

ЕКОЛОГО-ФАУНІСТИЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЛУЧНО-СТЕПОВИХ ТАКСОЦЕНІВ КОЛЕМБОЛ СХІДНОГО ПОДІЛЛЯ

О. Гусак¹, І. Капрусь^{*2,3}

¹Львівський національний університет природокористування
вул. Володимира Великого, 1, Львівська обл., Дубляни 80381, Україна

²Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

³Державний природознавчий музей НАН України
вул. Театральна, 18, Львів 79008, Україна

e-mail: kaprus63@gmail.com; ihor.kaprus@lnu.edu.ua

Проведено порівняння таксономічної та екологічної структури лучно-степових таксоценів колембол Східного Поділля. На дослідженій території виявлено 77 видів колембол, які належать до 41 роду і 14 родин. На рівні точкового альфа-різноманіття виявлено від 6 до 18 видів колембол, а ценотичного альфа-різноманіття – 40–42 види, що вказує на велику сміність ґрунтового середовища для колембол у цьому типі біоценозів Поділля. Досліджені лучно-степові таксоцени колембол характеризуються середніми показниками щільності населення – від 5,8 до 9,1 тис. ос./м².

З'ясовано, що структура домінування, спектри життєвих форм і біотопних груп досліджених таксоценів мають власну специфіку, обумовлену локальними едафічними умовами. Аналіз екологічної структури показав, що за видовим багатством у лучно-степових таксоценах колембол переважають комплекси ксерорезистентних (47,6–60 % від загального видового багатства) і мезофільних форм (17,5–35,7 %). Досліджені таксоцени мають по шість біотопних груп видів. Переважає біотопна група видів відкритого ландшафту (лучно-степових, лучних і степових), частка якої у складі досліджених таксоценів сягає 52,4–62,5 % видового різноманіття. За показником відносної чисельності на лучно-степові види припадає 44,4–64,8 %.

Особливістю досліджених трав'яних таксоценів є наявність у їхньому складі від 7,1 до 15 % атмосферних видів колембол, які населяють макрофіти й поверхню рихлих підстилок і здійснюють регулярні добові міграції у травостій, на дерева та чагарники, а також близько 5 % кортицикольних видів колембол, які екологічно пов'язані з лишайниками, мохами, корою дерев і кам'яними субстратами. Встановлено, що в усіх трьох лучно-степових фітоценозах Східного Поділля формується спеціалізований тип таксоцену колембол, де понад 40 % чисельності належить лучно-степовим видам, які екологічно пристосовані до ксерофітних трав'яних угруповань.

Ключові слова: Collembola, таксономічний склад, екологічна структура, синекологія, фауна, лучно-степові таксоцени, Поділля

Остепнені луки та лучні степи Поділля є унікальними «острівними біогеоценозами», які збереглися на невеликих за розміром ділянках пагорбів південної експозиції та представляють одночасно два зональних ландшафти: лісостеповий і степовий. Вони є важливими осередками для збереження багатьох видів рослин і тварин українського степу й лісостепу, незважаючи на високий рівень антропогенної трансформації. Саме тому ці угруповання мають важливе наукове значення як еталони живої природи для відтворення природних екосистем Поділля у майбутньому. В умовах інтенсивної антропогенної фрагментації середовища Подільської височини їхнє вивчення і збереження набуває

пріоритетного значення [5, 13]. За сучасною схемою фізико-географічного районування Подільська височина розташована в межах широколистяно-лісової та лісостепової природних зон [7]. Однак лише лісостепова її частина залишається маловивченою і тому пріоритетною для еколого-фауністичних досліджень, зокрема, для досліджень педобіонтів.

Важливим компонентом ґрунтової біоти є представники класу колембол (*Collembola*), яких часто використовують для зооіндикації стану ґрунтових біосистем [3]. Історія досліджень фауни *Collembola* Поділля розпочинається ще зі середини XIX ст. Однак лиш у середині XX ст. вивчення колембол були активізовані польським зоологом Я. Стахом, який наводить загалом 48 видів для Західного Поділля. Серед них частина видів описані як нові для науки [цит. за 2]. Перша спроба узагальнити результати багаторічних досліджень фауни колембол Волино-Поділля належить І. Капрусю [2], який для цієї території наводить сумарно 197 видів і описує їхній біотопний розподіл. На сьогодні за даними І. Капруса і Т. Махлинець [5] для лісостепової частини Подільської височини всього відомо 135 видів колембол, і деякі з них були описані останнім часом як нові для науки. Однак, за приблизними оцінками, цю територію може населяти не менш ніж 300 видів колембол.

У Східному Поділлі нами недавно проведено дослідження фауни й екології лише лісових таксоценів колембол (перший етап досліджень) [4]. Саме тому актуальним завданням ґрунтово-зоологічних досліджень залишається вивчення цієї групи тварин у лучно-степових біоценозах Східного Поділля. Метою роботи на другому етапі наших досліджень було описати фауну й особливості екологічної структури таксоценів колембол у ксерофітних трав'яних угрупованнях дослідженого регіону, а також провести порівняльний аналіз отриманих даних із природними таксоценоми колембол широколистяно-лісової частини Подільської височини.

Матеріал і методи

Проведена робота ґрунтується на матеріалі *Collembola*, який зібраний у травні 2021 і жовтні 2022 років на трьох ділянках ксерофітних трав'яних угруповань Східного Поділля (Одеська та Вінницька області) стандартними методами ґрунтово-зоологічних досліджень [8]. Зокрема, ґрунтові проби відібрано на таких ділянках лучно-степових угруповань: А – остепнена лука союзу *Festucion valesiacaе* поблизу с. Михайлівка Вінницького р-ну Вінницької обл., Б – лучний степ союзу *Festucion valesiacaе* с. Топали Подільського р-ну Одеської обл., В – лучний степ союзу *Festucion valesiacaе*, с. Крикливець Крижопільського р-ну Вінницької обл.

У кожному фітоценозі відібрано по 20 ґрунтових проб (дернина з ґрунтом) об'ємом 800 см³ (10x10 см до глибини 8 см) кожна. Виділення матеріалу відбувалося на термофотоеклекторах Тульгрена. Колемболи визначено за допомогою сучасної мікроскопічної техніки і найновіших ідентифікаційних ключів. Усього зібрано 60 проб ґрунтового субстрату. У результаті проведеної роботи ідентифіковано більш ніж 3,5 тис. особин колембол.

Систему таксонів класу колембол прийнято за інформацією на спеціальному вебсайті [12]. Спектри життєвих форм оцінювали за класифікацією С. Стебаєвої [9]. Біотопні (екологічні) групи колембол виділяли згідно з підходом І. Капруса [3, 4].

Структуру домінування таксоценів колембол визначали за пропозиціями Г. Штокера і А. Бергмана [16]: еудомінанти (31,7–100 % від загальної чисельності таксоцену), домінанти (10,1–31,6 %), субдомінанти (3,2–10,0 %), рецеденти (1,1–3,1 %), субрецеденти (0–1,0 %).

Категорії інвентаризаційного різноманіття прийнято за Р. Віттекером [17] з інтерпретацією І. Капруса [3]. Зокрема, точкове альфа-різноманіття (α_a) оцінювали як середнє видове різноманіття на одну ґрунтову пробу об'ємом 800 см³; ценотичне альфа-різноманіття (α_b) – як видове різноманіття у серії з 20 ґрунтових проб зазначеного розміру, відібраних у певному типі біоценозів (ценотична фауна) [3]. Специалізованість таксоценів колембол було оцінено за критеріями Н. Кузнецової [6]. Параметри різноманіття і статистичне опрацювання матеріалу здійснювали за допомогою програми Past, доступної через мережу інтернет [14]. Для аналізу структури населення колембол використовували стандартизовані синекологічні показники та методи кількісного аналізу [15].

Результати і їхнє обговорення

Видове різноманіття, щільність населення і представленість родин. У результаті проведених досліджень виявлено 77 видів колембол, які належать до 41 роду і 14 родин (табл. 1). Уперше для лісостепової частини Подільської височини було встановлено 11 нових видів, і разом із літературними даними [4, 5] сумарна кількість таксонів колембол для цієї території збільшилася до 157 видів. Деякі з виявлених видів траплялися лише в одному із трьох досліджених трав'яних біоценозів. Зокрема, тільки у фітоценозі А виявлено 10 видів колембол, у Б – 17 і у В – 10 (табл. 1). Причиною цього, найімовірніше, може бути кількість відібраних ґрунтових проб. Як відомо з літератури [2], якщо збільшується кількість ґрунтових проб, видове багатство досліджених таксоценів колембол зростає, досягаючи максимуму на рівні 80–100 проб у конкретному екоотопі. Крім цього, зростає і кількість видів колембол, спільних для різних фітоценозів. Однак специфіку локальних едафічних умов також варто брати до уваги.

В одній ґрунтовій пробі (точкове альфа-різноманіття) в середньому зафіксовано від 6 до 18 видів колембол (у середньому 9,7), а досліджені ценотичні фауни (ценотичне альфа-різноманіття) охоплюють 40–42 види (табл. 2). Встановлені рівні точкового та ценотичного різноманіття колембол у лучно-степових біоценозах дослідженого регіону вказують на велику ємність ґрунтового середовища для цих педобіонтів у цьому типі біоценозів Поділля. Подібні значення точкового та ценотичного різноманіття відмічено нами раніше для лісових біоценозів Східного Поділля [4]. Тобто, як свідчать літературні дані [1, 4, 5], в досліджених лучно-степових фітоценозах зафіксовано майже 28 % зональної лісостепової фауни колембол України та 49 % цієї фауни лісостепу Подільської височини.

З літератури відомо [7], що середня щільність населення колембол лучно-степових біоценозів залежить від сезонної динаміки ключових абіотичних факторів, насамперед від вологості. У спекотний літній період із дефіцитом опадів колемболи перебувають на стадії яйця або мігрують у глибші шари ґрунту. Тому чисельність їх у поверхневому шарі ґрунту в цей період різко зменшується і лише після рясних опадів може відновитися до своєї норми. Згідно з літературними даними [1, 2, 5, 10], найбільшу чисельність таксоценів колембол на території українського лісостепу встановлено в лісових біоценозах із достатніми запасами відмерлої органічної речовини (листяних, заплавлених, окремих варіантах урбанізованих лісів), а найменшу – у відкритих (на полях, міських газонах, у сухих варіантах природних лук та ін.). Саме тому максимума чисельності цієї групи ґрунтових тварин фіксували у різні періоди року, найчастіше у весняні чи осінні місяці. Досліджені лучно-степові таксоцени колембол характеризуються середніми показниками щільності населення, від 5,8 до 9,1 тис. ос./м², що приблизно відповідає рівням чисельності, встановленим у лісових біоценозах [4].

У досліджених варіантах лучно-степових таксоценів колембол Східного Поділля за видовим багатством і відносною чисельністю найчастіше переважає родина Entomobryidae (10–17 видів і 9,5–56,4 % від загального числа особин окремого таксоцену) (табл. 1).

Таблиця 1

Таксономічний склад, відносна чисельність (% від загальної чисельності таксоцену)
та екологічна характеристика таксоценів колембол лучно-степових
угруповань Східного Поділля

Родина, рід, вид	Лучно-степові угруповання			Екологічна характеристика
	А	Б	В	
1	2	3	4	5
HYPOGASTRURIDAE Börner, 1906				
<i>*Hypogastrura crassaegranulata</i> (Stach, 1949)		2,1		Клчс(вп)
<i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl, 1901)			1,4	Клчс(вп)
<i>Ceratophysella succinea</i> Gisin, 1949	0,1	5,2		Клчс(вп)
<i>Ceratophysella engadinensis</i> Gisin, 1949				Млс(вп)
<i>Ceratophysella granulata</i> Stach, 1949				Млс(вп)
<i>Ceratophysella silvatica</i> Rusek, 1964				Млс(вп)
<i>Shoettella ununguiculata</i> (Tullberg, 1869)			0,5	Клс(к)
<i>Xenylla maritima</i> Tullberg, 1869		0,7		Клс(к)
<i>Xenylla brevisimilis</i> Stach, 1949			0,2	Клс(к)
<i>*Xenylla mediterranea</i> Gama, 1964	0,3			Кс(к)
<i>*Xenylla andrzej</i> Busmachiu & Weiner, 2008		3,5		Клчс(к)
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901		4,9		Млс(гг)
NEANURIDAE Börner, 1901				
<i>Pseudachorutes pratensis</i> Rusek, 1973	1,2	0,3		Млчс(вп)
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958		1		Млл(нп)
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901		0,7	0,7	Клчс(пг)
<i>Endonura lusatica</i> (Dunger, 1966)		0,7		Млс(пг)
ONYCHIURIDAE Börner, 1909				
<i>Micraptorura uralica</i> (Khanislamova, 1986)		0,3		Клчс(вг)
<i>Protaphorura armata</i> (Tullberg, 1869)	0,4			Клс(вг)
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)		1,7	1,8	Клс(вг)
<i>Protaphorura gisini</i> Haybach, 1960	2		1,2	Клчс(вг)
<i>Protaphorura campata</i> (Gisin, 1952)		4,5		Млчс(вг)
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii, 1966)		4,3	18,5	Клчс(вг)
<i>*Supraptorura furcifera</i> Börner, 1901		2,1		Млс(вг)
<i>Deuteraptorura silvaria</i> (Gisin, 1952)			1,1	Млчс(вг)
TULLBERGIIIDAE Bagnall, 1935				
<i>Doutnacia xerophila</i> Rusek, 1974		12	1,6	Клчс(гг)
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis, 1976	7,1	1,7	3,5	Клчс(гг)
<i>Mesaphorura florum</i> Simon et al., 1994		1	0,2	Млс(гг)
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1982	0,5	4,2		?К-Млс(гг)
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	0,3	7,6	0,3	?К-Млл(гг)
<i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)	0,4		4	Млчс(гг)
ISOTOMIDAE Schäffer, 1896				
<i>Pseudanurophorus octoculatus</i> Martynova, 1971		2,1		Клчс(нп)
<i>Folsomides parvulus</i> Stach, 1922			0,6	Клчс(пг)
<i>Folsomides marchicus</i> (Frenzel, 1941)	0,4			Клчс(нп)
<i>*Folsomides angularis</i> (Axelson, 1905)	0,8			Клчс(нп)
<i>*Folsomides portucalensis</i> Gama, 1961		0,7		Кс(нп)
<i>Isotomodes productus</i> (Axelson, 1906)			0,3	Клчс(гг)
<i>Folsomia fimetaria</i> (Linnaeus, 1758)		0,7		Млс(вг)
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)		1,4		Млс(пг)
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939	0,4	1,7	0,1	Ес(пг)
<i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, (1873)	1,3	1,4	7,6	Клчс(вп)
<i>*Isotoma viridis</i> Bourlet, 1895		5,2		Млч(вп)
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)		0,3		Млс(вп)
<i>Appendisotoma bisetosa</i> Martynova, 1970		0,7		Клчс(вп)
<i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson, 1900)	1,3		0,4	Клчс(нп)
<i>Hemisotoma orientalis</i> Stach, 1947			1,8	Клчс(вп)

Закінчення табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	0,3	4,9	0,1	Млл(вг)
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	15	4,2	11,5	Ее(нп)
TOMOCERIDAE Schäffer, 1896				
<i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg, 1871)	0,3		0,4	Млл(нп)
ENTOMOBRYIDAE Schött, 1891				
<i>Orchesella orientalis</i> Stach, 1960	0,5		0,6	Клчс(а)
* <i>Orchesella taurica</i> Stach, 1960		1,4		Кс(а)
<i>Orchesella multifasciata</i> Scherbakow, 1898	0,5	1	3,5	Клчс(а)
<i>Heteromurus major</i> (Moniez, 1889)	8,4	1	3,7	Клчс(вп)
<i>Entomobrya multifasciata</i> (Tullberg, 1871)	1,9	1,7	0,1	Клчс(вп)
<i>Entomobrya handschini</i> Stach, 1922	0,5		3,2	Кс(вп)
<i>Willowsia nigromaculata</i> (Lubbock, 1873)	0,4			Клс(к)
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	1,7	1,4	0,4	Млч(вп)
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	2,3	1,4	1,1	Ее(вп)
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	4,8			Клчс(вп)
<i>Lepidocyrtus curvicollis</i> (Bourlet, 1839)	0,3			Клчс(а)
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> Usel, 1890	1,3	0,3		Клчс(а)
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)	7,2	0,3		Клчс(пг)
<i>Pseudosinella horaki</i> Rusek, 1986	1,3	1	0,1	Млс(нп)
<i>Pseudosinella moldavica</i> Gama, Busmachi, 2002	3,5		0,7	К-Млл(пг)
* <i>Pseudosinella simpatica</i> Gama&Busmachi, 2002	1,3			Клчс(пг)
* <i>Pseudosinella imparipunctata</i> Gisin, 1953	0,5			Клчс(пг)
<i>Pseudosinella octopunctata</i> Börner, 1901	20		1,4	Клчс(нп)
PARONELLIDAE Börner, 1913				
<i>Cyphoderus albinus</i> Nicolet, 1842	0,9		0,1	К-Млл(сн)
NEELIDAE Folsom, 1896				
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	0,3	3,5	2,4	Млс(гг)
SMINTHURIDIDAE Börner, 1906				
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	5,2	3,8	21,9	Ее(вп)
KATIANNIDAE Börner, 1913				
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)		1,4	0,3	Ее(вп)
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1863)	0,8		0,4	К-Млл(вп)
SMINTHURIDAE Lubbock, 1862				
<i>Sminthurus maculatus</i> Tömösvary, 1883			0,3	Клчс(а)
<i>Sminthurus viridis</i> (Linnaeus, 1758)			0,2	?Г-Млч(а)
DICYRTOMIDAE Börner, 1906				
<i>Dicyrtoma fusca</i> (Lubbock, 1873)			0,4	Г-Млл(а)
BOURLETIELLIDAE Börner, 1912				
* <i>Bourletiella arvalis</i> (Fitch, 1863)	0,3			Клчс(а)
1	2	3	4	5
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)	3,5		1,4	Клчс(а)
Всього 77 видів, 41 рід і 14 родин				

Примітка: Лучно-степові біоценози А, Б, В: їхнє місцезнаходження вказано у розділі «Матеріал і методи». Екологічні групи видів: **видові комплекси** (комплекс видів гігропреферендуму) ксерорезистентних (К), ксеро-мезофільних (К-М), мезофільних (М), гігро-мезофільних (Г-М), еврибіонтних (Е); **видові групи** (біотопні групи) лісових (лс), лучних (лч), лучно-степових (лчс), лісо-лучних (лл), степових (с), евритопних (е); **видові підгрупи (біоморфи)** атмобіонтної (а), кортицикольної (к), синекорморфної (сн), верхньопідстилкової (вп), нижньопідстилкової (нп), підстилково-грунтової (пг), верхньогрунтової (вг), глибокогрунтової (гг) біоморф. ? – вид, залучений умовно до екологічної групи. * – вид, який уперше наведено для Східного Поділля

Друге місце після ентомобріїд за цими показниками посідає родина Isotomidae (7–11; 19,5–23,3 %). Наступними родинами в цьому ряду зменшення представленості видів і особин є Tullbergiidae (4–5; 8,3–26,5 %), Onychiuridae (2–5; 2,4–22,6 %) і Nurogastruridae (2–5; 0,4–16,4 %). Решта родин представлені меншою кількістю видів, але в окремих лучно-степових біоценозах їхня відносна чисельність може лишатися великою. Так, хоч родина

Sminthurididae представлена лише одним видом, але із відносною чисельністю особин 3,8–21,9%. Згідно з літературними даними [5, 10, 11], в меридіональному напрямку європейської лісостепової зони із заходу на схід встановлено зменшення у складі регіональних фаун колембол часток родин гіпогаструрид і ентомобріїд і збільшення оніхіурид. Як свідчать дослідження деяких авторів [1, 4, 5], представленість родин колембол у складі лісових і лучно-степових фаун Поділля також відрізняється. Зокрема, в лісах більша представленість родин Neanuridae, Odontellidae і Tomoceridae, а в лучно-степових – родин із ряду Symphypleopa. Цікаво, що родини першої групи є еволюційно архаїчнішими, ніж родини другої групи, і екологічно більше пов'язані з вологою ліською підстилкою, а представники другої групи мають спеціальні адаптації для життя у трав'яному ярусі цих відкритих екосистем [3].

Структура домінування і якісний склад домінантів. Встановлено, що до складу масових колембол (еудомінантів, домінантів, субдомінантів) досліджених лучно-степових таксоценів Східного Поділля належить 24 види (табл. 1), що на 7 видів більше, ніж виявлено в лісах даного регіону [4]. Разом із літературними даними щодо таксоценів колембол остепнених лук Західного Поділля [3, 5], то таких видів сумарно виявлено 29. Тобто лише 5 домінантних видів колембол, виявлених на остепнених луках Західного Поділля, не належали до складу таксоценів Східного Поділля. Це може свідчити про подібність екологічних умов у даному типі екосистем усієї Подільської височини.

У конкретних лучно-степових таксоценах колембол встановлено від 9 до 13 домінантів разом зі субдомінантами, на частку яких припадає 63,6–77,4 % чисельності досліджених таксоценів (табл. 1). Еудомінантних видів з представленістю понад 31,7 % від загальної чисельності таксоцену не виявлено.

У всіх трьох варіантах остепнених лук одночасно домінували такі два види як *S. pumilis* і *P. notabilis*, у двох варіантах – три види: *P. sakatoi*, *M. critica* і *H. major*. Решта 19 видів є специфічними видами домінантів для окремих із досліджених типів трав'яних угруповань (табл. 1). Це може свідчити про локальну специфіку едафічних умов конкретних лучних біоценозів, до яких чутливі колемболи (це насамперед вологість і температура). Варто підкреслити, що серед домінуючих видів за гідротермічними перевагами є найбільше ксерорезистентних видів відкритого ландшафту (*C. succinea*, *P. sakatoi*, *D. xerophila*, *H. orientalis*, *O. multifasciata* та ін., всього 10 видів) і значно менше представників інших груп: еврибіонтів, політопних лісових, лучних і лучно-степових колембол (табл. 1).

Із літератури відомо, що як для окремих географічних районів Поділля, так і, зокрема, для трав'яних біоценозів одного типу, часто характерні свої специфічні види колембол, що пов'язано не тільки з конкретними екологічними чинниками, але й зі стохастичними причинами, які не завжди можна встановити у процесі досліджень [1, 4, 5].

Індекси різноманіття таксоценів. Досліджені таксоцени колембол дуже подібні за синекологічною структурою. Зокрема, у табл. 2 наведено значення непараметричних індексів різноманіття, які дають можливість поглибити уявлення про структуру населення колембол досліджених таксоценів. Аналіз даних показує, що загальне видове багатство (S) лучно-степових таксоценів колембол дуже подібне. Значення індексів, які поєднують S і кількість особин у кожному таксоцені (I_{Me}, I_{Ma}, I_{Fα}), також є подібними. Однак, як свідчать дані з табл. 1, розподіл чисельності між окремими видами колембол трохи відрізняється. Зокрема, в таксоцені Б є 16 дуже рідкісних видів із відносною чисельністю менше 1 %, а в таксоценах А і В їх є відповідно 21 і 22. Так само різною є кількість масових видів з відносною чисельністю, більшою ніж 3,2 % (А – 9, Б – 13, В – 9). Ці структурні відмінності відображаються у більших значеннях індексів D і H' у таксоцені Б, а також

у показниках вирівняності чисельності видів J і e^H/S . Індекс Бергера–Паркера вказує на більшу концентрацію домінування наймасовішим видом колембол у таксоценах А і В, порівняно з таксоценом Б. Отже, традиційні індекси біорізноманіття добре описують незначні відмінності досліджених таксоценів колембол. Як було зазначено вище, мала відмінність лучно-степових таксоценів колембол дослідженого регіону, ймовірно, пов'язана з подібністю едафічних умов цих ксерофітних трав'яних угруповань.

Таблиця 2

Параметри різноманіття досліджених лучно-степових таксоценів колембол

Показники	Досліджені таксоцени		
	А	Б	В
Щільність, тис. екз./м ²	7,5	5,8	9,1
Точкове альфа-різноманіття	12	7	10
Ценотичне альфа-різноманіття (S)	40	42	41
Індекс Сімпсона (1-D)	0,9	0,9	0,9
Індекс Шеннона (H')	2,9	3,4	2,7
Вирівняність за H' (J)	0,8	0,9	0,7
Вирівняність (e^H/S)	0,4	0,7	0,4
Індекс Бергера–Паркера (d)	0,2	0,12	0,22
Індекс Менхініка (Ime)	4	4,2	4,1
Індекс Маргалєфа (Ima)	8,5	8,9	8,7
Індекс Фішер-альфа (I α)	24,8	27,3	25,9

Примітка: Назви синтаксонів А, Б, В вказано у розділі «Матеріал і методи»

Співвідношення екологічних груп. Класифікацію польових гігропреферентумів колембол у межах лісового поясу Східної Європи запропонувала Н. Кузнецова [6]. Вона виокремила чотири групи видів за їхнім відношенням до вологості середовища: гігрофільні, мезофільні, ксерорезистентні та група без вираженого гігропреферентуму. Ці групи вона додатково поділила на п'ять підгруп, зокрема, мезо-гігрофільних, гігро-мезофільних, власне мезофільних і ін. І. Капрусь [3, 4] запропонував виділені нею групи і підгрупи гігропреферентуму вважати категоріями вищого порядку рівня комплексів біотопних груп. У межах кожного комплексу він запропонував виділяти власне біотопні групи видів (евритопних, лісових, лучних, лісо-лучних, степових, лучно-степових і ін.), а також підгрупи видів, які відповідають основним життєвим формам колембол (атмобіонтної, кортицикольної, верхньопідстилкової, нижньопідстилкової, верхньогрунтової, глибокогрунтової та ін.). Аналіз біотопного розподілу колембол на території західного сектору лісостепу України, проведений І. Капрусем і Т. Махлинець [5], дав цим авторам змогу виділити всього три біотопних комплекси видів (ксерорезистентний, ксеро-мезофільний і мезофільний), чотири біотопні групи видів (лісових, лучних, лучно-степових, лісо-лучних) і вісім підгруп видів (атмобіонтна, кортицикольна, синекорморфна, верхньопідстилкова, нижньопідстилкова, підстилково-грунтова, верхньогрунтова, глибокогрунтова).

На основі проведеного аналізу встановлено (табл. 3), що за видовим багатством у лучно-степових таксоценах колембол переважають комплекси ксерорезистентних (47,6–60 % від загального видового багатства) і мезофільних форм (17,5–35,7 %), що загалом характерно й для таксоценів колембол Подільської височини [4, 5]. Решта 16,7–26,9 % видів належать до комплексів еврибіонтного, ксеро-мезофільного або гігро-мезофільного. Тобто особливістю досліджених таксоценів колембол є значне переважання резистентних до сухості середовища видів.

Таблиця 3

Відносне видове багатство (%) екологічних груп у лучно-степових таксоценах колембол

Екологічна група, біоморфа	Ксерофітні трав'яні угруповання		
	А	Б	В
Група гігропреферендуму			
Е	10	11,9	12,2
К	60	47,6	53,7
К-М	12,5	4,8	9,8
М	17,5	35,7	19,5
Г-М	–	–	4,9
Біотопна група			
е	10	11,9	12,2
лчс	55	42,9	48,8
с	5	4,8	2,4
лч	2,5	4,7	4,9
лл	15	7,1	17,7
лс	12,5	28,6	14,6
Біоморфа			
а	15	7,1	14,6
к	5	4,7	4,9
вп	27,5	31	26,8
нп	17,5	11,9	12,2
пг	12,5	11,9	9,7
вг	7,5	16,7	12,2
гг	12,5	16,7	17,1
сн	2,5	–	2,4

Примітка: Назви синтаксонів А, Б, В вказано у розділі «Матеріал і методи». Повні назви екологічних груп колембол описано в табл. 1. Сірим кольором виділено домінуючі екологічні групи

Лучно-степові таксоцени колембол Східного Поділля мають по шість біотопних груп видів (табл. 3). Їхнє співвідношення у конкретних трав'яних едафотобах має власну специфіку, обумовлену, насамперед, представленістю т. зв. диференціюючих (спеціалізованих для існування у певному типі едафотопу, наприклад, для ксерофітних трав'яних угруповань – лучно-степових видів) та близьких до них за екопреференціями видів (для лучного степу – лучних і степових). Зокрема, в досліджених лучно-степових таксоценах колембол сумарно виявлено 52,4–62,5 % лучно-степових, лучних і степових видів. Серед них частка лучно-степових видів становить 42,9–55 %. За показником відносної чисельності ці біотопні групи видів у лучно-степових едафотобах представлені дуже подібно (сумарно всього 51,8–67,3 %). За показником відносної чисельності лучно-степовим видам належить 44,4–64,8 %.

На основі аналізу отриманих даних про відносну чисельність біотопних груп колембол встановлено, що в усіх трьох лучно-степових фітоценозах Східного Поділля формується спеціалізований таксоцен колембол за класифікацією Н. Кузнецової [6], де понад 40 % чисельності мають лучно-степові види, які екологічно пов'язані з ксерофітними трав'яними угрупованнями. Разом із лучними та степовими колемболами вони утворюють групу спеціалізованих видів до даного типу біоценозів. Відносна чисельність представників даної групи колембол становить у середньому для всіх трьох досліджених таксоценів 58,4 % усіх виявлених особин.

Співвідношення життєвих форм. Аналіз біоморфологічної структури (структури життєвих форм) таксоценів колембол за показниками відносного видового багатства і чисельності показав, що в досліджених трав'яних угрупованнях вона має свої особливості (табл. 1, 3). Зокрема, якщо за відносним видовим багатством у всіх типах досліджених таксоценів колембол переважають представники групи верхньопідстилкової біоморфи,

то за відносною чисельністю ця група утримує домінуючі позиції лише в таксоцені В, поступаючись нижньопідстилковій групі в таксоцені А та верхньогрунтовій – у таксоцені Б.

У більшості лучно-степових едафотопів друге й третє місця за відносним видовим багатством посідають групи глибокогрунтових і нижньопідстилкових колембол. Як видно з табл. 3, в окремих варіантах досліджених біоценозів помітно зростає відносне видове багатство представників інших життєвих форм, зокрема, атмобіонтів (А і В), підстилково-грунтових (А) і верхньогрунтових (Б). Подібна структура спектрів життєвих форм колембол встановлена також в інших лучно-степових і лісових угрупованнях Придніпровської височини [10]. Зокрема, в типчаковому степу та грабово-дубовому лісі найрізноманітнішими за відносним видовим багатством були верхньопідстилкові та нижньогрунтові колемболи.

Варто підкреслити, що в досліджених трав'яних угрупованнях виявлено від 7,1 до 15 % атмобіонтних видів колембол, які населяють макрофіти та поверхню рихлих підстилок і здійснюють регулярні добові міграції у травостій, на дерева і кущі, а також близько 5 % кортицикольних видів колембол, які екологічно пов'язані з лишайниками, мохами, корою дерев і кам'яними субстратами (табл. 3). Представники цих двох біоморф резистентні до сухого середовища, тому можуть знайти відповідні екологічні ніші у ксерофітних трав'яних угрупованнях дослідженого регіону.

На основі проведених досліджень можна зробити висновок, що характерною особливістю лучно-степових таксоценів колембол Подільської височини, зокрема, східної її частини, є їхня подібність за таксономічною й екологічною структурою. Незначні відмінності досліджених таксоценів пов'язані насамперед із видовим складом, щільністю, структурою домінування, а також представленістю екологічних груп і життєвих форм колембол.

Встановлено 77 видів колембол, які належать до 41 роду і 14 родин. Це становить 28 % зональної лісостепової фауни колембол України та 49 % лісостепової фауни Подільської височини. На рівні точкового альфа-різноманіття (грунтова проба) виявлено від 6 до 18 видів колембол (у середньому 9,7), а ценотичного альфа-різноманіття (ценотичні фауни) – 40–42 види, що вказує на велику ємність ґрунтового середовища для колембол у цьому типі біоценозів Поділля. Досліджені лучно-степові таксоцени колембол характеризуються середніми показниками щільності населення – від 5,8 до 9,1 тис. ос./м².

Встановлено, що до складу домінантів досліджених таксоценів Східного Поділля входило 24 види колембол. У конкретних їхніх варіантах виявлено від 9 до 13 домінантів разом із субдомінантами, на частку яких припадає 63,6–77,4% чисельності досліджених таксоценів.

Аналіз екологічної структури показав, що за видовим багатством у лучно-степових таксоценах колембол переважають комплекси ксерорезистентних (47,6–60 % від загального видового багатства) і мезофільних форм (17,5–35,7 %). Досліджені таксоцени мають у своєму складі по шість біотопних груп видів. Переважає біотопна група видів відкритого ландшафту (лучно-степових, лучних і степових), частка якої у складі досліджених таксоценів становить 52,4–62,5 % видового різноманіття. За показником відносної чисельності лучно-степовим видам належить 44,4–64,8 %.

Аналіз біоморфологічної структури таксоценів колембол за показниками відносного видового багатства і чисельності показав, що в досліджених трав'яних угрупованнях вона має свої особливості. Зокрема, якщо за відносним видовим багатством у всіх типах досліджених таксоценів колембол переважають представники групи верхньопідстилкової біоморфи, то за відносною чисельністю ця група утримує домінуючі позиції лише в

таксоцені В, поступаючись нижньопідстилковій групі в таксоцені А та верхньогрунтовій у таксоцені Б. Особливістю досліджених таксоценів є наявність у їхньому складі від 7,1 до 15 % атмосферних видів колембол, які населяють макрофіти й поверхню рихлих підстилок і здійснюють регулярні добові міграції у травостій, на дерева та кущі, а також близько 5 % кортицикольних видів колембол, які екологічно пов'язані з лишайниками, мохами, корою дерев і кам'яними субстратами.

Встановлено, що в усіх трьох лучно-степових фітоценозах Східного Поділля формується спеціалізований тип таксоцену колембол, де понад 40 % чисельності мають лучно-степові види, які екологічно пов'язані з ксерофітними трав'яними угрупованнями.

Подяка. Автори висловлюють вдячність завідувачеві відділу Інституту екології Карпат НАН України, к. б. н., с. н. с. О. Кагалу за допомогу у визначенні досліджених ксерофітних трав'яних угруповань Східного Поділля.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Капрусь І. Я.* Ногохвістки (Collembola) лісових і лучно-степових екосистем Медоборів. Охорона біорізноманіття: теоретичні та прикладні аспекти: зб. наук.-техн. праць. Львів: УкрДЛТУ, 2000. № 10. З. С. 283–292.
2. *Капрусь І. Я.* Ногохвістки (Collembola) Вольно-Подолья / Экология и фауна беспозвоночных западного Вольно-Подолья. К.: Наукова думка, 2003. С. 100–172.
3. *Капрусь І. Я.* Хорология різноманіття колембол (філогенетичний, типологічний і фауністичний аспекти): автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.08. К., 2013. 41 с.
4. *Капрусь І. Я., Гусак О. В.* Особливості таксономічної та екологічної структури лісових таксоценів колембол Східного Поділля // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. Львів, 2021. Вип. 37. С. 75–86.
5. *Капрусь І. Я., Махлинець Т. М.* Особливості фауни й населення колембол правобережного сектору лісостепової зони України // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. Львів, 2015. Вип. 31. С. 59–72.
6. *Кузнецова Н. А.* Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: ГНО Прометей, 2005. 244 с.
7. *Маринич О. М., Шищенко П. Г.* Фізична географія України: підручник. К.: Знання, КОО, 2006. 511 с.
8. *Методы почвенно-зоологических исследований / под ред. М.С. Гилярова.* М.: Наука, 1975. 280 с.
9. *Стебаева С. К.* Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоолог. журнал. 1970. Т. 44. № 10. С. 1437–1454.
10. *Таращук М. В.* Биотопические фаунокомплексы ногохвосток (Collembola, Entognatha) основных лесостепных ландшафтов. К., 1994. 54 с. Деп. в ВИНТИ 27.07.94, № 1972-В94.
11. *Швеенкова Ю. Б.* Фауна и население коллембол (Hexapoda, Collembola) в зональных биотопах лесостепи Среднего Поволжья // Зоолог. журнал. 2010. Т. 89. № 4. С. 442–458.
12. *Bellinger P. F., Christiansen K. A., Janssens F.* 1996-2013. Checklist of the Collembola of the World [Electronic resource]. <http://www.collembola.org>
13. *Fahrig L.* Effect of habitat fragmentation on biodiversity // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2003. Vol. 34. P. 487–515.
14. *Hammer I., Harper D. A. T., Ryan P. D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis [Electronic resource]. Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. 9 p. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
15. *Magurran A. E.* Measuring Biological diversity. Blackwell Publishing company, 2004. 256 p.

16. *Stöcker G., Bergmann A.* Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen // Arch. Naturschutz u. Landschaftsforschung. 1977. Vol. 17. N 1. P. 1–26.
17. *Whittaker R. H.* Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. N 21. P. 213–251.

Стаття надійшла до редакції 24.10.22

доопрацьована 28.11.22

прийнята до друку 22.12.22

ECOLOGICAL AND FAUNISTIC CHARACTERISTICS OF MEADOW-STEPPE TAXOCENES OF COLLEMBOLA OF THE EASTERN PODILLYA

O. Husak¹, I. Kaprus^{2,3}

¹*Lviv National University of Nature Management
1, Volodymyr Velykyi St., Dublany, Lviv District 80381, Ukraine*

²*Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine*

³*State Museum of Natural History, NAS of Ukraine
18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine*

e-mail: kaprus63@gmail.com; ihor.kaprus@lnu.edu.ua

A comparative analysis of the taxonomic and ecological structure of meadow-steppe collembolan taxocenes of Eastern Podillya was carried out. 77 species of Collembola belonging to 41 genera and 14 families were found on the studied territory. From 6 to 18 species of collembola were found at the level of point alpha diversity, and 40–42 species of coenotic alpha diversity, which indicates a large capacity of the soil environment for Collembola in this type of biocenoses of Podillya. The investigated meadow-steppe Collembola taxocenes are characterized by average population density indicators, from 5.8 to 9.1 thousand spec./m².

It was found that the structure of dominance, spectra of life forms and biotope groups of the studied taxocenes have their own specificity, due to local edaphic conditions, as well as the degree of anthropogenic transformation. The analysis of the ecological structure showed that, in terms of species richness, complexes of xeroresistant (47.6–60 % of the total species richness) and mesophilic forms (17.5–35.7 %) prevail in meadow-steppe taxocenes of collembola. The studied taxocenes include six biotope groups of species. The biotope group of open landscape species (meadow-steppe, meadow and steppe) prevails, the share of which in the composition of the studied taxocenes is 52.4–62.5 % of the species diversity. According to the indicator of relative abundance, 44.4–64.8% belong to meadow-steppe species.

A feature of the investigated taxocenes is the presence in their composition of 7.1 to 15 % of atmobiotic collembolan species that inhabit macrophytes and the surface of loose leaf litter and carry out regular daily migrations in the grass, trees and shrubs, as well as about 5 % of corticolous collembolan species, which are ecologically related to lichens, mosses, tree bark and stone substrates. It was established that in all three meadow-steppe phytocenoses of Eastern Podillya, a specialized type of collembolan taxocene is formed, where more than 40 % of the population has meadow-steppe species that are ecologically related to xerophytic grass groups.

Keywords: Collembola, taxonomic composition, ecological structure, synecology, fauna, meadow-steppe taxocenes, Podillya