеїдних видів свідчить про малоспеціалізований характер системи трофічних зв'язків у консорціях віргінільного дуба. Біоморфічний склад угруповань птахів-консортів молодого генеративного дуба (g_I) характеризується більшим багатством біоморф і набуває рис лісових угруповань. Порівняно з віргінільним дубом різко зменшується доля убіквістів (табл. 3), вони виявляють незначний рівень активності у консорціях тільки весною, у період найбільшої рухливості птахів.

Домінуючими у цій консорції є дрімюфіли на фоні значного зменшення дольової участі узлісних видів. Це свідчить про набуття системою консортивних зв'язків рис, характерних для лісових біогеоценозів. Кліматоморфічна структура набуває більшої стабільності порівняно з віргінільним дубом. У цій віковій групі вже не відмічено різних коливань співвідношень цілолітних і сезонних видів. Жодна з цих груп за середньорічним показником дольової участі за бюджетом часу не сягає рівня домінування у 90 %, на відміну від віргінільного дуба.

У трофоморфічній структурі угруповання молодого генеративного дуба вже з'являються всі основні трофічні групи – фітофаги, зоофаги, усеїдні види (табл. 4). Таким чином, ця вікова група дуба вже підтримує більш або менш «повнокровні» та стабільні трофічні угруповання. Про досить високий рівень спеціалізації усієї системи трофічних зв'язків свідчить значно нижчий, ніж у віргінільного дуба, рівень дольової участі у бюд-

жеті часу всеїдних видів. Характерна також поява глибоких обшарщиків – видів, які можуть видобувати їжу з глибинних шарів деревини (група строкатих дятлів).

Таблиця 3

Сезонна динаміка топо- та клімаморфічної структури угруповань птахів у консорції молодого генеративного дуба

Біоморфи II порядку	Дольова участь за бюджетом часу, %			
	літо	осінь	зима	весна
Топоморфи				
Дрімюфіли	77,8	97,5	100,0	93,6
Узлісники	22,2	2,5	–	5,2
Убіквісти	–	–	–	1,2
Усього	100,0	100,0	100,0	100,0
Клімаморфи				
Цілолітні види	72,8	25,5	100,0	40,0
Сезонники	27,2	74,5	–	60,0
Усього	100,0	100,0	100,0	100,0

Таблиця 4

Сезонна динаміка трофоморфічної структури угруповань птахів у консорції молодого генеративного дуба

Трофоморфи I порядку	Трофоморфи II порядку	Трофоморфи III порядку	Дольова участь за бюджетом часу, %			
			літо	осінь	зима	весна
Фітофаги	насіннієди	5	—	7,5	2,9	4,5
		6	—	0,3	—	—
	фітофагів усього		—	7,8	2,9	4,5
Усеїдні	оглядальники	6	1,2	—	—	0,9
	обшарщики	3	—	—	—	1,2
		5	—	—	—	0,2
	усеїдних усього		1,2	—	—	2,3
Зоофаги	глибокі обшарщики	3	—	—	—	0,9
		5	16,6	0,5	6,0	3,1
	обшарщики	1	3,0	7,8	16,8	26,2
		2	55,1	83,3	71,8	23,2
		3	12,2	0,6	2,5	21,1
		5	2,1	—	—	12,2
	засідники	2	9,8	—	—	6,5
	зоофагів усього		98,8	92,2	97,1	93,2
Усього			100,0	100,0	100,0	100,0

З іншого боку, фітофаги представлені тільки насіннієдами. Крім того, спостерігається високий рівень домінування найбагатшої за видовим складом у зоофагів другої розмірної ланки за умов незначної участі інших розмірних груп. Особливо це помітно у період зменшення інтенсивності консортивних зв'язків (осінь, зима). Таким чином, консортивне угруповання молодого генеративного дуба можна назвати типово лісовим, але зі спрощеною біоморфічною структурою.

Консортивне угруповання птахів зрілого та старого генеративного дуба має найрізноманітнішу біоморфічну структуру. Протягом усього року домінує група дрімюфілів. Інші топо- та клімаморфічні групи за середніми показниками протягом року навіть не досягають рівня субдомінантів (табл. 5).

На відміну від молодого генеративного дуба, рівень участі узлісників та убіквістів у консорції зрілого та старого генеративного дуба більший. Це пояснюється тим, що такий потужний середовищеутворювач, як дуб, приваблює не тільки дрімюфілів,

а й найбільш мобільних птахів-консортів з інших біогеоценозів. Таким чином, консорція зрілого та старого генеративного дуба починає активно впливати на міжбіогеоценотичні зв'язки, тобто виходить на якісно інший рівень впливу на функціональну структуру біогеоценозу.

Таблиця 5

Сезонна динаміка топо- та кліматоморфічної структури угруповань птахів у консорції зрілого та старого генеративного дуба

Біоморфи II порядку	Дольова участь за бюджетом часу, %			
	літо	осінь	зима	весна
Топоморфи				
Дрімюфіли	88,6	91,7	100,0	86,2
Узлісники	9,2	8,3	—	12,1
Убіквісти	2,2	—	—	1,7
Усього	100,00	100,0	100,0	100,0
Кліматоморфи				
Цілолітні види	25,3	76,8	95,5	48,8
Сезонники	74,7	23,2	4,5	51,2
Усього	100,0	100,0	100,0	100,0

Таблиця 6

Сезонна динаміка трофоморфічної структури угруповань птахів у консорції зрілого та старого генеративного дуба

Трофоморфи I порядку	Трофоморфи II порядку	Трофоморфи III порядку	Дольова участь за бюджетом часу, %			
			літо	осінь	зима	весна
Фітофаги	плодоїди	5	—	—	4,4	—
		6	—	—	0,1	—
	насіннієди	2	—	—	—	0,1
		5	0,6	—	0,3	13,4
		6	—	15,1	—	—
	фітофагів усього		0,6	15,1	4,8	13,5
Усеїдні	оглядальники	6	0,2	—	1,1	0,5
	обшарщики	3	1,4	—	—	1,6
		5	0,1	—	—	1,5
	усеїдних усього		1,7	—	1,1	3,6
Зоофаги	мисливці	6	0,8	—	—	—
	оглядальники	3	0,1	—	—	1,4
		5	0,5	—	—	—
	глибокі обшарщики	3	—	2,0	1,0	—
		5	1,3	—	10,3	1,7
	обшарщики	1	56,6	2,8	16,7	19,7
		2	21,5	60,5	61,8	24,5
		3	6,7	18,8	4,3	25,7
		4	—	—	—	0,9
	5	2,4	0,8	—	1,7	
	засідники	2	7,8	—	—	7,3
зоофагів усього		97,7	84,9	94,1	82,9	
Усього		100,0	100,00	100,0	100,0	

Кліматоморфічна структура характеризується переважанням цілолітніх видів. Добре помітна участь сезонних видів у літньому угрупованні. В основі своїй це дрімюфіли-інсектофаги. Таким чином, на відміну від молодого генеративного дуба, спостерігається пристосування не тільки до цілолітнього забезпечення контролю за

популяціями фітофагів, а й до інтенсивного пресу на їх популяції у період найінтенсивнішої вегетації.

Трофоморфічна структура консорції зрілого та старого генеративного дуба (табл. 6) характеризується набагато більшою кількістю біоморф, ніж у молодого генеративного дуба. Домінують у цьому консортивному угрупованні зоофаги.

Загалом у складі консорції дуба g_2 – g_3 з'являються 6 нових трофоморф II та III порядків, значно збільшується різноманіття трофоморф фітофагів і зоофагів. Різноманіття трофоморф II порядку всеїдних видів не збільшується, що свідчить про зростаючий ступінь спеціалізації системи трофічних зв'язків у консорції зрілого та старого генеративного дуба. Важлива індикативна ознака – участь у функціонуванні консорції такої специфічної трофоморфи, як мисливці. Це – спеціалізовані хижаки, що беруть участь у функціонуванні третього концентра. У свою чергу, така поширена морфа як обшарщики уперше представлена повним спектром розмірно-вагових ланок (від першої до п'ятої).

У складі зоофагів уперше з'являються оглядальники. Домінування в межах трофоморфи зоофагів зміщується у бік маленьких за вагою птахів, які найефективніше полюють на різноманітних дрібних фітофагів. Таким чином угруповання птахів цієї консорції пристосовується до контролю за популяціями основних шкідників дуба. Характерною рисою угруповань птахів у складі консорцій є також великий рівень дольової участі фітофагів у осінній період. Це є результатом споживання сойкою та повзиком жолудів у цю пору року. Восени сойка також активно створює «комори» з жолудями, частина з яких потім губиться цим птахом і служить місцями відновлення дуба звичайного. Загалом, структура характеризується зменшенням ступеня домінування другої розмірної ланки зоофагів і великою кількістю субдомінантних у різні сезони трофоморф консортів.

Висновки

Сформоване консортивне угруповання птахів у консорції дуба характеризується:

- стабільною участю в міжбіогеоценотичних зв'язках за рахунок приваблення видів із суміжних біогеоценозів та екотонів, дольова участь яких незначна, але стабільна;
- створенням умов для участі птахів у консорції не тільки у період найінтенсивнішої вегетації дуба – влітку, а й протягом року;
- активною участю птахів у мероконсорціях генеративних органів дуба;
- залученням до складу консорції протягом року повного спектра обшарщиків, які в основному контролюють чисельність фітофагів;
- появою у третьому концентрі спеціалізованих мисливців, які полюють на птахів і пристосовані до цього морфологічно та етологічно.

Бібліографічні посилання

1. **Акимов М. П.** Биоценотическая рабочая система жизненных форм – биоморф // Научные записки ДГУ. – Харьков: ХГУ, 1955. – Т. 51. – С. 5–24.
2. **Бойко Г. Є.** Спеціалізація зеленої дубової листовійки (*Tortrix vividana* L.: *Lepidoptera*, *Tortricidae*) до кормової рослини та її прояви в індивідуальних консорціях і фенологічних групах консорцій дуба: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16 / Таврійський національний університет. – Д., 2001. – 20 с.
3. **Булахов В. Л.** Консортивные связи в средообразующей деятельности позвоночных животных в степных лесах УССР // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Материалы II Всесоюзного совещания по проблеме изучения консорций. – Пермь: ПГПИ, 1976. – С. 274–277.

4. **Булахов В. Л.** Роль птиц в межбиогеоценозных и межпарцеллярных связях в экстразональных лесных экосистемах // Экология и охрана птиц. Тезисы докладов 8-й Всесоюзной орнитологической конференции. – Кишинев: Штиинца, 1981. – С. 34.
5. **Дольник В. В.** Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Труды Зоологического института. – Л.: Зоологический ин-т АН СССР, 1982. – Т. 113. – С. 3–37.
6. **Івашов А. В.** Консортивні зв'язки зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.): теоретичні і прикладні аспекти: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.16 / Таврійський національний університет. – Д., 2001. – 36 с.
7. **Критерии выделения** возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Н. А. Таронова, Л. Д. Фаликов // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – Ч. 1. – С. 14–43.
8. **Пономаренко А. Л.** Пространственное распределение птиц в консорции дуба (*Quercus robur*) в липо-ясеневых дубравах степного Приднпровья в гнездовой период // Вестник зоологии. Экология. Морфология. Методика. – 2000. – № 14, ч. 2. – С. 107–113.
9. **Пономаренко О. Л.** Характеристика функціонального складу консортивних угруповань птахів ясеня звичайного у липово-ясеневих дібровах Присамар'я / О. Л. Пономаренко, О. Ф. Пилипенко // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – Д.: Вид-во ДНУ, 2003. – Вип. 11, т. 1. – С. 202–208.
10. **Царик І. Й., Козловський І. І.** Фауна мероконсорцій сосни муго (*Pinus mugo* Turra) у високогір'ї Українських Карпат // Проблеми екологічної стабільності Східних Карпат. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції. – Синевір, 1999. – С. 207–208.

Надійшла до редколегії 15.01.06.