

[Spatiotemporal structure and organization of syrphid complexes in the south Trans-Ural region]

Sorokina VS (2005)

Siberian Journal of Ecology 12(3): 401-415

Introduction

The spatial-temporal structure and organization of the community have been studied to a greater extent for birds, amphibians and mammals (from the latest publications (1-4)), and relatively few works are devoted to insects. There are studies carried out in Altai and Western Siberia to identify spatial heterogeneity in the assemblages of butterflies [5-8], Lepidoptera (9), ants (10-13) and midges (14).

Information on the biotope distribution of insects is mainly presented as an addition to the faunistic lists, sometimes accompanied by data on the abundance in each habitat. Much less work is devoted to the assemblages of certain groups of this or that biotope, and to the identification of environmental factors that determine the heterogeneity of these assemblages.

For syrphids, the biotope distribution has been studied in the territory of Yakutia [15] and in the Far East [16]. Some information is available for the southern Trans-Urals [17]. These works provide data on the habitats of hoverflies and their preferred biotopes. The similarity of the faunas of syrphids at the biotope level has been shown only for the Far East. Comprehensive studies to identify the organization of syrphid assemblages in space and time have not been carried out. In addition, no environmental factors have been identified that determine a particular distribution of hoverflies in a study area.

This work is devoted to the spatiotemporal heterogeneity of hoverfly assemblages in the territory of the southern Trans-Urals. The tasks are reduced to comparing the syrphid complexes of various biotopes, identifying spatio-temporal changes in their community and a set of factors that determine these changes, as well as assessing the strength and commonality of the relationship between the heterogeneity of assemblages and the environment.

Materials & Methods

The studies were carried out in the spring-autumn period (May - September) in 2000-2002 on the territory of the South-Eastern Urals. Most of the studied region is occupied by the Kurgan region, the extreme points of the boundaries of which correspond to 54° 11' - 56° 50' North latitude and 61° 58' - 68° 43' East longitude (18). The South-eastern Urals include the southern part of the Tyumen region, as well as the southeastern part of the Sverdlovsk region.

Counts of hoverflies were carried out on damp off-floodplain, floodplain river, lacustrine, steppe and mesophytic (bordering) meadows, fallow lands, meadow plots in pine-deciduous forests and in the pine-deciduous forests themselves, in birch and aspen groves, as well as orchards. A total of 250 ten-minute counts and 47 counts of daily activity of hoverflies were carried out. Daily counts were carried out only in seven biotopes (on damp off-floodplain and floodplain, steppe and mesophytic (bordering) meadows, on fallow lands and in gardens) in the vicinity of Kurgan, p. Lisie (Lebyazhievsky district), pos. Iskra (Zverinogolovsky District) and the village of Bogandinsky (Tyumen district). Anthophilous insects were collected from the following plant species during the daylight period: *Salix cinerea*, *Salix triandra*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *Sisymbrium loeselii*, *Cerasus vulgaris*, *Filipendula vulgaris*, *Spiraea crenata*, *Euphorbia virgata*, *Cenolophium denudatum*, *Heracleum sibiricum*, *Seseli libanotis*, *Taraxacum officinale* and *Tripolium pannonicum*. In total, 13,000 hoverfly specimens were collected and processed during the counting period. When assessing the abundance of

syrphids (individuals / 10 min) in each biotope, insects were counted during the hours of their maximum activity by sweeping the grass stand (for small species) and individual catching of flies directly from flowers. When sweeping, 250 strokes of the net were made in 10 minutes. The insects were removed from the net after every 50 strokes. When flies were individually captured from flowers and leaves without interruption for 10 min, all observed syrphids were captured. In this case, the net was in an upright position and the flies accumulated in the corner of the net.

Daily counts were carried out according to two methods of Mutin [19], which are as follows: 1) on plants of particular species, one and the same collector caught all anthophilous insects continuously, without removing them from the net one by one, during the first 10 minutes of each hour during the daylight period, while the net was in an upright position and the flies accumulated in the corner of the net; 2) from flowers of plants of different types, as well of all the flies seen among the grass stand, at the same time the same collector caught only syrphids.

The first method does not allow obtaining reliable information on the activity of syrphids during the day, since it is impossible to take into account all the species of hoverflies flying during this period on one plant species. This is allowed by the second method, when it is possible to collect from different plants all the syrphids seen on the entire counting site. The counting site is a strip 100 m long and 5-10 m wide among abundantly flowering herbaceous plants or shrubs. In each month - from May to September inclusive - on average, two daily counts were carried out.

The Shimkevich-Simpson coefficient was used to assess the faunistic similarity of syrphids at the biotope level, and the Chekanovsko-Serensen coefficient was used to assess the similarity of the assemblages of different biotopes [20, 21]. Statistical processing of the material was carried out using Microsoft Excel and Statistica programs. When constructing dendrograms of the difference, the method of unweighted paired groups by means was used.

To analyze the heterogeneity of syrphid complexes of meadows, we used the results of daily counts carried out in the summer-autumn period of 2002 on meadows of different types and various food plants during their flowering period. All the calculations include indicators obtained on 28 daily counts. Within each variant, there were 10-13 ten-minute segments of each hour (the total number of initial variants was 333). To classify complexes of hoverflies, a matrix of similarity coefficients based on averaged and initial values was used. The classification was performed using one of the multivariate analysis methods (factor classification) - a qualitative analogue of principal components analysis [22]. As a measure of similarity, the Jaccard coefficient for quantitative characteristics was adopted [23].

According to this program, all considered options were subdivided into an unspecified number of groups according to the greatest similarity of the samples included in them. Large groups of the first division (in which at least five options) were further subdivided into smaller ones until it was possible to establish a natural regime for each of them, which determines the difference between one or another subgroup. The main purpose of such automatic classifications in zoogeography is to identify the relationship between changes in complexes and environmental factors [24]. The advantage of such a classification is that it is not associated with a preliminary selection of the characteristics of assemblages or environment, except for the similarity rate.

The assessment of the strength and generality of the relationship between environmental factors and their inseparable combinations (natural regimes) with the spatial differentiation of the syrphid assemblages was carried out using a linear qualitative approximation according to the selected gradations of factors [25].

Mathematical processing was carried out in the data bank of the laboratory of zoological monitoring of the ISIEZh SB RAS.

Results

Spatial and typological structure of syrphid complexes

To compare the assemblages of syrphids in a number of biotopes, five counting options were carried out. The coefficients of similarity of Shimkevich-Simpson and Chekanovsky-Sierensen were used for qualitative and quantitative characteristics and the Jaccard coefficient as modified by Naumov.

[**Figure 1.** Dendrogram of differences in species composition of syrphids of different biotopes. Figs. 1 and 2 are clustered by the UPGM method; the calculation uses the Shimkevich-Simpson coefficient. слвп - wet meadows off the floodplain, слон - wet meadows of lake floodplains, СЛРП - wet meadows of river floodplains, С - orchards, 3 - fallow lands, ОЛ - steppe meadows, МЛ - mesophytic meadows, К - [birch-aspen] groves, Л - forests, оул - open areas in the forests]

In terms of the species composition of hoverflies, the assemblages of groves, forests and open areas among them differed most from others (Fig. 1). In this group, greater similarity was found in the syrphid complexes of forests and open areas in forests, mainly due to species of the genus *Xylota* (coefficient of difference, Kr - 0.19). All other variants are combined into the second class, within which the similarity of the faunas is relatively high. The similarity of the hoverfly faunas of different biotopes is most likely determined by the common composition of food plants of adult syrphids. Within the second cluster, the fauna of steppe meadows is the most specific. Mesophytic meadows and gardens differed less (Kr - 0.05), as well as damp off-floodplain meadows and meadows of lacustrine floodplains (Kr - 0.13). The fauna of gardens and damp and mesophytic meadows are similar (Kr - 0.12 and 0.07, respectively). Some uniqueness was noted in the fauna of wet meadows of river floodplains and fallow lands (Kr - 0.15), which were combined into a separate subclass. Wet floodplain meadows are distinguished primarily by the presence of a large number of *Cheilosia*, which are not typical for other biotopes. The similarity with fallow lands is determined by *Paragus bicolor*, *Dasysyrphus lunulatus*, *Cheilosia barbata*, *Cheilosia flavipes*, *Cheilosia gigantea*, *Mallota eurasiatica*, *Mallota tricolor* and *Eumerus tuberculatus*, which have not been found in other wet biotopes.

The analysis of the similarity of the assemblages of hoverflies of different biotopes was carried out on the basis of the results of individual collection and sweeping. The syrphid assemblages of different biotopes upon individual counting of hoverflies turned out to be different, in contrast to the similarity of the faunas (Fig. 2). Garden assemblages differed significantly from all others (Kr - 0.62). Due to the high abundance of such late-flying species as *Syrphus vitripennis*, *Helophilus parallelus*, *Eristalis arbustorum*, *Eristalis tenax* and *Syrritta pipiens*, the assemblage of gardens is most similar to the assemblage of fallows (Kr - 0.4). A separate cluster was formed by the syrphid complexes of wet biotopes, open areas in forests, mesophytic meadows and fallow lands. The similarity between them is due to the high number of hoverflies associated with damp places - *Melanostoma*, *Platycheirus*, *Pyrophaena*, *Anasimyia*, *Eristalis*, *Orthonevra*, *Neoascia* and common forage plants. Within this cluster, the assemblage of wet meadows of lacustrine floodplains and fallow lands has the greatest difference with the assemblages of other biotopes (Kr - 0.22), the similarity between which is determined mainly by hoverflies of the genus *Eristalis*. It was not possible to explain the unification of the assemblage of steppe meadows and forests, carried out according to the features of the algorithm for maximum similarity. Judging by the other M difference coefficients, the syrphid complexes of steppe meadows are closest to the assemblages of damp off-floodplain meadows, which is due to the high abundance of *Sphaerophoria scripta*, *Helophilus parallelus*, *Eristalis arbustorum* and *Eristalis abusiva* (Kr - 0.16).

[Figure 2: Dendrogram of differences in syrphid assemblages of different biotopes (individual method of accounting, 2002r.)]

When constructing a dendrogram, differences in the assemblages of hoverflies taken by the sweeping method, could not be distinguished from individual variants. The dendrogram has a comb-like appearance, which indicates a high level of similarity of the analyzed variants, and this complicates the interpretation of the results obtained. Better interpreted are the results obtained by the Jaccard coefficient for qualitative and quantitative characteristics using the method of factor classification, and construction of structural graphs. Their use makes it possible to identify with greater certainty the main spatial trends and environmental factors that determine the change in syrphid assemblages. In contrast to dendrograms, where the degree of assemblage proximity can be seen only as a hierarchical inclusion in taxa of the highest rank, the graphs reflect the most significant connections of all the identified classes of assemblages (Fig. 3).

According to the similarity of faunas, it is expedient to divide all analyzed variants into five classes (Fig. 3, A). The greatest similarity was found between the faunas of wet and mesophytic habitats. A similar unification can be traced on the dendrogram (see Fig. 1), but the same cluster also includes the fauna of gardens, which, as noted, is characterized by a high similarity with the assemblages of many biotopes. In the considered scheme, the fauna of gardens, as well as steppe meadows, groves and forests, is separated into separate classes. The exception was the fauna of open areas among the forest. It is most similar to the forest fauna during the first clustering, and in this scheme it forms a single class (1) with the faunas of different meadows. All classes are arranged in such a way that two main trends in the change of syrphid complexes can be clearly traced. The first vertical row in the diagram shows changes in assemblage heterogeneity associated with afforestation, i.e., the transition from different types of meadows to forests. Horizontal changes are associated with aridization - from damp and mesophytic meadows to steppe meadows, as well as plowing when moving to orchards.

The spatial structure of syrphid assemblages, revealed by the results of individual counts, largely repeats the described scheme. It has the same number and composition of classes located in the same sequence (Fig. 3, B). Only the connections between the assemblages of groves, gardens, and steppe meadows are insignificant according to these data. Differences in the assemblages of orchards, groves, forests, and steppe meadows from all other biotopes were also traced in the dendrogram (see Fig. 2). The cluster of meadow assemblages completely coincided with the first class in this scheme. There is no unexplained association of the assemblage of steppe meadows and forests on the graphs. As you can see from the diagram, the common dominant of the garden assemblage and the first class was *Eristalis arbstorum*, and with the second class, *Eristalis tenax*. The unification of the assemblage of open areas in forests with the faunas of various meadows (first class) is determined by the abundance of *Sphaerophoria scripta*, *Melanostoma scalare* and *Dasysyrphus venustus*, and steppe meadows by the abundance of only *Sphaerophoria scripta*. However, the participation of this species in steppe meadows is much higher than in wet and mesophytic biotopes (81 and 21% of the total abundance, respectively).

[**Figure 3:** Spatial structure of syrphid assemblages of various biotopes of the southern Trans-Urals (according to the results of individual captures). A - the similarity of the faunas; B - the similarity of the assemblage. On Figs 3 & 4 the digits in the icons show the class number, the lines between them show the significant interclass similarity (the average value is shown next to it). Arrows correspond to the main directions of changes in syrphid complexes and environmental factors determining these changes. The names of the biotopes are given by the class number; total abundance / number of marked species / number of background species. Conventional definitions: square - forest assemblage; circle - mosaic habitats in terms of afforestation; inverted triangle - open habitats with relatively poor productivity; triangle - the same for rich productivity. horizontal axis - Aridization (above) plowing (below); vertical axis - Afforestation
1 = Wet and mesophytic meadows, fallow lands and open areas in forests; 2 = Steppe meadows; 3 = groves; 4 = forests; 5 = gardens]

The vertical and horizontal rows, as in the previous diagram, reflect the changes in the syrphid assemblages associated with afforestation, aridization, and plowing. At the same time, with the transition from different types of meadows to forests, the total abundance of hoverflies, the total number of recorded species, and the

number of background species decrease. In general, hoverfly assemblages change in this direction, despite the fact that *Sphaerophoria scripta* was the main species in all biotopes. Representatives of the genus *Cheilosia* should be noted among the predominant species inherent in groves and forests.

[**Figure 4.** Spatial structure of syrphid complexes of different biotopes of southern Trans-Urals (according to the results from sweeping).

Horizontal axis - aridization (1st half), plowing (2nd half); Vertical axis - nature of the origin of the floodplains 1 = damp floodplain meadows; 2 = wet meadows of river floodplains; 3 = wet meadows of lacustrine floodplains; 4 = mesophytic steppe meadows and open areas in the forest; 5 = fallow land]

The spatial structure of hoverfly assemblages recorded by sweeping is somewhat different (Fig. 4). Of the considered biotopes, the analysis did not include fallows, forests and orchards, where sweeping is extremely difficult, and therefore the effect of forest cover cannot be traced in the diagram, and the clustering result gives a more detailed display of changes in the assemblages of open spaces. The closest assemblages in this case were mesophytic and steppe meadows and open areas among the forest (class 4). The similarity between them is due to the abundance of *Melanostoma scalare*, *Pipizella viduata*, *Sphaerophoria scripta* and *Syrirta pipiens*. The heterogeneity of assemblages of wet meadows of different types (classes 1-3) is associated with the nature of the origin of the floodplains. These meadows were distinguished by a high number of representatives of the genera *Melanostoma*, *Platycheirus* and *Neoascia*. Constantly met in cuttings, albeit in small numbers, are *Anasimyia interpuncta* and *Eristalinus sepulchralis*. The assemblage of syrphids of mesophytic and steppe meadows, as well as fallows, is significantly different. However, the assemblage of this class has background species in common with damp meadows - *Melanostoma scalare* and *Sphaerophoria scripta*. The main directions of changes in horizontal rows illustrate the influence of aridization and plowing from wet meadows to fallow lands, where the number of common and background species and the total abundance decrease significantly.

Thus, when the faunas and assemblages of hoverflies of the studied biotopes were compared by different methods, the greatest similarity was found between the syrphid complexes of wet and mesophytic biotopes; the assemblages of groves, forests, gardens, and steppe meadows were less similar. The main tendencies to homogeneity of syrphid complexes were associated with afforestation and the nature of floodplain formation. Deviations from these trends were due to the effects of aridization and plowing. By using the Jaccard coefficient with the Naumov modification and the construction of structural graphs, it was possible to trace in more detail the differences in the syrphid complexes of different biotopes.

Spatial-temporal organization of syrphid complexes (according to the example of meadow assemblages)

Using the example of meadows as the main habitat of hoverflies of the Southern Trans-Urals, changes in the assemblages were analyzed in order to identify the environmental factors that determine the heterogeneity, and to assess the strength and generality of the relationships behind these changes. At the first stage of processing, all 333 original samples were classified, that is, the data of ten-minute counts of each hour. It was not possible to achieve a clear interpretation of the results due to significant differences within the classes, but the differences between the complexes of syrphid meadows of river floodplains and off-floodplain habitats were well characterized. Therefore, the data of ten-minute counts per day were averaged separately for each biotope, month and food plant. At the same time, the number of analyzed samples decreased to 23, which simplified the interpretation of the results of the performed calculations due to the elimination of daily differences. As a result, the differences between the identified groups coincided with the seasonal development of nature, including the flowering of forage plants and the specificity of the biotope. As in the first stage [of the analysis], but even more distinctly, in this case, differences appeared in the complexes of off-floodplain dryland habitats (meadows and fallow lands); off-floodplain and lacustrine-floodplain damp meadows; and wet meadows of river floodplains. Time series for these biotopic subdivisions are accepted as hoverfly assemblage types. Classes correspond to differences through time, and division into subclasses

coincides with differences in the composition of flowers as forage plants. Fig. 5 shows the spatio-temporal structure of the hoverfly assemblages of different types of meadows, i.e., the general nature of the territorial and temporal changes in their assemblages. In each of the considered types, the ordering of the structure from top to bottom is determined by the month of the year and the flowering of forage plants, i.e., it can be said that the main changes in the appearance of the hoverfly assemblage are associated with the seasonal development of nature. In dry off-floodplain lands from class 1.1 to class 1.4, a change in the composition of the prevailing syrphid species is more or less clearly traced. The similarity of the classes of this type of assemblage is associated with the high abundance of *Helophilus hybridus*, which prevails here. The assemblage of dry meadows and fallow lands (class 1.2) is characterized by the highest species richness of hoverflies and a low density. In general, the considered type of assemblage is attributed to a low number of syrphids with a relatively large number of species. It should be noted the heterogeneity of the assemblage of classes 1.3 and 1.4 is associated primarily with the food plants - *Seseli libanotis* and *Heracleum* (Apiaceae), which bloom at the same time and in the same biotope. The hoverfly assemblage feeding on *Seseli* was much poorer than that of *Heracleum*, both in abundance and in the number of species. *Myathropa florea* was noted among the main species in both cases. In the complex associated with *Heracleum*, *Volucella pellucens* and *Epistrophe grossulariae* are usually the main species, which were less frequent and less abundant in other biotopes. It is noteworthy that the July complex of syrphids feeding on *Seseli* in damp meadows (class 2.3), and the June complex characterised by *Filipendula* in floodplain meadows (class 3.3), turned out to be closer to the assemblages of dry meadows than wet ones. The similarity in the first case is determined by the abundance of *Myathropa florea*, found mainly on Apiaceae. In the second case, the closeness of the assemblages on *Filipendula* and *Cerasus* flowers, and syrphids feeding on *Taraxacum*, is associated with a high and relatively uniform abundance of *Syrphus ribesii*. The flowering of these plants often overlaps in terms of timing, which determines the presence of common species. Thus, judging by the examples, horizontal changes in the diagram are associated not only with an increase in moisture, but also with the composition of flowering food plants.

[**Figure 5:** Spatio-temporal structure of syrphid assemblages in the meadows of the southern Trans-Urals. The numbers 1.1-3.3 show the class numbers. The timing of the counts, the composition of flowering food plants, and the top three (by abundance) syrphids are given alongside; the total number of individuals for one count and the number of species encountered. 1 = dry non-floodplain meadows and fallow lands: 1.1 May (*Taraxacum*, *Cerasus*), 1.2 June, July (*Euphorbia*, *Sisymbrium*, *Filipendula*, forbs), 1.3 July (*Seseli*), 1.4 July (*Heracleum*) 2 = damp off-floodplain meadows and lacustrine floodplains: 2.1 May (*Caltha*), 2.2 June, July (*Ranunculus*, forbs), 2.3 July (*Seseli*), 2.4 August, September (*Aster*, *Cenolophium*, *Sisymbrium*, forbs) 3 = wet meadows of river floodplains: 3.1 May (*Caltha*), 3.2 May (*Taraxacum*, *Pyrus*) 3.3 June (*Filipendula*). **Axes** (figure on the right): *horizontal* - moisture (rightwards), composition of flowers (leftwards); *vertical* - Seasonal development of nature & composition of flowers]

A clearer change of the prevailing species can be traced in damp meadows both outside the floodplain and in lacustrine floodplains. The change in the assemblage of each class in the top-down diagram, as already noted, is associated with the seasonal development of nature, including an increase in the number of forage plants. In this series, the most different from the others was the hoverfly complex characteristic of *Caltha* in May (class 2.1), which is similar to the June-July complex (class 2.2). Among the leading species of this class, one should name *Cheilosia pubera*, not found in other biotopes, but here its share is relatively high (29% of the total abundance). The common leaders of classes 2.2 and 1.2 were *Eristalinus sepulchralis* and *Eristalis abusiva*, which determined the similarity [of the classes] (17%). In this case, the heterogeneity of the assemblage is also associated with a change in flowering plants (horizontal row of the diagram), while the common leaders were determined by seasonal differences, not habitats. In May, for classes 2.1 and 3.1, the change in assemblage is influenced primarily by moisture and not by the composition of forage plants. The similarities between these classes and class 3.2 are related to the abundance of *Anasimyia interpuncta*. The May complex of hoverflies in floodplain meadows (class 3.2) is most similar to the late summer complex of off-floodplain wet meadows (class 2.4). If we graphically depict this pattern, then the cylinder showing the degree of similarity between

different meadows will take the form of a donut (see Fig. 5). The upper surface of the cylinder with the May assemblages of hoverflies approaches its bottom due to the connection with the late summer assemblage (August-September). This is explained by the dynamics of the number of polyseasonal species, which apparently give more than one generation per year. In this case, the abundance of such species is maximum in May and August-September. Among the predominant species, *Sphaerophoria scripta* was the most common. It should be noted that the assemblage of damp meadows (second and third types) is characterized by a higher number of syrphids in comparison with dry meadows and fallow lands. The greatest number of hoverfly species was recorded on damp off-floodplain meadows in August-September (class 2.4).

As a result of the analysis of the spatiotemporal structure of the meadow assemblages, a set of environmental factors was revealed that influence the changes in these syrphid complexes. These are first of all moisture, then seasonal differences in heat supply and the associated flowering of food plants. Thus, seasonal changes are more significant than spatial ones.

Assemblage classification

On the basis of the structure graph, a classification scheme was drawn up, which reflects the general pattern of changes in syrphid complexes in meadows of different types in the Southern Trans-Urals (Table 1). The greatest differences in the hoverfly assemblages are associated with moisture and mesorelief (the presence of a river or lake floodplains and above-floodplain habitats). This is reflected in three types of syrphid assemblages. Each type, in turn, is subdivided into classes in accordance with the seasonal development of nature (for summer and autumn months of the year), and the classes into subclasses formed from hoverfly assemblages visiting the same plant or group of food plants during flowering. As a result, ten classes of syrphid assemblages were identified.

[**Table 1:** Classification of syrphid assemblages of meadows in the southern Trans-Urals.

Type, class, subclass, assemblage / the main leading species,%; density (individuals / 10-min count); species and background richness.

1 - dry meadows and fallow lands

1.1 - in May

1.1.1 on *Taraxacum* flowers

1.1.2 on *Cerasus* flowers

1.2 in June, July

1.2.1 on *Euphorbia* flowers

1.2.2 on *Sisymbrium* flowers

1.2.3 on forbs (*Seseli*, *Filipendula*, *Galium*, etc.)

1.3 in July, on *Seseli* flowers

1.4 in July, on the flowers of *Heracleum*

2 - wet out-of-floodplain meadows and lake floodplains

2.1 in May, on *Caltha* flowers

2.2 in June, July

2.2.1 in June, on *Ranunculus* flowers

2.2.2 in June, on forbs (*Ranunculus*, *Alopecurus*, *Potentilla*)

2.2.3 in July, on forbs (*Seseli*, *Filipendula*)

2.3 in July, on *Seseli* flowers

2.4 in August, September

2.4.1 on *Aster* flowers

2.4.2 on *Cenolophium* flowers

2.4.3 on forbs (*Cenolophium*, *Aster*, *Alisma*, *Limonium*, *Eryngium*, *Sonchus*)

2.4.4 on *Sisymbrium* flowers

3 wet meadows of the river floodplain

- 3.1 in May, on *Caltha* flowers
- 3.2 in May
 - 3.2.1 on *Taraxacum* flowers
 - 3.2.2 on *Pyrus* flowers
- 3.3 in July, on *Spiraea crenata* flowers]

The first type is represented by the assemblages of dry non-floodplain meadows and fallow lands. Within it, assemblages associated with hoverflies feeding on *Taraxacum* and *Cerasus* blossoms in May are distinguished as a separate class. Differences in the leading species are clearly traced in the complexes on these plants. While *Syrphus ribesii* dominated on *Taraxacum* flowers (21% of the total abundance), the share of this species on *Cerasus* was significantly lower (9%). In the June and July assemblages of hoverflies, different on different plants, *Helophilus hybridus*, among the dominants in almost all subclasses, prevailed on *Filipendula* flowers (45%) and *Euphorbia* (28%). The proportion of *Myathropa florea* increased markedly on Apiaceae flowers in July. In general, representatives of the genera *Eristalis*, *Helophilus*, *Parhelophilus* and *Myathropa* (Eristalini) were among the leading species of classes 1.2 and 1.3. The syrphid complex on *Heracleum* (class 1.4) is distinguished by the dominance of hoverflies of other tribes: *Epistrophe grossulariae*, *Episyrphus balteatus* (Syrphini), *Volucella pellucens* (Volucellini) and *Cheilosia illustrata illustrata*, *Cheilosia vulpina* (Rhingiini).

The second type of assemblage is formed by those of damp meadows, both off-floodplain and lacustrine floodplains. Class 2.1 proved to be different, dominated by hoverflies of the genera *Cheilosia* and *Dasysyrphus*. Representatives of the genera *Eristalis*, *Helophilus* (Eristalini), and also *Chrysotoxum* (Syrphini) and *Syrpitta* (Milesini) turned out to be the main species of the June and July assemblages of this type, as in the first. In August and September (class 2.4), the highest abundance among all hoverflies is characteristic of *Sphaerophoria scripta*. In the subclasses of this class, the composition of the leading species changes insignificantly, only their abundance fluctuates. The complex characteristic of *Seseli* in July, due to the presence of *Cheilosia* spp, and the complex characteristic of forbs in August, due to species of *Platycheirus*, are significantly different. Despite the fact that class 2.3 in the structure of the assemblage stands out from the general number of assemblages of damp off-floodplain meadows and is close to the complexes of dry meadows, it is attributed, according to the accepted explanation, to this type of assemblage.

The identification of the third type of assemblage (damp meadows of river floodplains) as well as the second, is determined by waterlogging, which affects the nature of the growing vegetation. These habitats are characterized by willow thickets absent in other biotopes. The share of *Cheilosia vernalis* and *Anasimyia interpuncta* is much higher on *Taraxacum* flowers than *Caltha*, and in the complex associated with *Pyrus*, they are not among the leaders at all. *Melanostoma scalare*, which dominates among the leaders on *Caltha* flowers, also prevails on *Pyrus* flowers; however, its share on this plant is significantly less than that of *Sphaerophoria scripta*. The latter was among the leaders only of class 3.2. The syrphid complex of floodplain meadows in June (class 3.3), as already noted, has a high degree of similarity with class 1.1. The *Filipendula* hoverfly complex is classified in the idealized classification as the third type of population.

To explain spatio-temporal changes in the syrphid assemblages, an individual assessment of the strength and commonality of the relationship with the factors of their habitat was determined (Table 2). Judging by them, the most significant factor in their spatiotemporal heterogeneity in the meadows of the southern Trans-Urals was the seasonal difference in heat supply (40% of the recorded variance). In second place is the composition of flowering forage plants - 9%. The influence of relief turned out to be somewhat weaker - 4%, and the moisture effect is insignificant - 0.3%. All factors account for 46% of the variance of the similarity coefficient matrix. The information content of all the identified factors and modes together amounted to 67%.

[**Table 2:** Assessment of the strength and generality of the relationship of environmental factors with the territorial heterogeneity of the hoverfly assemblages in the meadows of the Southern Trans-Urals (n = 23) factor, mode / Accounted variance,% (based on averaged data)

seasonal differences in heat supply (by months)

Composition of flowering forage plants

Moisturizing

All factors

Modes by structure

Modes by classification

All factors and modes

Multiple correlation coefficient]

The inhomogeneity of the distribution of hoverflies in space and time, in addition to the empirical factors identified, can also be influenced by illumination, temperature and air humidity. The influence of these factors on the distribution of syrphids was considered earlier, as a rule, separately, or their combined effect was noted without any assessment. The use of data from daily counts made it possible to assess the strength and generality of their impact on changes in the appearance of syrphid assemblages in space and time. The analysis includes only those counts for which estimates of all parameters for each counting hour are known. As a result, the calculations are correct for 222 of the initial samples of assemblages.

The largest effects turned out to be illumination - 5%, and temperature and air humidity - 2% (Table 3). There were significantly higher estimates of the relationship between assemblage heterogeneity and seasonal differences in heat supply, the composition of flowering fodder plants, and soil moisture. These factors and, in addition, the influence of the relief were revealed during the automatic classification.

[**Table 3:** Assessment of the strength of the general relationship between environmental factors and the territorial heterogeneity of hoverfly assemblages in the meadows of the Southern Trans-Urals (n = 222) factor, mode / Accounted dispersion,%

Initial representation

Seasonal differences in heat supply (by months)

Composition of flowering forage plants

Soil moisture

Illumination

Air temperature

Humidity

All input factors

Empirical representation

Seasonal differences in heat supply (by months)

Composition of flowering forage plants

Moisturizing

Relief (floodplain regime)

All empirical modes

All empirical factors

All empirical factors and modes

All initial and empirical factors

All input and empirical factors and modes]

The use of cluster analysis made it possible to streamline ideas about the hierarchy of factors that determine the heterogeneity of hoverfly assemblages, and to assess the relationship with each of them. The informativeness of regime representations and factors was 27 and 29%, respectively. As well as according to the averaged data, the most significant influence was the seasonal course of development of nature - 21%, and

somewhat less was the composition of flowering food plants - 13%. The influence of the relief was insignificant. All factors in general (initial and empirical) can explain 34% of the variance of the similarity coefficients of the syrphid complexes, and the information content of the representations for all factors and modes is 37%. As a result, the interpretation that reflects the spatio-temporal heterogeneity of hoverfly assemblages of the meadows of the southern Trans-Urals, selected using cluster analysis, includes seven factors and 14 natural regimes. The former take into account 29% of the variance of the similarity coefficients of the initial samples of syrphid complexes, the latter - 27%, and together both sets - 33%. Calculations for six environmental factors, the relationship with which was assessed based on *a priori* notions, takes into account 34% of the variance of the same coefficients, i.e. just 1% more. Both systems together coincide with 37% variance, i.e. they are highly correlated and almost do not complement each other.

The advantage of clustering methods lies in their ability to identify the main structure-forming factors and their combinations (modes). However, in our case, it was not possible to identify new, previously unknown factors. In general, the low assessment of the connection was determined by the irregularity of the collections and the insufficient amount of collected data. Averaging the initial samples increased the estimates of the strength and generality of the connection almost twofold, indicating that our understanding of the main structure-forming factors is sufficient for the prediction.

Conclusion

When comparing the faunas and assemblages of hoverflies in the studied biotopes by various methods, the greatest similarity was found between the syrphid complexes of wet and mesophytic biotopes, while the assemblages of groves, forests, gardens and steppe meadows are less similar. The main trends in the heterogeneity of syrphid assemblages are associated with afforestation and the nature of floodplain formation. Deviations from these trends are due to the effects of aridization and plowing.

The syrphid complexes of different types of meadows in the southern Trans-Urals are subdivided into three related types of assemblage: dry off-floodplain and fallow lands; damp meadows outside floodplains and lacustrine floodplains; and wet meadows of river floodplains. The similarity between them is relatively large due to the lack of fundamental differences in the environment itself. Each type is characterized by a temporal (monthly) heterogeneity of the assemblage, as well as variability of the sets of hoverfly species feeding on various plant species. These syrphid complexes, despite the low specificity of the meadows of the studied area, nevertheless differ in species composition, abundance and species richness. Each assemblage type has its own dominant species. Among them, *Helophilus hybridus* is almost always present in dry meadows. In the July umbellifer complexes, *Myathropa florea* is among the main species, and in May-June - *Syrphus ribesii*. On wet meadows, regardless of relief and season, *Sphaerophoria scripta* is the most abundant. In May, *Anasimyia interpuncta* prevailed on damp floodplain and floodplain meadows. A hierarchy of these factors was revealed based on estimates of the relationship between environmental factors and the heterogeneity of the hoverfly assemblages. The main one of these can be considered to be the seasonal course of the development of nature (seasonal differences in heat supply).

The author is sincerely grateful to Yu.S. Ravkin for his participation in the interpretation of the results obtained, to I.N. Bormolova and L. V. Pisarevskaya for mathematical data processing, A. V. Barkalov and R. Yu. Dudko for valuable advice and remarks.

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 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 кошени по травостою (для мелких видов) и индивидуального отлова мух непосредственно с цветов. При кошени 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 ($K_p =$

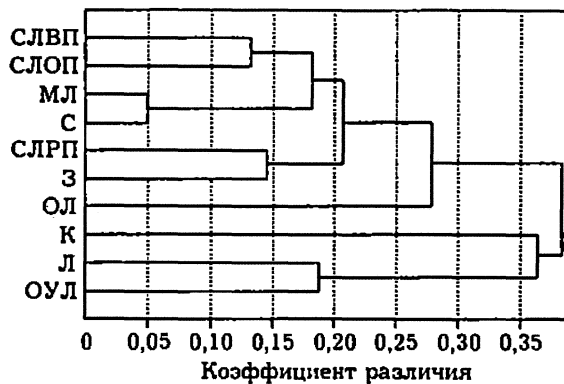


Рис. 1. Дендрограмма различий видового состава сирфид разных биотопов.

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*, *Syrpitta pipiens*, население садов наиболее сходно с сообществом залежей ($K_p = 0,4$). Отдельный кластер образовали сирфидокомплексы сырых

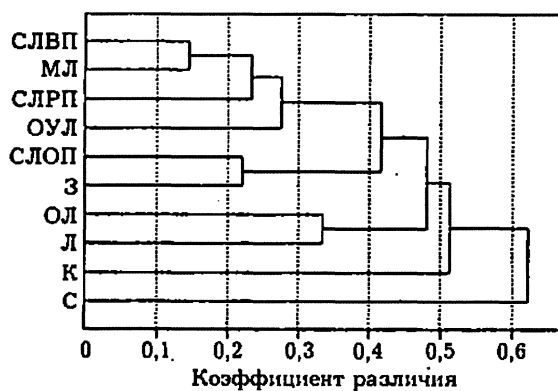


Рис. 2. Дендрограмма различий сирфидокомплексов разных биотопов (индивидуальный метод учета, 2002 г.).

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 классификаций 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 распахкой 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-

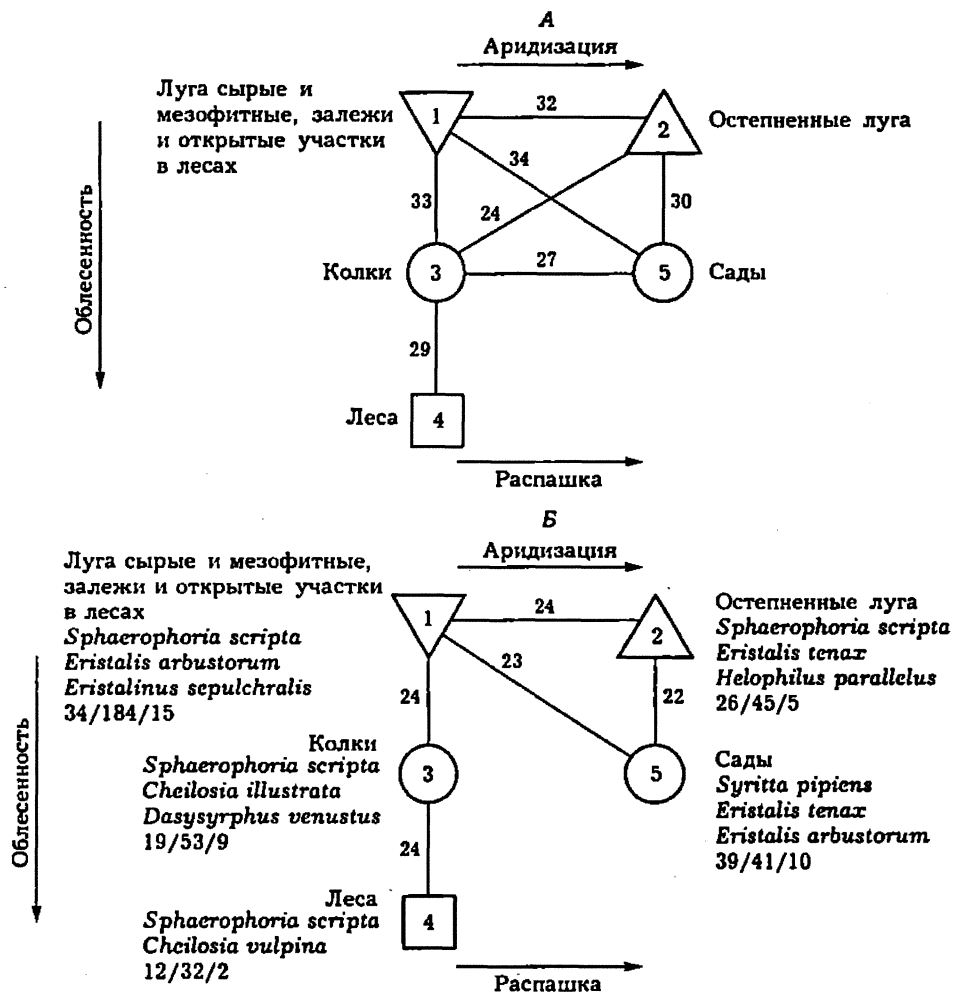


Рис. 3. Пространственная структура сирфидокомплексов различных биотопов Южного Зауралья по результатам индивидуального отлова).

А - сходство фауны; 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.

ствует. 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,

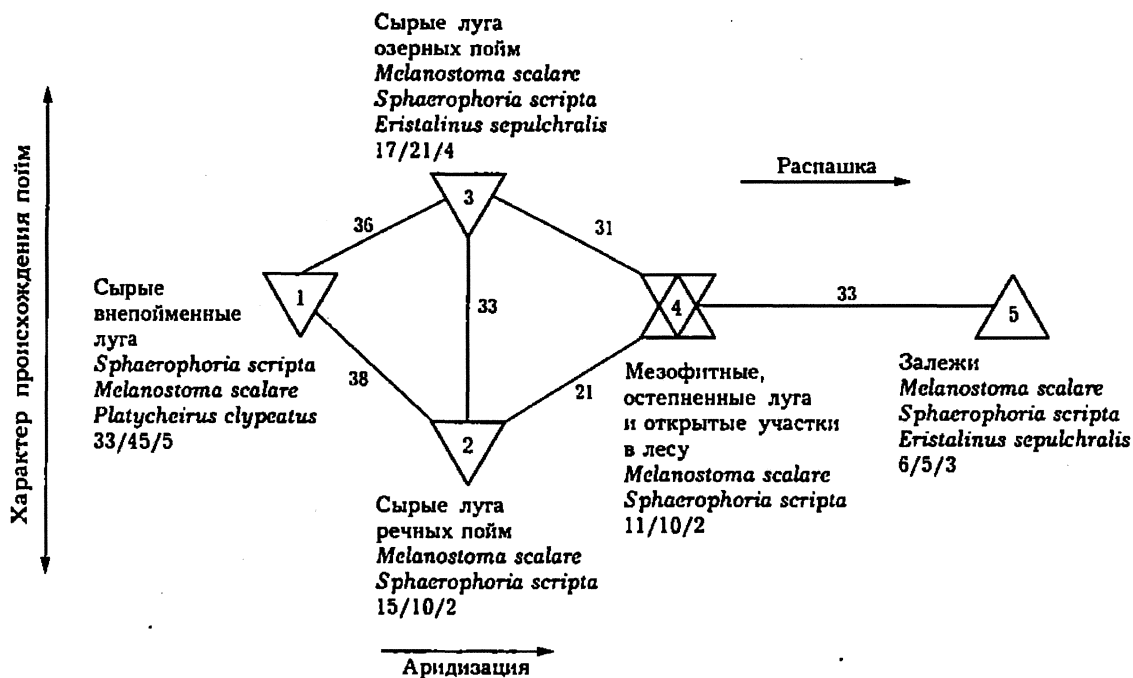


Рис. 4. Пространственная структура сирфидокомплексов различных биотопов Южного Зауралья (по результатам кошения).

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 *Ariaceae*. Во втором случае близость населения цветов таволги и вишни и сирфид, кормящихся на одуванчиках, связана с высокой и относительно равномерной численностью *Syrphus tibetii*. 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

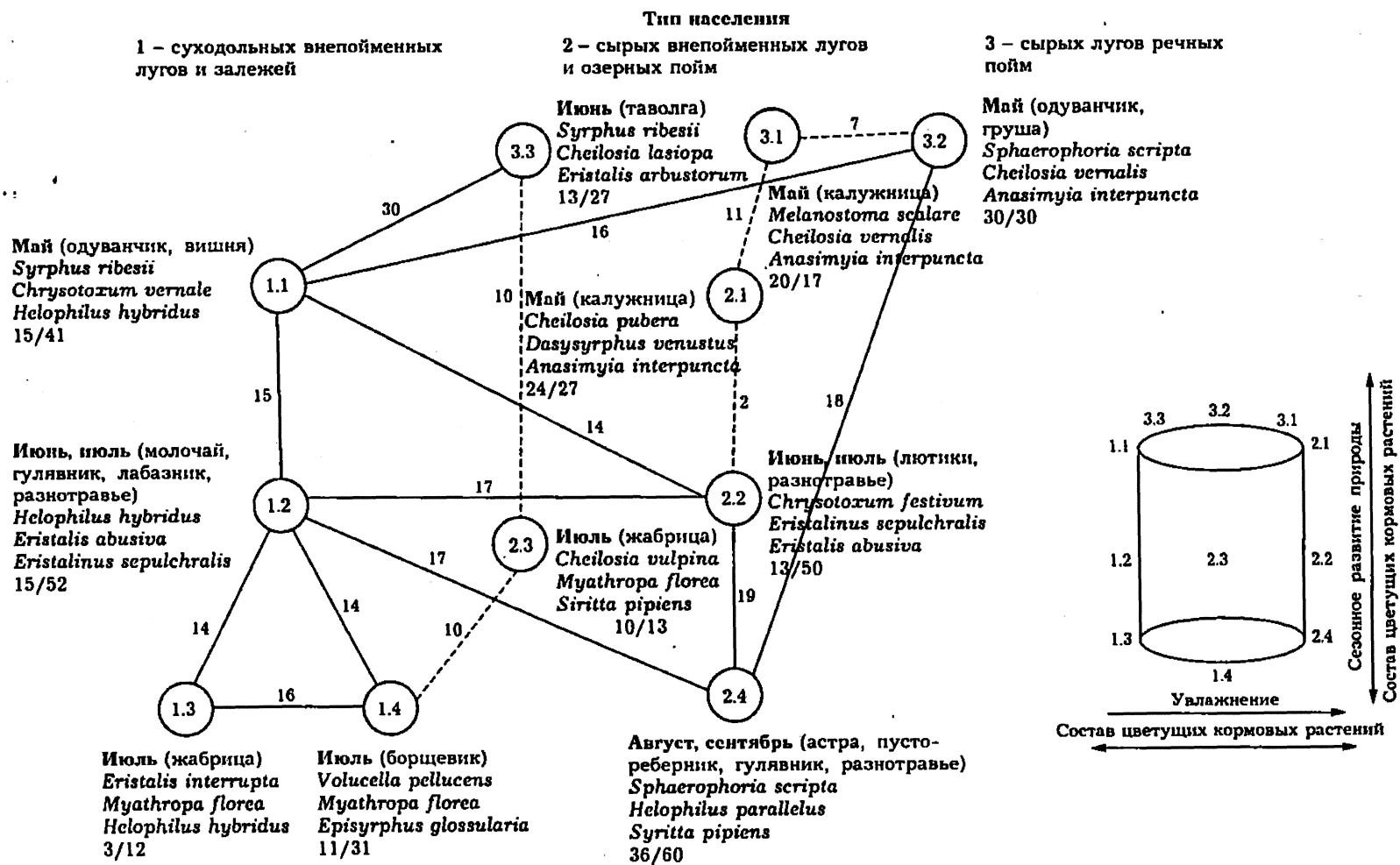


Рис. 5. Пространственно-временная структура населения сирфид лугов Южного Зауралья.

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 встреченных 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 схождения 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 tibessii* (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 pellucens* (*Volucellini*) и *Cheilosia illustrata illustrata*, *Ch. vulpina* (*Rhingiini*).

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

Т а б л и ц а 1
Классификация сирфидокомплексов лугов Южного Зауралья

Тип, класс, подкласс населения	Основные лидирующие виды, %; плотность населения (особей/10-мин. учет); видовое и фоновое богатство
1	2
1 - суходольных внепойменных лугов и залежей	
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 17; 29; 4
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 13; 29; 5
1.2 - в июне, июле	<i>Helophilus hybridus</i> - 28
1.2.1 - на цветах молочая	<i>Myathropa florea</i> - 14 <i>Chrysotoxum festivum</i> - 10 <i>Syritta pipiens</i> - 6 <i>Sphaerophoria scripta</i> - 4 <i>Eristalis arbustorum</i> - 4 8; 36; 6
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 36; 25; 10
1.2.3 - на цветах лабазника	<i>Helophilus hybridus</i> - 45 <i>Eristalis anthrophorina</i> - 16 8; 10; 2
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 8; 26; 10
1.3 - в июле, на цветах жабрицы	<i>Eristalis interrupta</i> - 33 <i>Myathropa florea</i> - 23 <i>Helophilus hybridus</i> - 16 3; 12; 3
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>Cheilosis illustrata illustrata</i> - 5 11; 31; 9
2 - сырых внепойменных лугов и озерной поймы	
2.1 - в мае, на цветах калужницы	<i>Cheilosis pubera</i> - 29 <i>Dasysyrphus venustus</i> - 16 <i>Anasimyia interpuncta</i> - 12 <i>Dasysyrphus nigricornis</i> - 10 <i>Cheilosis vernalis</i> - 7 24; 27; 10

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 9; 17; 6
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 21; 27; 7
2.2.3 - в июле, на разнотравье (жабрица, лабазник)	<i>Eristalinus sepulchralis</i> - 28 <i>Helophilus hybridus</i> - 18 9; 29; 2
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 10; 13; 5
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 43; 22; 7
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 27; 29; 5
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 39; 48; 17
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 35; 22; 9
3 - сырых лугов речной поймы	
3.1 - в мае, на цветах калужницы	<i>Melanostoma scalare</i> - 65 <i>Cheilosia vernalis</i> - 6 <i>Anasimyia interpuncta</i> - 6 20; 17; 3
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 *Syritta* (*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-

Т а б л и ц а 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, %
Исходные представления	
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
Эмпирические представления	
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 interrupta*. 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.