

## Пространственно-временная структура и организация сирфидокомплексов Южного Зауралья

В. С. СОРОКИНА

*Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11*

### АННОТАЦИЯ

Проведено сравнение фаун и населения мух-журчалок десяти типов биотопов Южного Зауралья с использованием разных методов обработки. Выявлено наибольшее сходство между сирфидокомплексами сырых и мезофитных биотопов, менее похожи сообщества колков, лесов, садов и остепненных лугов. Описаны пространственно-временные изменения в их населении. Оценены сила и общность связи неоднородности сообществ и среды. Выявлено большее значение сезонных изменений населения по сравнению с пространственными.

### ВВЕДЕНИЕ

Пространственно-временная структура и организация населения в большей степени изучены по птицам, земноводным и млекопитающим (из последних публикаций [1–4]), и сравнительно немного работ посвящено насекомым. Известны исследования, проведенные на Алтае и в Западной Сибири, по выявлению пространственной неоднородности населения булавоусых чешуекрылых [5–8], ногохвосток [9], муравьев [10–13] и мошек [14].

Сведения о биотопическом распределении насекомых преимущественно приводятся как дополнение к фаунистическим спискам, иногда сопровождаются данными по обилию в каждом местообитании. Значительно меньше работ посвящено населению определенных групп того или иного биотопа и выявлению факторов среды, определяющих неоднородность сообществ.

Для сирфид биотопическое распределение изучено на территории Якутии [15] и на Дальнем Востоке [16]. Некоторые сведения имеются для Южного Зауралья [17]. В этих

работах представлены данные о местах обитания мух-журчалок и предпочитаемых ими биотопах. Только для Дальнего Востока показано сходство фаун сирфид на биотопическом уровне. Комплексных исследований по выявлению организации населения сирфид в пространстве и во времени не проводилось. Кроме того, не выявлены факторы среды, определяющие то или иное распределение мух на изучаемой территории.

Настоящая работа посвящена пространственно-временной неоднородности сообществ мух-журчалок на территории Южного Зауралья. Задачи сводятся к сравнению сирфидокомплексов различных биотопов, выявлению пространственно-временных изменений в их населении и набора факторов, определяющих эти изменения, а также оценке силы и общности связи неоднородности сообществ и среды.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в весенне-осенний период (май – сентябрь) в 2000–2002 гг. на территории Южного Зауралья. Большую

часть исследуемого региона занимает Курганская область, крайние точки границ которой соответствуют 54°11'–56°50' северной широты и 61°58'–68°43' восточной долготы [18]. В Южное Зауралье входит южная часть Тюменской области, а также юго-восточная часть Свердловской области.

Учеты мух-журчалок проводились на сырых внепойменных, пойменных речных, озерных, остепненных и мезофитных (приколочных) лугах, залежах, луговых участках в сосново-мелколиственных лесах и в самих сосново-мелколиственных лесах, в березово-осиновых колках, а также в садах. Всего проведено 250 10-минутных учетов и 47 учетов суточной активности мух-журчалок. Суточные учеты проведены только в семи биотопах (на сырых внепойменных и пойменных, остепненных и мезофитных (приколочных) лугах, на залежах и в садах) в окрестностях г. Кургана, с. Лисье (Лебяжье-вский район), пос. Искра (Звериноголовский р-н) и пос. Богандинский (Тюменский район). Антофильных насекомых на протяжении светового периода суток собирали со следующих видов растений: *Salix cinerea*, *Salix triandra*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *Sisymbrium loeselii*, *Cerasus vulgaris*, *Filipendula vulgaris*, *Spiraea crenata*, *Euphorbia virgata*, *Cenolophium nudatum*, *Heracleum sibiricum*, *Seseli libanotis*, *Taraxacum officinale*, *Tripolium pannonicum*. Всего за период учетов собрано и обработано 13 000 экз. мух-журчалок.

При оценке обилия сирфид (особей/10 мин) в каждом биотопе учеты насекомых проводили в часы их максимальной активности методом кошения по травостою (для мелких видов) и индивидуального отлова мух непосредственно с цветов. При кошении делали 250 взмахов сачком за 10 мин. Насекомых из сачка вынимали после каждых 50 взмахов. При индивидуальном отлове мух с цветов и листьев без перерыва в течение 10 мин отлавливали всех замеченных сирфид. При этом сетка сачка находилась в вертикальном положении и мухи скапливались в углу сачка.

Суточные учеты проводили по двум методикам В. А. Мутина [19], которые заключаются в следующем: 1) на растениях определенного вида один и тот же сборщик отлавливал всех антофильных насекомых непрерывно, не вынимая их из сачка поштучно, в

течение первых 10 мин каждого часа на протяжении светового периода суток, при этом сетка сачка находилась в вертикальном положении и мухи скапливались в углу сачка; 2) с цветков растений разных видов, а также всех замеченных мух среди травостоя, в то же время один и тот же сборщик отлавливал только сирфид.

Первый метод не позволяет получить достоверные сведения по активности сирфид в течение дня, поскольку на одном виде растений невозможно учесть все летающие в этот период виды журчалок. Это позволяет второй метод, когда можно собирать с разных растений всех замеченных сирфид на всей учетной площадке. Учетный участок – полоса протяженностью 100 м и шириной 5–10 м среди обильно цветущих травянистых растений или кустарников. В каждом месяце – с мая по сентябрь включительно – в среднем проведено по два суточных учета.

Для оценки фаунистического сходства сирфид на уровне биотопов использован коэффициент Шимкевича–Симпсона, для оценки сходства населения различных биотопов – коэффициент Чекановского–Сьеренсена [20, 21]. Статистическая обработка материала осуществлена по программам Microsoft Excel и Statistica. При построении дендрограмм различия использован метод невзвешенных парных групп по средним величинам.

Для анализа неоднородности сирфидокомплексов лугов использованы результаты суточных учетов, проведенных в летне-осенний период 2002 г. на лугах разных типов и различных кормовых растениях в период их цветения. Всего в расчеты включены показатели, полученные на 28 суточных учетах. В пределах каждого варианта оказалось по 10–13 десятиминутных отрезков каждого часа (общее число исходных вариантов – 333). Для классификации комплексов мух-журчалок использована матрица коэффициентов сходства по усредненным и исходным значениям. Классификация выполнена с помощью одного из методов кластерного анализа (факторной классификации) – качественного аналога метода главных компонент [22]. В качестве меры сходства принят коэффициент Жаккара для количественных признаков [23].

Согласно этой программе, все рассматриваемые варианты подразделялись на не-

часть исследуемого региона занимает Курганская область, крайние точки границ которой соответствуют 54°11'–56°50' северной широты и 61°58'–68°43' восточной долготы [18]. В Южное Зауралье входит южная часть Тюменской области, а также юго-восточная часть Свердловской области.

Учеты мух-журчалок проводились на сырых внепойменных, пойменных речных, озерных, остепненных и мезофитных (приколочных) лугах, залежах, луговых участках в сосново-мелколиственных лесах и в самих сосново-мелколиственных лесах, в березово-осиновых колках, а также в садах. Всего проведено 250 10-минутных учетов и 47 учетов суточной активности мух-журчалок. Суточные учеты проведены только в семи биотопах (на сырых внепойменных и пойменных, остепненных и мезофитных (приколочных) лугах, на залежах и в садах) в окрестностях г. Кургана, с. Лисье (Лебяжье-вский район), пос. Искра (Звериноголовский р-н) и пос. Богандинский (Тюменский район). Антофильных насекомых на протяжении светового периода суток собирали со следующих видов растений: *Salix cinerea*, *Salix triandra*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *Sisymbrium loeselii*, *Cerasus vulgaris*, *Filipendula vulgaris*, *Spiraea crenata*, *Euphorbia virgata*, *Cenolophium denuatum*, *Heracleum sibiricum*, *Seseli libanotis*, *Taraxacum officinale*, *Tripolium rannonicum*. Всего за период учетов собрано и обработано 13 000 экз. мух-журчалок.

При оценке обилия сирфид (особей/10 мин) в каждом биотопе учеты насекомых проводили в часы их максимальной активности методом кошения по травостою (для мелких видов) и индивидуального отлова мух непосредственно с цветов. При кошении делали 250 взмахов сачком за 10 мин. Насекомых из сачка вынимали после каждых 50 взмахов. При индивидуальном отлове мух с цветов и листьев без перерыва в течение 10 мин отлавливали всех замеченных сирфид. При этом сетка сачка находилась в вертикальном положении и мухи скапливались в углу сачка.

Суточные учеты проводили по двум методикам В. А. Мутина [19], которые заключаются в следующем: 1) на растениях определенного вида один и тот же сборщик отлавливал всех антофильных насекомых непрерывно, не вынимая их из сачка поштучно, в

течение первых 10 мин каждого часа на протяжении светового периода суток, при этом сетка сачка находилась в вертикальном положении и мухи скапливались в углу сачка; 2) с цветков растений разных видов, а также всех замеченных мух среди травостоя, в то же время один и тот же сборщик отлавливал только сирфид.

Первый метод не позволяет получить достоверные сведения по активности сирфид в течение дня, поскольку на одном виде растений невозможно учесть все летающие в этот период виды журчалок. Это позволяет второй метод, когда можно собирать с разных растений всех замеченных сирфид на всей учетной площадке. Учетный участок – полоса протяженностью 100 м и шириной 5–10 м среди обильно цветущих травянистых растений или кустарников. В каждом месяце – с мая по сентябрь включительно – в среднем проведено по два суточных учета.

Для оценки фаунистического сходства сирфид на уровне биотопов использован коэффициент Шимкевича–Симпсона, для оценки сходства населения различных биотопов – коэффициент Чекановского–Сьеренсена [20, 21]. Статистическая обработка материала осуществлена по программам Microsoft Excel и Statistica. При построении дендрограмм различия использован метод невзвешенных парных групп по средним величинам.

Для анализа неоднородности сирфидокомплексов лугов использованы результаты суточных учетов, проведенных в летне-осенний период 2002 г. на лугах разных типов и различных кормовых растениях в период их цветения. Всего в расчеты включены показатели, полученные на 28 суточных учетах. В пределах каждого варианта оказалось по 10–13 десятиминутных отрезков каждого часа (общее число исходных вариантов – 333). Для классификации комплексов мух-журчалок использована матрица коэффициентов сходства по усредненным и исходным значениям. Классификация выполнена с помощью одного из методов кластерного анализа (факторной классификации) – качественного аналога метода главных компонент [22]. В качестве меры сходства принят коэффициент Жаккара для количественных признаков [23].

Согласно этой программе, все рассматриваемые варианты подразделялись на не-

заданное число групп по наибольшему сходству вошедших в них проб. Крупные группы первого разделения (в которых не менее пяти вариантов) доразбивались на более мелкие до тех пор, пока для каждой из них удавалось установить природный режим, определяющий отличие той или иной подгруппы. Основное назначение подобных автоматических классификаций в зоогеографии заключается в выявлении связи между изменением комплексов и факторов окружающей среды [24]. Преимущество такой классификации заключается в том, что она не связана с предварительным выбором признаков сообществ или среды, кроме коэффициента сходства.

Оценка силы и общности связи факторов среды и их неразделимых сочетаний (природных режимов) с пространственной дифференциацией населения сирфид проведена с помощью линейной качественной аппроксимации по выделенным грациям факторов [25].

Математическая обработка выполнена в банке данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН.

#### ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СИРФИДОКОМПЛЕКСОВ

Для сравнения населения сирфид ряда биотопов проведено пять вариантов счета. Используются коэффициенты сходства Шимкевича-Симпсона и Чекановского-Сьеренсена для качественных и количественных признаков и коэффициент Жаккара в модификации Наумова.

По видовому составу мух-журчалок наиболее отличалось от других население колков, лесов и открытых участков среди них (рис. 1). В этой группе большее сходство обнаружено у сирфидокомплексов лесов и открытых участков в лесах преимущественно за счет видов рода *Xylota* (коэффициент различия -  $K_p = 0,19$ ). Все остальные варианты объединены во второй класс, внутри которого сходство фаун сравнительно высоко. Сходство фаун журчалок разных биотопов определяется, скорее всего, общностью состава кормовых растений для имаго сирфид. Внутри второго кластера наиболее специфична фауна остепненных лугов. Меньше различались мезофитные луга и сады ( $K_p =$

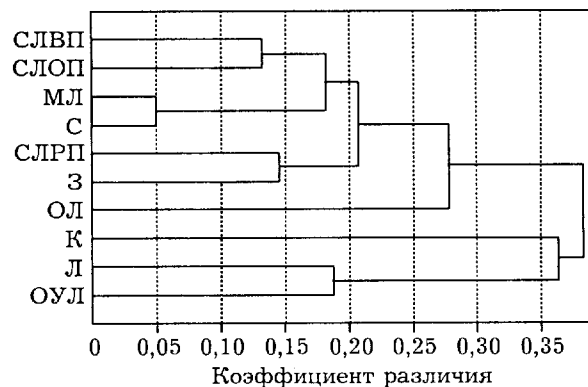


Рис. 1. Дендрограмма различий видового состава сирфид разных биотопов.

На рис. 1 и 2 кластеризация методом невзвешенных парных групп по средним величинам. В расчете использован коэффициент Шимкевича-Симпсона.

СЛВП — сырые луга внепойменные, СЛОП — сырые луга озерных пойм, СЛРП — сырые луга речных пойм, С — сады, З — залежи, ОЛ — остепненные луга, МЛ — мезофитные луга, К — колки, Л — леса, ОУЛ — открытые участки в лесах.

0,05), а также сырые внепойменные луга и луга озерных пойм ( $K_p = 0,13$ ). Сходны фауны садов, а также сырых и мезофитных лугов ( $K_p = 0,12$  и  $0,07$  соответственно). Некоторое своеобразие отмечено в фауне сырых лугов речных пойм и залежей ( $K_p = 0,15$ ), которые объединили в отдельный подкласс. Сырые пойменные луга отличаются в первую очередь присутствием большого числа хейлозий, не характерных для других биотопов. Сходство с залежами определяется *Paragus bicolor*, *Dasysyrphus lunulatus*, *Cheilosia barbata*, *Ch. flavipes*, *Ch. gigantea*, *Mallota eurasiatica*, *M. tricolor*, *Eumerus tuberculatus*, которые не отмечены в других сырых биотопах.

Анализ сходства населения мух-журчалок разных биотопов проведен на основании результатов индивидуального сбора и кошения. Сходство сирфидокомплексов разных биотопов при индивидуальном учете журчалок оказалось иным в отличие от сходства фаун (рис. 2). Значительно отличались от всех сообщества садов ( $K_p = 0,62$ ). За счет высокой численности таких позднолетающих видов, как *Syrphus vitripennis*, *Helophilus parallelus*, *Eristalis arbustorum*, *E. tenax*, *Syrirta pipiens*, население садов наиболее сходно с сообществом залежей ( $K_p = 0,4$ ). Отдельный кластер образовали сирфидокомплексы сырых

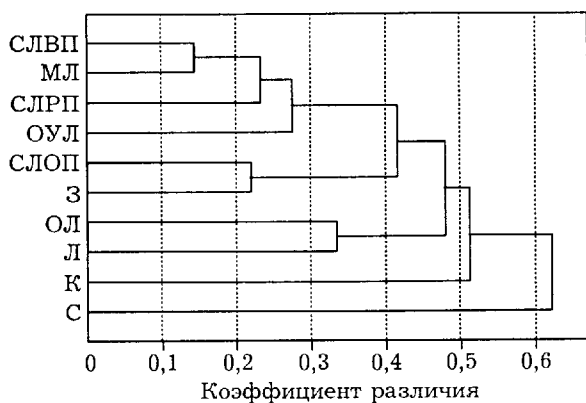


Рис. 2. Дендрограмма различий сирфидокомплексов разных биотопов (индивидуальный метод учета, 2002 г.).

биотопов, открытых участков в лесах, мезофитных лугов и залежей. Сходство между ними обусловлено высокой численностью журчалок, связанных с сырыми местами, – *Melanostoma*, *Platycheirus*, *Pyrophæna*, *Anasimyia*, *Eristalis*, *Orthonevra*, *Neoascia* и общими кормовыми растениями. Внутри этого кластера население сырых лугов озерных пойм и залежей имеет наибольшее различие с сообществами остальных биотопов ( $K_p = 0,22$ ), сходство между которыми определяется преимущественно за счет журчалок рода *Eristalis*. Не удалось объяснить объединение населения остепненных лугов и лесов, проведенное по особенностям алгоритма по максимальному сходству. Судя по остальным коэффициентам различия, сирфидокомплексы остепненных лугов ближе всего к сообществам сырых внепойменных лугов, что обусловлено высокой численностью *Sphaerophoria scripta*, *Helophilus parallelus*, *Eristalis arbutorum* и *E. abusiva* ( $K_p = 0,16$ ).

При построении дендрограммы различия населения мух-журчалок, учтенных методом кошения, отдельных групп вариантов выделить не удалось. Дендрограмма имеет гребенкообразный вид, что говорит о высоком уровне сходства анализируемых вариантов, и это затрудняет интерпретацию полученных результатов. Лучше интерпретируются результаты, полученные по коэффициенту Жаккара для качественных и количественных признаков с помощью метода факторной классификации и построения структурных графов. Их использование позволяет с боль-

шей определенностью выявить основные пространственные тренды и факторы среды, определяющие изменение сирфидокомплексов. В отличие от дендрограмм, где степень близости населения можно видеть только как иерархическое включение в таксоны высшего ранга, на графах отражаются наиболее значимые связи всех выделенных классов сообществ (рис. 3).

По сходству фаун все анализируемые варианты целесообразно разделить на пять классов (рис. 3, А). Наибольшее сходство оказалось между фаунами сырых и мезофитных местообитаний. Подобное объединение прослеживается и на дендрограмме (см. рис. 1), однако на ней в тот же кластер входит и фауна садов, которой, как было отмечено, свойственно высокое сходство с сообществами многих биотопов. В рассматриваемой схеме фауна садов, как и остепненных лугов, колков и лесов, выделена в отдельные классы. Исключение составила фауна открытых участков среди леса. Наиболее сходная с лесной фауной при первой кластеризации, в этой схеме она образует единый класс (1) с фаунами различных лугов. Все классы расположены таким образом, что четко прослеживаются две основные тенденции в изменении сирфидокомплексов. Первый вертикальный ряд на схеме отображает изменения неоднородности населения, связанные с облесенностью, т. е. переход от разных типов лугов к лесам. Горизонтальные изменения связаны с аридизацией – от сырых и мезофитных лугов к остепненным лугам, а также с распашкой при переходе к садам.

Пространственная структура сирфидокомплексов, выявленная по результатам индивидуального учета, в значительной степени повторяет описанную схему. Она имеет то же количество и состав классов, расположенных в той же последовательности (рис. 3, Б). Только связи населения колков, садов и остепненных лугов по этим данным не значимы. Отличия в населении садов, колков, лесов и остепненных лугов от всех остальных биотопов прослежены и на дендрограмме (см. рис. 2). Кластер сообществ лугов полностью совпал с первым классом на этой схеме. Не объясненное объединение населения остепненных лугов и лесов на графах отсут-

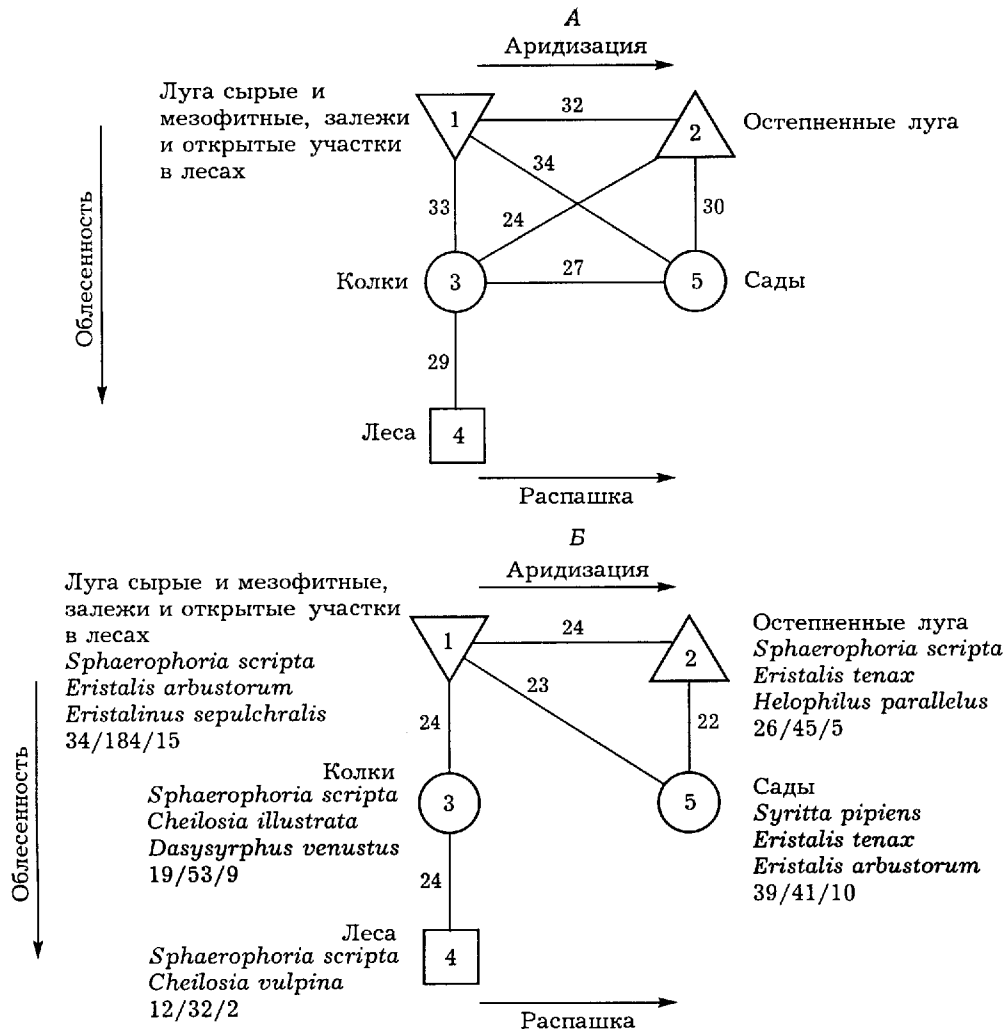


Рис. 3. Пространственная структура сирфидокомплексов различных биотопов Южного Зауралья по результатам индивидуального отлова).

А – сходство фаун; Б – сходство населения. На рис. 3 и 4 цифры в значках показывают номер класса, линии между ними – значимое межклассовое сходство (рядом приведено среднее значение). Стрелки соответствуют основным направлениям изменений сирфидокомплексов и определяющим эти изменения факторам среды. У номера классов приведены названия биотопов; суммарное обилие/число отмеченных видов/ число фоновых видов.

Условные обозначения: квадрат – население лесов; круг – мозаичных по облесенности местообитаний; перевернутый треугольник – относительно бедных по продуктивности открытых местообитаний; треугольник – то же, относительно богатых.

стует. Как видно из схемы, общим доминантом населения садов и первого класса оказался *Eristalis arbustorum*, а с населением второго класса – *Eristalis tenax*. Объединение населения открытых участков в лесах с фаунами различных лугов (первый класс) определяется обилием *Sphaerophoria scripta*, *Melanostoma scalare* и *Dasysyrphus venustus*, а остепненных лугов – обилием только *Sphaerophoria scripta*. Однако участие этого вида

на остепненных лугах значительно выше, чем в сырых и мезофитных биотопах (81 и 21 % от суммарного обилия соответственно).

Вертикальные и горизонтальные ряды, как и на предыдущей схеме, отображают изменения населения сирфид, связанные с облесенностью, аридизацией и распашкой. При этом при переходе от разных типов лугов к лесам сокращается суммарное обилие журчалок, общее число отмеченных видов,

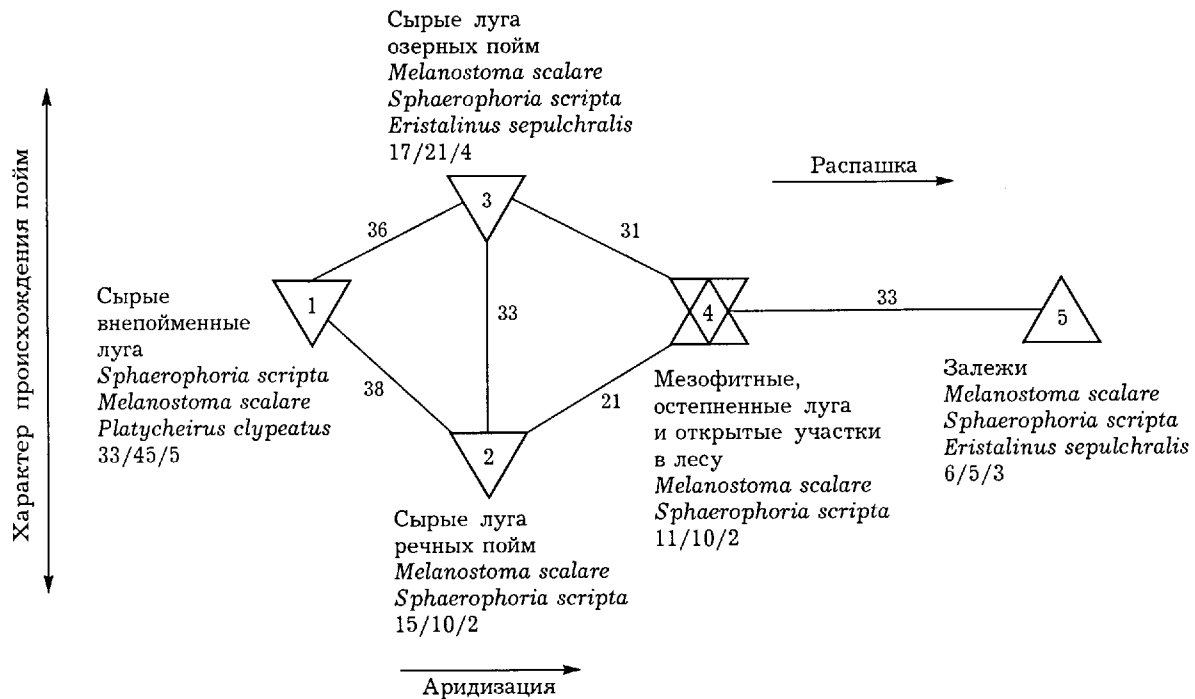


Рис. 4. Пространственная структура сирфидокомплексов различных биотопов Южного Зауралья (по результатам кошения).

а также число фоновых видов. В целом население журчалок в этом направлении меняется, несмотря на то, что во всех биотопах лидировал *Sphaerophoria scripta*. Среди преобладающих видов, свойственных колкам и лесам, следует отметить представителей рода *Cheilosia*.

Несколько отлична пространственная структура населения мух-журчалок, учтенных кошением (рис. 4). Из рассматриваемых биотопов в анализ не вошли колки, леса и сады, где укусы проводить крайне сложно, поэтому на схеме нельзя проследить влияние облесенности, а результат кластеризации дает более дробное отображение изменений населения открытых пространств. Наиболее близкими по населению в данном случае оказались мезофитные и остепненные луга и открытые участки среди леса (класс 4). Сходство между ними обусловлено обилием *Melanostoma scalare*, *Pipizella viduata*, *Sphaerophoria scripta*, *Syritta pipiens*. Неоднородность сообществ сырых лугов разных типов (классы 1–3) связана с характером происхождения пойм. Эти луга отличались высокой численностью представителей родов *Melanostoma*, *Platycheirus*, *Neoascia*. Постоянно встречались в укусах, хотя и в неболь-

шом количестве, *Anasimyia interpuncta*, *Eristalinus sepulchralis*. Население сирфид мезофитных и остепненных лугов, а также залежей существенно иное. Однако население этого класса имеет общие фоновые виды с сырыми лугами – *Melanostoma scalare* и *Sphaerophoria scripta*. Основные направления изменений в горизонтальных рядах иллюстрируют влияние аридизации и распашки. От сырых лугов к залежам значительно уменьшаются число общих и фоновых видов и суммарное обилие.

Таким образом, при сравнении разными методами фаун и населения мух-журчалок выделенных биотопов наибольшее сходство оказалось между сирфидокомплексами сырых и мезофитных биотопов, менее похожи сообщества колков, лесов, садов и остепненных лугов. Основные тенденции неоднородности сирфидокомплексов связаны с облесенностью и характером формирования пойм. Отклонения от этих тенденций обусловлены воздействием аридизации и распашки. Применение в расчетах коэффициента Жаккара в модификации Наумова и построение структурных графов позволило детальнее проследить различия в сирфидокомплексах разных биотопов.

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ  
СИРФИДОКОМПЛЕКСОВ  
(НА ПРИМЕРЕ НАСЕЛЕНИЯ ЛУГОВ)**

На примере лугов как основных мест обитания мух-журчалок Южного Зауралья проанализированы изменения в населении с целью выявления факторов среды, определяющих эту неоднородность, и оценки силы и общности связи этих изменений. На первом этапе обработки проведена классификация всех 333 исходных вариантов, т. е. данные десятиминутных учетов каждого часа. Четкой интерпретации полученных результатов достичь не удалось из-за существенных различий внутри классов, но отличия между комплексами сирфид лугов речных пойм и внепойменных местообитаний хорошо прослеживаются. Поэтому проведено усреднение данных десятиминутных учетов за сутки отдельно по каждому биотопу, месяцу и одинаковым кормовым растениям. Число анализируемых проб при этом уменьшилось до 23, что упростило интерпретацию результатов проведенных расчетов за счет элиминации отличий внутри суток. В итоге различия выделенных групп совпали с сезонным развитием природы, в том числе с цветением кормовых растений и спецификой биотопа. Как и на первом этапе, но еще отчетливее, в этом случае проявились различия комплексов внепойменных суходольных местообитаний (лугов и залежей); внепойменных и озерно-пойменных сырых лугов; сырых лугов речных пойм. Временные ряды по этим биотопическим подразделениям приняты в качестве типов населения мух-журчалок. Классы соответствуют временным вариантам, а деление на подклассы совпадает с отличиями в составе цветущих кормовых растений.

На рис. 5 представлена пространственно-временная структура населения мух-журчалок разных типов лугов, т. е. общий характер территориальных и временных изменений их населения. В каждом из рассмотренных типов упорядоченность структуры сверху вниз определяется месяцем года и цветением кормовых растений, т. е. можно сказать, что основные изменения облика населения мух-журчалок связаны с сезонным развитием природы. На суходольных внепойменных лугах от класса 1.1 до класса 1.4 более или

менее четко прослеживается изменение состава преобладающих видов сирфид. Сходство классов этого типа населения связано с высокой численностью *Helophilus hybridus*, который здесь преобладал. Население суходольных лугов и залежей (класс 1.2) характеризуется наибольшим видовым богатством мух-журчалок и невысокой плотностью населения. В целом рассматриваемый тип населения отличается невысокой численностью сирфид при сравнительно большом количестве видов. Необходимо отметить неоднородность населения классов 1.3 и 1.4, связанную в первую очередь с кормовыми растениями – жабрицей и борщевиком (семейство сельдерейные), которые цветут в одно время и в одном биотопе. Население мух-журчалок, кормящихся на жабрице, оказалось намного беднее, чем на борщевике, как по обилию, так и по числу видов. Среди лидеров в обоих случаях отмечен *Myathropa florea*. В комплексе, связанном с борщевиком, обычно лидировали *Volucella pelucens* и *Epistrophe glosularia*, которые намного реже и в меньшем количестве встречались в других биотопах. Обращает на себя внимание то, что июльский комплекс сирфид, кормящихся на жабрице в сырых лугах (класс 2.3), и июньский комплекс, свойственный таволге в пойменных лугах (класс 3.3), оказались ближе к населению сухих лугов, чем сырых. Сходство в первом случае определяется обилием *Myathropa florea*, который встречается преимущественно на растениях семейства Ариáceае. Во втором случае близость населения цветов таволги и вишни и сирфид, кормящихся на одуванчиках, связана с высокой и относительно равномерной численностью *Syrphus ribesii*. Цветение перечисленных видов растений часто по срокам перекрывается, что и определяет наличие общих видов. Таким образом, судя по примерам, горизонтальные изменения на схеме связаны не только с увеличением увлажнения, но и с составом цветущих кормовых растений.

Более четкая смена преобладающих видов прослеживается на сырых лугах как внепойменных, так и в озерных поймах. Изменение в населении каждого класса на схеме сверху вниз, как было уже отмечено, связано с сезонным развитием природы, в том числе с увеличением количества кормовых



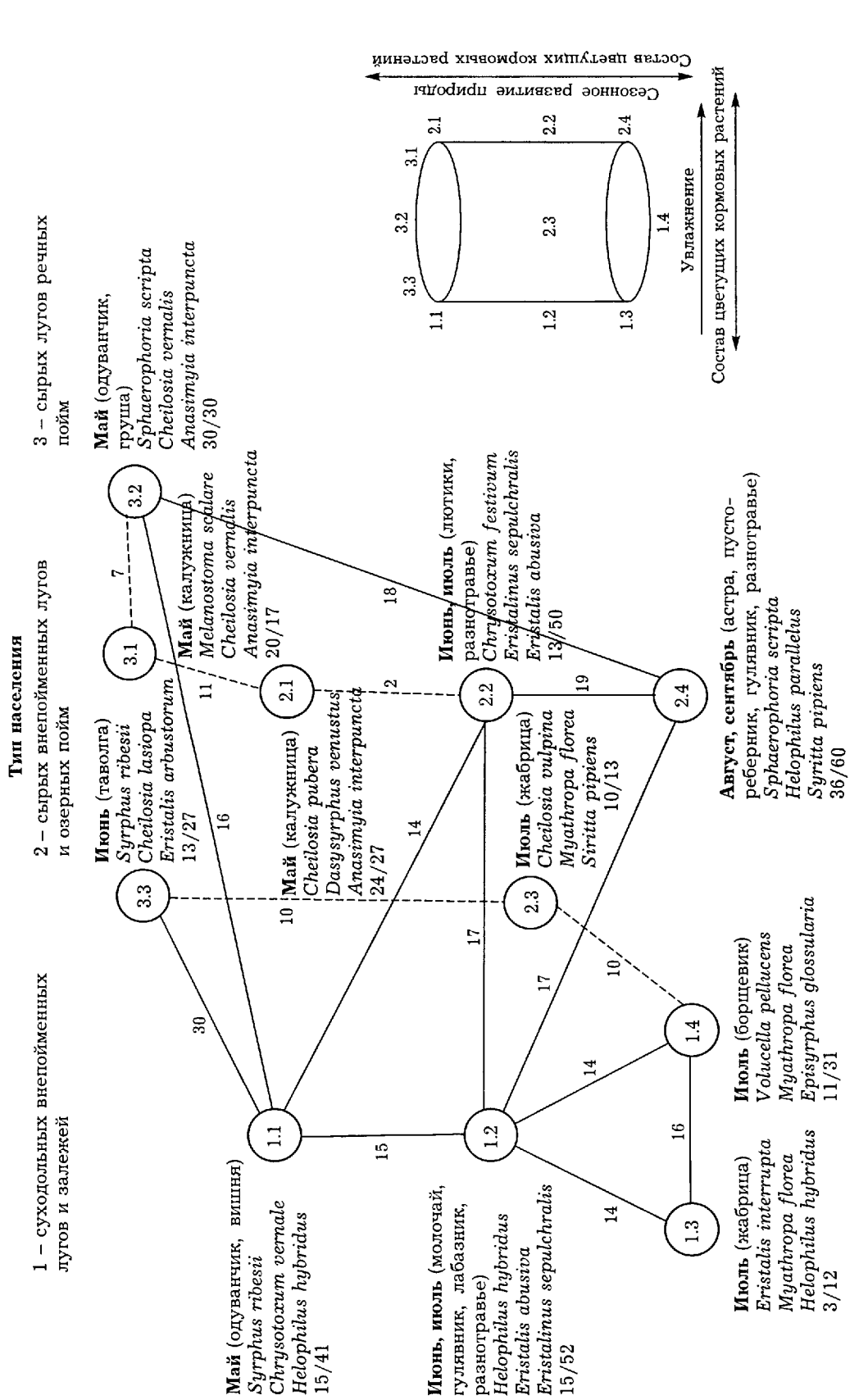


Рис. 5. Пространственно-временная структура населения сирфид лугов Южного Зауралья. Цифрами 1.1—3.3 показаны номера классов. Рядом приводится время проведения учетов, состав цветущих кормовых растений, первые три по обилию вида; суммарное количество особей за один учет и количество встречаемых видов.

растений. В этом ряду наиболее отличным от остальных оказался комплекс журчалок, свойственный калужнице в мае (класс 2.1), имеющий запороговое сходство с июньско-июльским комплексом (класс 2.2). Среди лидирующих видов этого класса следует назвать *Cheilosia pubera*, который не встречен в других биотопах, а здесь доля его сравнительно велика (29 % от суммарного обилия). Общими лидерами классов 2.2 и 1.2 оказались *Eristalinus sepulchralis*, *Eristalis abusiva*, которые обусловили их сходство (17 %). В данном случае неоднородность населения также связана с изменением цветущих растений (горизонтальный ряд схемы), общих лидеров определили сезонные отличия, а не местообитания. В майских классах 2.1 и 3.1 на изменение населения влияет в первую очередь увлажнение, а не состав кормовых растений. Сходство между этими классами и классом 3.2 связано с численностью *Anasimyia interrupta*. Майский комплекс журчалок пойменных лугов (класс 3.2) в наибольшей степени схож с позднелетним комплексом внепойменных сырых лугов (класс 2.4). Если графически изобразить эту закономерность, то цилиндр, отображающий степень сходства между разными лугами, примет вид бублика (см. рис. 5). Верхняя поверхность цилиндра с майскими комплексами журчалок сближается с его дном за счет связи с позднелетним комплексом (август–сентябрь). Это объясняется динамикой численности полисезонных видов, дающих, видимо, не одно поколение в году. В данном случае обилие таких видов максимально в мае и в августе–сентябре. Среди преобладающих видов чаще всего встречался *Sphaerophoria scripta*. Необходимо отметить, что население сырых лугов (второй и третий типы) характеризуется более высокой численностью сирфид по сравнению с суходольными лугами и залежами. Наибольшее количество видов мух-журчалок отмечено на сырых внепойменных лугах в августе–сентябре (класс 2.4).

В результате анализа пространственно-временной структуры населения журчалок лугов выявлен набор факторов среды, определяющих изменения комплексов сирфид. Это в первую очередь увлажнение, сезонные различия теплообеспеченности и связанное с ней цветение кормовых растений. Таким образом,

сезонные изменения населения более значимы, чем пространственные.

#### КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

На основе структурного графа составлена классификационная схема, которая отражает общие закономерности изменения сирфидокомплексов на лугах разных типов Южного Зауралья (табл. 1). Наибольшие различия в населении мух-журчалок связаны с увлажнением и мезорельефом (наличием речных или озерных пойм и надпойменных местообитаний). Это отражено тремя типами сирфидокомплексов. Каждый тип в свою очередь подразделяется на классы в соответствии с сезонным развитием природы (по летне-осенним месяцам года), а классы – на подклассы, которые сформированы комплексами журчалок, посещающих одно и то же растение или группу кормовых растений во время цветения. В результате выделено десять классов населения сирфид.

Первый тип представлен населением суходольных внепойменных лугов и залежей. Внутри него отдельным классом выделены сообщества, связанные с питанием журчалок на цветах одуванчика и вишни в мае. В комплексах этих растений четко прослеживаются отличия в лидирующих видах. Если на цветах одуванчика преобладал *Syrphus ribesii* (21 % от суммарного обилия), то на вишне доля этого вида существенно меньше (9 %). В июньском и июльском комплексах журчалок, свойственных разнообразным растениям, *Helophilus hybridus*, входящий в число лидеров почти во всех подклассах, преобладал на цветах лабазника (45 %) и молочая (28 %). Доля *Myathropa florea* заметно увеличивается на цветах сельдерейных в июле. В целом среди лидирующих видов 1.2 и 1.3 классов оказались представители родов *Eristalis*, *Helophilus*, *Parhelophilus*, *Myatropa* (триба Eristalini). Сирфидокомплекс борщевика (класс 1.4) отличается преобладанием журчалок других триб: *Episyrphus glossularia*, *Episyrphus balteatus* (Syrphini), *Volucella pelucens* (Volucellini) и *Cheilosia illustrata illustrata*, *Ch. vulpina* (Rhingiini).

Второй тип населения образован населением сырых лугов как внепойменных, так и

## Классификация сирфидокомплексов лугов Южного Зауралья

Тип, класс, подкласс населения	Основные лидирующие виды, %; плотность населения (особей/10-мин. учет); видовое и фоновое богатство
1	2
<b>1 - суходольных внепойменных лугов и залежей</b>	
1.1 - в мае	
1.1.1 - на цветах одуванчика	<i>Syrphus ribesii</i> - 21 <i>Helophilus hybridus</i> - 8 <i>Pipizella viduata</i> - 7 <i>Melanostoma scalarre</i> - 6 <b>17; 29; 4</b>
1.1.2 - на цветах вишни	<i>Chrysotoxum vernale</i> - 12 <i>Helophilus parallelus</i> - 12 <i>Eristalis arbustorum</i> - 10 <i>Syrphus ribesii</i> - 9 <b>13; 29; 5</b>
1.2 - в июне, июле	
1.2.1 - на цветах молочая	<i>Helophilus hybridus</i> - 28 <i>Myathropa florea</i> - 14 <i>Chrysotoxum festivum</i> - 10 <i>Suritta pipiens</i> - 6 <i>Sphaerophoria scripta</i> - 4 <i>Eristalis arbustorum</i> - 4 <b>8; 36; 6</b>
1.2.2 - на цветах гулявника	<i>Eristalis abusiva</i> - 18 <i>Eristalinus sepulchralis</i> - 16 <i>Eristalis arbustorum</i> - 14 <i>Helophilus parallelus</i> - 14 <i>Syritta pipiens</i> - 6 <i>Parhelophilus consimilis</i> - 8 <b>36; 25; 10</b>
1.2.3 - на цветах лабазника	<i>Helophilus hybridus</i> - 45 <i>Eristalis anthrophorina</i> - 16 <b>8; 10; 2</b>
1.2.4 - на разнотравье (жабрица, лабазник, подмаренник и др.)	<i>Sphaerophoria scripta</i> - 25 <i>Helophilus hybridus</i> - 10 <i>Eristalinus sepulchralis</i> - 10 <i>Myathropa florea</i> - 8 <i>Eristalis abusiva</i> - 5 <b>8; 26; 10</b>
1.3 - в июле, на цветах жабрицы	<i>Eristalis interrupta</i> - 33 <i>Myathropa florea</i> - 23 <i>Helophilus hybridus</i> - 16 <b>3; 12; 3</b>
1.4 - в июле, на цветах борщевика	<i>Volucella pellucens</i> - 30 <i>Myathropa florea</i> - 16 <i>Epistrophe glossularia</i> - 6 <i>Eristalis baltheatus</i> - 6 <i>Cheilosia illustrata illustrata</i> - 5 <b>11; 31; 9</b>
<b>2 - сырых внепойменных лугов и озерной поймы</b>	
2.1 - в мае, на цветах калужницы	<i>Cheilosia pubera</i> - 29 <i>Dasysyrphus venustus</i> - 16 <i>Anasimyia interpuncta</i> - 12 <i>Dasysyrphus nigricornis</i> - 10 <i>Cheilosia vernalis</i> - 7 <b>24; 27; 10</b>

1	2
2.2 - в июне, июле	
2.2.1 - в июне, на цветах лютика	<i>Chrysotoxum festivum</i> - 33 <i>Eristalinus sepulchralis</i> - 22 <i>Eristalis abusiva</i> - 14 <i>Sphaerophoria scripta</i> - 9 <i>Helophilus hybridus</i> - 8 <i>Melanostoma scalare</i> - 6 <b>9; 17; 6</b>
2.2.2 - в июне, на разнотравье (лютики, лисохвост, лапчатка)	<i>Chrysotoxum festivum</i> - 26 <i>Eristalis abusiva</i> - 18 <i>Eristalinus sepulchralis</i> - 13 <i>Helophilus hybridus</i> - 9 <i>Syritta pipiens</i> - 6 <b>21; 27; 7</b>
2.2.3 - в июле, на разнотравье (жабрица, лабазник)	<i>Eristalinus sepulchralis</i> - 28 <i>Helophilus hybridus</i> - 18 <b>9; 29; 2</b>
2.3 - в июле, на цветах жабрицы	<i>Cheilosia vulpina</i> - 58 <i>Myathropa florea</i> - 13 <i>Syritta pipiens</i> - 8 <i>Eristalis arbustorum</i> - 7 <i>Cheilosia velutina</i> - 6 <b>10; 13; 5</b>
2.4 - в августе, сентябре	
2.4.1 - на цветах астры	<i>Sphaerophoria scripta</i> - 40 <i>Helophilus parallelus</i> - 19 <i>Eristalinus sepulchralis</i> - 13 <i>Helophilus hybridus</i> - 9 <i>Eristalis abusiva</i> - 6 <b>43; 22; 7</b>
2.4.2 - на цветах пустореберника	<i>Sphaerophoria scripta</i> - 52 <i>Chrysotoxum festivum</i> - 11 <i>Helophilus hybridus</i> - 6 <i>Myathropa florea</i> - 6 <i>Eristalis abusiva</i> - 5 <b>27; 29; 5</b>
2.4.3 - на разнотравье (пустореберник, астра, частуха, кермек, синеголовник, осот)	<i>Sphaerophoria scripta</i> - 18 <i>Eristalis arbustorum</i> - 6 <i>Syritta pipiens</i> - 6 <i>Platycheirus clypeatus</i> - 5 <i>Platycheirus fulviventris</i> - 5 <i>Chrysotoxum festivum</i> - 5 <b>39; 48; 17</b>
2.4.4 - на цветах гулявника	<i>Sphaerophoria scripta</i> - 16 <i>Eristalis arbustorum</i> - 15 <i>Syritta pipiens</i> - 14 <i>Eristalis abusiva</i> - 13 <i>Eristalis tenax</i> - 52 <i>Helophilus parallelus</i> - 9 <b>35; 22; 9</b>
<b>3 - сырых лугов речной поймы</b>	
3.1 - в мае, на цветах калужницы	<i>Melanostoma scalare</i> - 65 <i>Cheilosia vernalis</i> - 6 <i>Anasimyia interpuncta</i> - 6 <b>20; 17; 3</b>
3.2 - в мае	
3.2.1 - на цветах одуванчика	<i>Sphaerophoria scripta</i> - 33 <i>Cheilosia vernalis</i> - 14 <i>Anasimyia interpuncta</i> - 9

1	2
3.2.2 - на цветах груши	<i>Dasysyrphus venustus</i> - 6 <i>Cheilosia flavipes</i> - 5 21; 25; 6 <i>Sphaerophoria scripta</i> - 43 <i>Melanostoma scalare</i> - 15 10; 13; 2
3.3 - в июне, на цветах таволги	<i>Syrphus ribesii</i> - 31 <i>Cheilosia lasiopa</i> - 15 <i>Eristalis arbustorum</i> - 15 13; 27; 3

озерных пойм. Отличным от всех оказался класс 2.1, в котором доминировали журчалки родов *Cheilosia* и *Dasysyrphus*. Лидирующими видами июньского и июльского комплексов в этом типе, как и в первом, оказались представители родов *Eristalis*, *Helophilus* (Eristalini), а также *Chrysotoxum* (Syrphini) и *Syrpitta* (Milisiini). В августе и сентябре (класс 2.4) наибольшая численность среди всех журчалок свойственна *Sphaerophoria scripta*. В подклассах этого класса состав лидирующих видов меняется незначительно, колеблется только их обилие. Существенно отличается комплекс, свойственный жабрице в июле, за счет присутствия журчалок рода *Cheilosia* и комплекс, характерный для разнотравья в августе, за счет видов рода *Platycheirus*. Несмотря на то что класс 2.3 в структуре населения выбивается из общего ряда сообществ сырых внепойменных лугов и близок к комплексам суходольных лугов, он отнесен при идеализации в соответствии с принятым объяснением именно к этому типу населения.

Выделение третьего типа сообществ - сырых лугов речной поймы, как и второго, определяется переувлажнением, влияющим на характер произрастающей растительности. Этим местообитаниям свойственны заросли ивняков, отсутствующих в других биотопах. Доля *Cheilosia vernalis* и *Anasimyia interpuncta* значительно больше на цветах одуванчика, чем калужницы, а в комплексе, связанном с грушей, они вообще не входят в состав лидеров. *Melanostoma scalare*, доминирующий среди лидеров на цветах калужницы, преобладает и на цветах груши, однако его доля на этом растении существенно меньше, чем у *Sphaerophoria scripta*. Последний вошел в число лидеров только класса 3.2. Сирфидокомплекс таволги пойменного луга в июне (класс 3.3), как уже отмечено, имеет высокую степень сходства с классом 1.1. Комплекс журчалок таволги отнесен в идеализированной классификации к третьему типу населения.

Для объяснения пространственно-временных изменений сирфидокомплексов опреде-

Таблица 2

Оценка силы и общности связи факторов среды с территориальной неоднородностью населения мух-журчалок лугов Южного Зауралья (n = 23)

Фактор, режим	Учетная дисперсия, % (по усредненным данным)
Сезонные различия теплообеспеченности (по месяцам)	40
Состав цветущих кормовых растений	9
Рельеф (пойменный режим)	4
Увлажнение	0,3
Все факторы	46
Режимы по структуре	59
Режимы по классификации	35
Все факторы и режимы	67
Множественный коэффициент корреляции	0,82

лена индивидуальная оценка силы и общности связи с факторами среды их обитания (табл. 2). Судя по ним, наиболее значимым фактором пространственно-временной неоднородности населения мух-журчалок лугов Южного Зауралья оказалось сезонное различие теплообеспеченности (40 % учтенной дисперсии). На втором месте стоит состав цветущих кормовых растений – 9 %. Несколько слабее оказалось влияние рельефа – 4 %. Воздействие увлажнения незначительно – 0,3 %. Всеми факторами учитывается 46 % дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Информативность всех выявленных факторов и режимов вместе составила 67 %.

На неоднородность распределения мух-журчалок в пространстве и времени кроме выявленных эмпирических факторов могут влиять и освещенность, температура, влажность воздуха. Влияние этих факторов на распределение сирфид рассматривалось ранее, как правило, отдельно, либо отмечалось их совокупное воздействие без какой-либо оценки. Использование данных суточных учетов позволило оценить силу и общность их воздействия на изменение облика населения сирфид в пространстве и времени. В анализ включены только те учеты, для которых известны оценки всех параметров для каж-

дого учтенного часа. В итоге расчеты проведены по 222 исходным вариантам населения.

Наибольшим оказалось влияние освещенности – 5 %, температуры и влажности воздуха – по 2 % (табл. 3). Значительно выше оценки связи неоднородности населения с сезонным различием теплообеспеченности, составом цветущих кормовых растений и увлажнением почв. Эти факторы и, кроме того, влияние рельефа выявлены и при автоматической классификации.

Использование кластерного анализа позволило упорядочить представления об иерархии факторов, определяющих неоднородность населения сирфид, и дать оценку связи с каждым из них. Информативность режимных представлений и факторов составила 27 и 29 % соответственно. Так же, как и по усредненным данным, наиболее значимо влияние сезонного хода развития природы – 21 %, несколько меньше – состава цветущих кормовых растений – 13 %. Влияние рельефа невелико. Всеми факторами в целом (исходными и эмпирическими) можно объяснить по 34 % дисперсии коэффициентов сходства сирфидокомплексов, а информативность представлений по всем факторам и режимам равна 37 %. В итоге система, отображающая пространственно-временную

Т а б л и ц а 3

Оценка силы и общности связи факторов среды с территориальной неоднородностью населения мух-журчалок лугов Южного Зауралья (n = 222)

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %
<b>Исходные представления</b>	
Сезонные различия теплообеспеченности (по месяцам)	21
Состав цветущих кормовых растений	13
Увлажнение почв	5
Освещенность	5
Температура воздуха	2
Влажность	2
Все исходные факторы	34
<b>Эмпирические представления</b>	
Сезонные различия теплообеспеченности (по месяцам)	21
Состав цветущих кормовых растений	13
Увлажнение	5
Рельеф (пойменный режим)	0,5
Все эмпирические режимы	27
» » факторы	29
Все факторы и режимы эмпирические	33
» » исходные и эмпирические	34
Все исходные и эмпирические факторы и режимы	37

неоднородность облика населения сирфид лугов Южного Зауралья, подобранная с помощью кластерного анализа, включает семь факторов и 14 природных режимов. Первые учитывают 29 % дисперсии коэффициентов сходства исходных вариантов сирфидокомплексов, вторые – 27 %, а вместе оба набора – 33 %. Расчеты по шести факторам среды, связь с которыми следовало оценить исходя из априорных представлений, учитывает 34 % дисперсии тех же коэффициентов, т.е. всего на 1 % больше. Обе системы вместе совпадают с 37 % дисперсии, т.е. они сильно скоррелированы и почти не дополняют друг друга.

Достоинство методов кластеризации заключается в возможности выявления основных структурообразующих факторов и их сочетаний (режимов). Однако в нашем случае выявить новые, не известные ранее факторы не удалось. В целом невысокая оценка связи определяется ненормированностью сбора и недостаточностью объема собранных данных. Усреднение исходных вариантов увеличивает оценки силы и общности связи почти вдвое, что свидетельствует о достаточных для прогноза представлениях об основных структурообразующих факторах.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При сравнении фаун и населения мух-журчалок выделенных биотопов разными методами наибольшее сходство оказалось между сирфидокомплексами сырых и мезофитных биотопов, менее похожи сообщества колков, лесов, садов и остепненных лугов. Основные тенденции неоднородности сирфидокомплексов связаны с облесенностью и характером формирования пойм. Отклонения от этих тенденций обусловлены воздействием аридизации и распашки.

Сирфидокомплексы различных типов лугов Южного Зауралья подразделяются на три связанных между собой типа населения: суходольных внепойменных лугов и залежей; сырых лугов внепойменных и озерных пойм; сырых лугов речных пойм. Сходство между ними сравнительно велико из-за отсутствия принципиальных различий в самой среде обитания. Каждому типу свойственна времен-

ная (по месяцам) неоднородность населения, а также изменчивость наборов видов мух-журчалок, питающихся на разных видах растений. Эти сирфидокомплексы, несмотря на невысокую специфику лугов изученной территории, все же отличаются по видовому составу, обилию и видовому богатству мух-журчалок. Для каждого типа населения характерны свои лидирующие виды. Среди них в суходольных лугах почти всегда присутствовал *Helophilus hybridus*. В июльских комплексах зонтичных в число лидеров входит *Myathropa florea*, а в мае-июне – *Syrphus ribesii*. На сырых лугах, независимо от рельефа и сезона, наиболее обилён *Sphaerophoria scripta*. В мае на сырых внепойменных и пойменных лугах преобладал *Anasimyia interpuncta*. По оценкам связи факторов среды с неоднородностью населения мух-журчалок выявлена иерархия этих факторов. Ведущим из них можно считать сезонный ход развития природы (сезонные различия теплообеспеченности).

Автор искренне признателен Ю. С. Равкину за участие в интерпретации полученных результатов, И. Н. Богомоловой и Л. В. Писаревской за математическую обработку данных, А. В. Баркалову и Р. Ю. Дудко за ценные советы и замечания.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Л. Г. Вартапетов, С. М. Цыбулин, С. Г. Ливанов и др., *Успехи совр. биологии*, 2001, **121**: 6, 604–614.
2. Ю. С. Равкин, Л. Г. Вартапетов, В. А. Юдкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 2002, **6**, 735–755.
3. Ю. С. Равкин, С. М. Цыбулин, С. Г. Ливанов и др., *Успехи совр. биологии*, 2003, **123**: 4, 409–420.
4. С. М. Цыбулин, К. В. Торопов, Ю. С. Равкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 2003, **3**, 327–247.
5. А. В. Бондаренко, Ю. П. Малков, П. Ю. Малков, Н. П. Малков, *Зоол. журн.*, 1999, **78**: 9, 1073–1079.
6. Ю. П. Малков, П. Ю. Малков, *Сиб. экол. журн.*, 1996, **3**: 2, 131–135.
7. П. Ю. Малков, Там же, 1999, **5**, 563–571.
8. С. В. Чеснокова, М. А. Лебедева, Ю. П. Малков, Там же., 2002, **4**, 449–454.
9. С. К. Стебаева, Е. П. Бондаренко, В. И. Шадрин, *Фауна и экология ногохвосток (Collembola)*, М., Наука, 1984, 131–158.
10. Л. В. Омельченко, *Сиб. экол. журн.*, 1996, **3–4**, 227–237.
11. Л. В. Омельченко, З. А. Жигульская, *Успехи совр. биологии*, 1998, **118**:3, 299–304.
12. Л. В. Омельченко, *Сиб. экол. журн.*, 2004, **4**, 493–500.

13. С. В. Чеснокова, Л. В. Омельченко, Там же, 2004, 4, 481–492.
14. Л. В. Петрожицкая, В. И. Родькина, Там же, 2003, 3, 371–376.
15. А. К. Багачанова, Фауна и экология мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Якутии, Якутск, 1990, 18–27.
16. Д. И. Грицкевич, Экология мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Нижнего Приамурья. Дис. ... канд. биол. наук, Комсомольск-на-Амуре, 1998.
17. В. С. Сорокина, Тез. докл. обл. науч.-практ. конф. 3-го фестиваля-конкурса науч.-исслед., тех. и прикладного творчества молодежи и студентов, Курган, 2000, 48.
18. Н. А. Уткин, Простейшие и беспозвоночные Курганской области, Курган, 1999, 8–10.
19. В. А. Мутин, Систематика и эколого-фаунистический обзор отдельных отрядов насекомых Дальнего Востока, Владивосток, 1983, 100–109.
20. Ю. А. Песенко, Экология, 1972, 1, 89–95.
21. Ю. А. Песенко, Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях, М., Наука, 1982.
22. В. А. Трофимов, Ю. С. Равкин, Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113–115.
23. Р. Л. Наумов, Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Моск. обл. пединститут, 1964.
24. Д. Харвей, Научное объяснение в географии, М., Прогресс, 1974.
25. Ю. С. Равкин, Птицы лесной зоны Приобья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1978.

## **Spatiotemporal Structure and Organization of Syrphidocomplexes of the South Transural Region**

V. S. SOROKINA

A comparison of faunas and populations of hover flies of ten biotope types of the South Transural region was carried out using various treatment methods. The maximal similarity was found between syrphidocomplexes of wet and mesophyte biotopes, less similar are communities of isolated forest stands, forests, gardens and steppified meadows. Spatiotemporal changes in their populations are described. The bonding and commonness force between the heterogeneity of communities and environment are estimated. A greater role of seasonal than spatial changes of population is found.