

DOI: <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2023.39.31-42>

УДК 595.71+591.5

Гусак О.В.<sup>1</sup>, Капрусь І.Я.<sup>2</sup>

## **ВПЛИВ АГРО- ТА УРБАНОГЕННОЇ ФРАГМЕНТАЦІЇ ПРИРОДНОГО СЕРЕДОВИЩА НА СТРУКТУРУ ТАКСОЦЕНІВ КОЛЕМБОЛ СХІДНОГО ПОДІЛЛЯ**

Проведено порівняння таксономічної та екологічної структури урбо- та агроценозів колембол Східного Поділля із їхніми лісовими та лучно-степовими варіантами. Урбоценози представлені 39 видами, а агроценози 30 видами колембол. Характерною особливістю фрагментованих урбо- та агроценозів дослідженого регіону є «ксерофілізація» фауни (збагачення її витривалими до сухості видами), велика мозаїчність розподілу чисельності видів у ґрунті, а також специфічність і непередбачуваність їхньої таксономічної й екологічної структури. Досліджені ценози колембол характеризуються малими та середніми показниками щільності населення (урбоценози від 2,1 до 6,3 тис. ос./м<sup>2</sup> ос./м<sup>2</sup>; агроценози від 0,2 до 0,8 тис. ос./м<sup>2</sup>). Під впливом урбаногенної фрагментації природного середовища зафіксовано різноспрямовані й часто не прогнозовані перебудови екологічної структури населення колембол. У спектрі екологічних груп такий вплив спричиняє збільшення частки чисельності ксерорезистентних колембол і зменшення – гігрофільних. У співвідношенні біотопних груп колембол спостерігається збільшення представленості лучно-степових (в середньому понад 44%), евритопних (25%) і лісо-лучних (24%) форм за рахунок зменшення – лісових і лучних. Саме тому, в урбоценозах можуть формуватися різні типи ценозів колембол – евритопні або спеціалізовані. Під впливом агрогенної фрагментації середовища у спектрі екологічних груп зафіксовано збільшення представленості лучно-степових (в середньому понад 55%), лісо-лучних (близько 20%) і лісових (понад 14%) форм за рахунок зменшення – евритопних (близько 9%) і лучних (1%). Саме тому, в рільничих ґрунтах може формуватися спеціалізований ценоз колембол.

**Ключові слова:** урбоценози, агроценози, *Collembola*, екологічна структура, структура домінування, екологічні групи, таксономічний склад.

Сільське господарство та урбанізація є одними з найважливіших причин фрагментації природного середовища та зменшення біорізноманіття у ґрунтах. З метою сприяння процесам природного ґрунтоутворення і забезпечення основних функцій ґрунтів, необхідно створити певні екологічні умови для розвитку педобіонтів в умовах ріллі та забудованих територій. Саме тому, вивчення таксономічного складу та синекотічної структури ценозів педобіонтів, і зокрема колембол (*Collembola*), в агро- та урбоценозах, має важливе значення для підтримання основних екологічних функцій ґрунту. Актуальним завданням є оцінка наслідків ведення сільського господарства та урбанізації для комплексу ґрунтових колембол і визначення напрямків змін їхніх ценозів під впливом таких порушень, які посилюють фрагментацію природного середовища.

На сьогодні можна знайти деяку інформацію про таксономічний склад і зміни параметрів біорізноманіття ґрунтових колембол у різних типах агро- та урбоценозів України (Гоблик, Капрусь, 2015; Мерза, Капрусь, 2019; Shrubovych, 2002 та ін.). Однак,

такі дані все-ще не є достатніми для розуміння особливостей формування еколого-фауністичної структури як населення колембол, так і інших груп педобіонтів у цих двох типах антропоізованих екосистем. Різні автори намагалися встановити ті параметри таксоценів колембол, які чутливі до агрогенного та урбогенного впливів. В результаті проведених досліджень, для зооіндикації стану ґрунтового середовища запропоновано ряд біомаркерів еколого-фауністичної структури таксоценів колембол, які найбільше чутливі до різних стадій урбанізації та агрогенного використання ґрунтів.

Метою роботи було описати фауну та особливості екологічної структури таксоценів колембол у агро- та урбоценозах Південного Поділля, а також на основі літературної інформації провести порівняльний аналіз отриманих даних із іншими лісовими таксоценозами колембол Подільської височини.

### Матеріал і методика досліджень

Проведена робота ґрунтується на матеріалі *Collembola*, який зібраний у травні-червні 2022 р. стандартними методами ґрунтово-зоологічних досліджень (Dunger, Fiedler, 1997). У червні досліджено три типи урбоценозів в м. Саврань Одеської обл.: А – парк між вулицями Соснова та Озерна на південній околиці міста (географічні координати 48.12646, 30.10609; 5,4 га), Б – сквер (невелика ділянка зелених насаджень у центрі міста площею близько 0,9 гектара) біля будинку культури на вул. Паркова (48.13532, 30.08479), В – газон поблизу Савранської центральної лікарні і футбольного поля (48.13437, 30.08011), а також три основних типи агроценозів у Вінницькій обл. – Г) пшениці (біля с. Вербка Гайсинського району; 48.23272, 29.29877), Д) кукурудзи (біля с. Білий Камінь Гайсинського району; 48.29412, 29.36326) і Ж) картоплі (біля с. Глинське Тульчинського району; 48.34269, 29.44455).

У кожному агроценозі відібрано по 20 ґрунтових проб обсягом 800 см<sup>3</sup> (10x10 см до глибини 8 см) кожна. Відбирання ґрунтових проб проводили двома лінійними серіями через кожні 5 м. Виділення матеріалу відбувалося на термо-фотоеклекторах Кемпсона. Колемболи були визначені за допомогою сучасної мікроскопічної техніки та найновіших ідентифікаційних ключів. Всього зібрано 120 проб ґрунтового субстрату (по 20 у кожному з досліджених біоценозів). В результаті проведеної роботи ідентифіковано більше ніж 3,5 тис. особин колембол.

Спектри життєвих форм оцінювали за класифікацією С. Стебаєвої (Стебаєва, 1970). Біотопні (екологічні) групи колембол виділяли згідно підходу І. Капруся (Капрусь, 2013). Структуру домінування таксоценів колембол визначали згідно пропозицій Г. Штокера і А. Бергмана (Stöcker, Bergmann, 1977): 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 прийняті за підходом І. Капруся стосовно мікроартропод (Капрусь, 2013). Зокрема, точкове альфа-різноманіття (*αa*) оцінювали як середнє видове різноманіття на одну ґрунтову пробу об'ємом 1000 см<sup>3</sup>; ценотичне альфа-різноманіття (*αb*) – як видове різноманіття у серії з 20 ґрунтових проб зазначеного розміру, відібраних у кожному з трьох варіантів урбо- та агроценозів (ценотична фауна). Спеціалізованість таксоценів колембол була оцінена за критеріями Н. Кузнецової (Кузнецова, 2005). Параметри різноманіття і статистичне опрацювання матеріалу здійснювали за допомогою програми Past доступної через мережу інтернет. Для аналізу екологічної структури населення колембол використовували стандартизовані синекологічні показники та методи кількісного синекологічного аналізу (Magurran, 2004).

## Результати досліджень та обговорення

Видове різноманіття і щільність населення. В результаті проведених досліджень в урбоценозах виявлено сумарно 39 видів колембол, які належать до 27 родів і 10 родин, а в агроценозах – 30 видів, які належать до 21 роду і 9 родин (табл. 1). Однак, протягом триваліших і масштабніших досліджень у цих антропогенно змінених біоценозах, можна виявити значно більше видів. Зокрема, в восьми урбоценозах м. Ужгорода та м. Виноградова протягом вегетаційного сезону 2001 і 2010 років було сумарно виявлено 96 видів колембол, які належать до 55 родів і 16 родин (Гоблик, Капрусь, 2015), а в 12 урбоценозах м. Львова Ю. Шрубович (Shrubovich, 2002) виявила 119 видів колембол із 63 родів і 15 родин. У 10 агроценозах Малого Полісся протягом трьох вегетаційних сезонів 2017-2019 років С. Мерзою і І. Капрусем (Мерза, Капрусь, 2019) було виявлено 49 видів колембол, які належать до 35 родів і 12 родин.

Деякі з виявлених видів траплялися лише в одному із трьох досліджених урбоценозів. Наприклад, тільки в урбоценозі А виявлено 11 видів колембол, у Б – 5, у В – 6, Г – 11, Д – 1 і Ж – 2 (табл. 1). Причиною цього, може бути випадковості, який пов'язаний із кількістю відібраних ґрунтових проб. Однак, особливості локальних екологічних умов також впливають на просторовий розподіл видів у різних біоценозах. Цікаво, що лише один вид колембол (*S. pumilis*) траплявся одночасно в усіх трьох варіантах досліджених урбоценозів і шість видів (*C. succinea*, *M. critica*, *M. macrochaeta*, *P. minuta*, *P. notabilis*, *P. alba*) – трьох варіантах досліджених агроценозів.

В урбоценозах, серед виявлених видів встановлено п'ять синантропних за літературними даними (Капрусь, Гоблик, 2015), які несвідомо інтродуковані в різний час із південніших щодо України регіонів Євразії. Це є, зокрема, *D. trispinata*, *F. similis*, *F. candida*, *H. nitidus* і *A. caecus*. Основними причинами їхньої інтродукції називають вирощування екзотичних рослин і ведення сільського господарства (Капрусь, Гоблик, 2015). Зовсім недавно молекулярно-генетичними методами було доведено, що гігрофільний *D. trispinata* найімовірніше був інтродукований у різні регіони Європи, в тому числі й України, із півдня Японії, а згодом успішно натуралізувався там у вологих оселищах (Roithmeier et al, 2018).

В одній ґрунтовій пробі з урбоценозів (точкове альфа-різноманіття або  $\alpha_a$ ) в середньому зафіксовано від 2,5 до 6 видів колембол (в середньому 4,2), а з агроценозів відповідно 1,3–2,4 видів колембол (в середньому 1,7). Досліджені урбоценотичні фауни (ценотичне альфа-різноманіття або  $\alpha_b$ ) включають 13–23 видів (в середньому 18), агроценотичні – відповідно 13–24 видів (в середньому 17,4) (табл. 2). Найбільша ємність середовища для колембол на рівні  $\alpha_a$ - і  $\alpha_b$ -різноманіття характерна парковому і пшеницевому агроценозам, а найменша встановлена в умовах газону і агроценозів із картоплею і кукурудзою (табл. 2). Встановлені рівні точкового та ценотичного різноманіття вказують на середню ємність ґрунтового середовища для цих педобіонтів в умовах урбосередовища, яка подібна до показників у природних біоценозах, і малу ємність ґрунтового середовища для них в умовах ріллі.

Попередня оцінка існуючих даних дозволяє припустити, що в урбосередовищі може існувати більша частина регіональних фаун колембол. Натомість, агротаксоцени колембол дослідженого регіону характеризуються малим видовим багатством, порівняно з природними біоценозами (Капрусь, Гусак 2021; Гусак, Капрусь, 2023 та ін.).

Таблиця 1

Узагальнені середні дані щодо таксономічного складу, відносної чисельності (у % від загальної чисельності таксоцону), а також екологічної характеристики видів у таксоцонах колембол досліджених урбо- та агроценозів

Родина / Рід / Вид	Урбоценози - агроценози / відносна чисельність видів		Екологічна характеристика
	А-В	Г-Ж	
1	2	3	4
HYPOGASTRURIDAE Börner, 1906			
<i>Ceratophysella succinea</i> (Gisin, 1949)	1,1	<b>17,4</b>	Клчс(вп)
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	0,1	<b>17,2</b>	Клчс(вп)
<i>Hypogastrura manubrialis</i> (Tullberg, 1869)		3,0	Г-Млл(вп)
<i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl, 1901)	0,8		Клчс(вп)
<i>Willemia intermedia</i> Mills, 1934	0,3		Млчс(гг)
BRACHYSTOMELLIDAE (Stach, 1949)			
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)		0,7	Клчс(вп)
TULLBERGIIDAE Bagnall, 1935			
<i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)		1,7	Клчс(вг)
<i>Mesaphorura critica</i> (Ellis, 1976)	<b>3,8</b>	1,6	Клчс(гг)
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1971	2,7		К-Млс (гг)
<i>Mesaphorura florum</i> (Simon et al., 1994)	0,6	<b>3,4</b>	Млс(гг)
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> (Rusek, 1976)	1,0	<b>14,8</b>	К-Млл(гг)
<i>Doutnacia xerophila</i> Rusek, 1974	0,1		Клчс(гг)
<i>Stenaphorura quadrispina</i> (Börner, 1901)	1,3		Клчс(гг)
ONYCHIURIDAE Börner, 1909			
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii, 1966)	0,3	<b>4,6</b>	Клчс(вг)
<i>Protaphorura fimata</i> (Gisin, 1952)		<b>3,9</b>	Клчс(вг)
<i>Protaphorura gisini</i> Haybach, 1960	1,6	0,3	Клчс(вг)
<i>Agrophorura naglitshi</i> (Gisin, 1960)		0,3	Клчс (гг)
NEANURIDAE Börner, 1901			
<i>Pseudachorutes pratensis</i> Rusek, 1973		0,5	Клчс(вп)
<i>Pseudachorutes parvulus</i> Börner, 1901	0,3		Млс(вп)
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	0,1		Млл(пг)
ISOTOMIDAE Schäffer, 1896			
<i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson, 1900)	0,8	0,7	Клчс(вп)
<i>Proisotomodes bipunctatus</i> (Axelson, 1903)	2,7		Млл(пг)
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	0,6	<b>5,7</b>	Млс(вп)
<i>Folsomia fimetaria</i> (Linnaeus, 1758)		<b>4,1</b>	Млс(вг)
<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902	1,4		Клчс(вг)
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939	<b>4,4</b>		К-Млл(пг)
<i>Folsomia similis</i> Bagnall, 1939	1,2		Млл(пг)
<i>Folsomides marchicus</i> (Frenzel, 1941)		0,5	Клчс(пг)

Продовження таблиці 1

1	2	3	4
<i>Folsomides parvulus</i> (Stach, 1922)	0,6	2,1	Клчс(пг)
<i>Isotoma anglicana</i> (Lubbock, 1873)		1,2	Клчс(вп)
<i>Isotomodes productus</i> (Axelson, 1906)	0,3		Клчс(гг)
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	<b>21,8</b>	<b>6,8</b>	Ее(нп)
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	0,7		Млл(вг)
ENTOMOBRYIDAE Schött, 1891			
<i>Heteromurus nitidus</i> (Templeton, 1835)	0,6	0,2	К-Млл(пг)
<i>Heteromurus major</i> (Moniez, 1889)		2,3	Клчс(вп)
<i>Orchesella albofasciata</i> (Stach, 1960)		0,4	Клчс(а)
<i>Orchesella multifasciata</i> (Scherbakow, 1898)	<b>3,3</b>	1,5	Клчс(а)
<i>Orchesella orientalis</i> Stach, 1960	0,3		Клчс(а)
<i>Entomobrya multifasciata</i> (Tullberg, 1871)	1,4		Клчс(вп)
<i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg, 1871)	1,2		Ее(вп)
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)	<b>5,2</b>	<b>7,2</b>	Клчс(пг)
<i>Pseudosinella octopunctata</i> Börner, 1901		<b>3,6</b>	Клчс(нп)
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	1,1		Млч(вп)
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	3,1		Ее(вп)
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	0,8		Клчс(вп)
ARRHOPALITIDAE Stach, 1956			
<i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1871)	0,5		Ее(пг)
BOURLETIELLIDAE Börner, 1912			
<i>Bourletiella arvalis</i> (Fitch, 1863)		1,1	Млс(а)
<i>Deuterostminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)		2,6	Клчс(а)
KATIANNIDAE Börner, 1913			
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)		2,8	Ее(вп)
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1863)	<b>6,4</b>	1,6	К-Млл(вп)
<i>Sminthurinus alpinus bisetosus</i> Ellis, 1976	2,7		К-Млл(вп)
SMINTHURIDIDAE Börner, 1906			
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	<b>24,5</b>	3,0	Клчс(вп)
<b>Всього видів</b>	<b>37</b>	<b>30</b>	
<b>Частка чисельності домінантних (масових) видів (%)</b>	<b>83,7</b>	<b>93,1</b>	

Примітка. Урбоценози: А – парк на межі міста Саврань; Б – центральний сквер міста Саврань; В – газон міста Саврань. Агроценози: Г – пшеницевий; Ж – кукурудзяний; З – картопляний; ЗС – узагальнені середні дані по трьох досліджених агроценозах. Екологічні характеристики видів: комплекси видів гігропреферendumу: гігро-мезофільних (Г-М), мезофільних (М), ксеро-мезофільних (К-М), ксерорезистентних (К) і еврибіонтних (Е) видів; біотопні групи видів: лісових (лс), лучних (лч), лісо-лучних (лл), лучно-степових (лчс), евритоппних (е) видів; підгрупи життєвих форм (біоморфи): а – атмобіонтна, к – кортицикольна, вп – верхньопідстилкова, нп – нижньопідстилкова, пг – підстилково-грунтова, вг – верхньогрунтова, гг – глибокогрунтова.

Показник диференціюючого  $\beta$ -різноманіття таксоценів колембол досліджених урбо- та агроценозів є в декілька разів більшим (табл. 2), ніж у природних біоценозах Подільської височини (Капрусь, Махлинець, 2015), що пов'язано з більшою гетерогенністю внутрішньоценотичних умов у едафотобах міста та ріллі. Однак, для урботаксоценів колембол він є значно менший, ніж для агротаксоценів. Найбільша контрастність внутрішньоценотичних умов для колембол встановлена в урбоценозі газону та агроценозі пшениці, а найменша – парковому урбоценозі та агроценозах із кукурудзою та картоплею.

Досліджені урботаксоцени колембол мають відносно невеликі показники щільності населення, які варіюють у широкому діапазоні значень (табл.2). Зокрема, щільність урботаксоцену колембол газону є у три рази меншою, ніж урботаксоцену парку. Рівень щільності населення досліджених урботаксоценів колембол у парку і центральному сквері приблизно відповідає їхній чисельності в природних лісових та лучно-степових ценозах Східного Поділля (Капрусь, Гусак, 2021; Гусак, Капрусь, 2023). Лише в едафотопі газону він є у два-три рази меншим, ніж у природних біоценозах.

Досліджені агротаксоцени колембол також мають відносно малі показники щільності населення (табл.2), як і деякі варіанти урботаксоценів. У порівнянні з природними лісовими ценозами лісостепової зони (Капрусь, 2013; Капрусь, Махлинець, 2015), середній показник щільності колембол досліджених агротаксоценів колембол є меншим в 18-23 разів, а порівняно з лучними відповідно – 7-11 разів.

Згідно підходу І. Капруся (Капрусь, 2010) до класифікації регіональних колемболофаун Євразії в урбоценозах формується змішаний ізотомоїдно-ентомобріюїдний тип цієї фауни з гіпогаструроїдно-тульбергіюїдним підтипом. Він характерний для аридних районів України, зокрема лісостепової зони. В агроценозах також формується змішаний ізотомоїдно-ентомобріюїдний тип цієї фауни, але з гіпогаструроїдно-онихіуроїдним підтипом, який включає таксономічні елементи як арктичних, так і середземноморських фаун. Найбільше він характерний для аридних районів України, зокрема лісостепової та степової зон.

Структура домінування і якісний склад домінантів. В результаті проведених досліджень встановлено, що до складу масових колембол (еудомінантних, домінантних, субдомінантних) досліджених урботаксоценів Східного Поділля входить 18 видів (табл. 1), а агротаксоценів – 17 видів. Специфічними домінантами урботаксоценів колембол дослідженого регіону є всього три види: *F. similis*, *P. bipunctatus* і *S. alpinus bisetosus*. Вони не виявлені в складі домінантів таксоценів колембол лісів, остепнених лук і агроценозів Східного Поділля (Капрусь, Гусак, 2021; Гусак, Капрусь, 2023). Специфічними домінантами агротаксоценів колембол дослідженого регіону є десять видів: *H. manubrialis*, *P. fimata*, *P. minuta*, *F. fimetaria*, *F. parvulus*, *L. cyaneus*, *B. arvalis*, *D. pallipes*, *S. aureus*, *S. elegans*. Більшість із них є сухолюбними формами відкритого ландшафту (Капрусь, 2013).

В окремих варіантах досліджених урботаксоценів колембол встановлено від 5 до 12 масових таксонів, на частку яких належить 74,9–92,2% чисельності (в середньому 8,6 видів із відносною чисельністю 83,7%) (табл. 1). Виявлено два еудомінантних види (супердомінанти) з відносною чисельністю понад 31,7 % від загальної чисельності таксоцену.

Таблиця 2

## Середні значення параметрів різноманіття таксоценів колембол досліджених урбо- та агроценозів Східного Поділля

Показник	Урботаксоцени / Агротаксоцени		
	A-B	Г-Ж	Середнє значення (А-Ж)
Щільність, тис. ос/м <sup>2</sup>	2,1-6,3	0,2-0,8	2,5
Точкове альфа-різноманіття ( $\alpha_a$ ), видів/грунтова проба	2,5-6,0	1,3-2,4	2,9
Ценотичне альфа-різноманіття ( $\alpha_b$ ), всього видів у серії з 20 проб	13-23	13-24	17,7
Бета-різноманіття ( $\beta_a$ )	4,6-8,7	17,1- 46,7	17,8
Індекс Сімпсона (1-D)	0,6-0,9	0,8-0,9	0,8
Індекс Шеннона (H')	1,6-2,4	2,3-2,6	2,3
Вирівняність за H' (J)	0,6-0,8	0,8-1,0	0,8
Вирівняність (e <sup>H</sup> /S)	0,4-0,6	0,5-0,9	0,6
Індекс Бергера-Паркера (d)	0,3-0,4	0,1-0,3	0,4
Індекс Менхініка (IME)	1,3-2,3	1,3-2,4	1,7
Індекс Маргалєфа (IMa)	2,6-4,8	2,6-4,9	3,6
Індекс Фішер-альфа (IF $\alpha$ )	4,0-9,3	4,0-10	6,5

Примітка. А-Ж – назви урбо- та агроценозів як у розділі «Матеріал і методи досліджень».

У досліджених агротаксоценах колембол встановлено від 11 до 13 масових таксонів (всього 22), частка яких складає 86,5–97,3% чисельності (в середньому 11,4 видів із відносною чисельністю 93,1%) (табл. 1). Еудомінантні види виявлені в окремих агротаксоценах колембол, зокрема: *C. succinea* в агротаксоцені А та *M. macrochaeta* – Б.

У всіх трьох варіантах урботаксоценів колембол одночасно домінував лише *S. pumilis*, у двох – шість таких видів, як *M. critica*, *M. hylophila*, *F. manolachei*, *S. elegans*, *P. alba* і *P. notabilis*. Решта видів є специфічними видами домінантів для окремих із досліджених типів урбанізованих колемболотаксоценів (табл. 1).

У всіх трьох варіантах агротаксоценів колембол одночасно домінували такі чотири види, як *C. succinea*, *M. macrochaeta*, *P. alba* і *P. notabilis*, у двох сім видів – *M. florum*, *P. fimata*, *P. minuta*, *P. octopunctata*, *H. major*, *S. pumilis* і *S. aureus*. Решта видів є специфічними видами домінантів для окремих із досліджених типів рільничих колемболотаксоценів (табл. 1). Це може свідчити про локальну специфіку едафічних умов конкретних агроценозів.

Синекологічні індекси різноманіття таксоценів колембол. Досліджені урбо- та агротаксоцени колембол помітно відрізняються за синекологічною структурою. У таблиці 2 наведені середні значення основних непараметричних індексів різноманіття для досліджених урбо- та агротаксоценів колембол. Аналіз даних показує, що показник ценотичного альфа-різноманіття трьох досліджених урботаксоценів відрізняється в 1,3-1,8 рази. Значення індексів, які поєднують видове багатство (S) і загальну кількість особин (N) у кожному таксоцені (ІМе, ІМа, ІFα) також є відмінними приблизно в цьому ж діапазоні одиниць.

Крім того, помітно відрізняється представленість груп рідкісних і масових видів колембол в досліджених урботаксоценах. Зокрема, в таксоцені А є 2 рідкісних або рецедентних видів (відносна чисельність  $\leq 3,1\%$ ) і 10 дуже рідкісних або субрецедентних видів ( $\leq 1\%$ ), в таксоцені Б їх є 8 і 1 та В – 7 і 1 відповідно (табл. 1). Так само різною є кількість масових видів з відносною чисельністю більшою ніж 3,2% (А – 12, Б – 9, В – 5). Відповідно ці структурні відмінності відносною чисельності видів досліджених урбо- та агроценозів відображаються на різних значеннях вирівняності чисельності видів  $J$  і  $e^H/S$ , узагальнених показниках різноманіття таксоценів ( $H'$ , ІМе, ІМа, ІFα), а також мірах домінування (1–D, d).

Аналіз даних рільничих таксоценів колембол показує, що показник ценотичного альфа-різноманіття відрізняється майже в два рази. Значення індексів, які поєднують S і загальну кількість особин у кожному таксоцені (ІМе, ІМа, ІFα) також є на порядок відмінними. Крім того, помітно відрізняються частки чисельності груп рідкісних і масових видів колембол в досліджених агротаксоценах. Зокрема, в таксоцені Г є вісім рідкісних або рецедентних видів (відносна чисельність  $\leq 3,1\%$ ) і три дуже рідкісних або субрецедентних видів ( $\leq 1\%$ ), в таксоцені Д їх є відповідно 2 і 0, а в таксоцені Ж – відповідно 1 і 1. Кількість масових видів з відносною чисельністю більшою ніж 3,2% є наступною: Г – 13, Д – 11, Ж – 13.

Спектри екологічних груп. На основі проведеного аналізу встановлено (табл. 1), що за видовим багатством у агротаксоценах колембол переважає комплекс ксерорезистентних форм (60–62,5% від загального видового багатства), який спільно з ксеро-мезофільними (6,7–15,4%) становить в окремих їхніх варіантах 66,7–76,9% видового багатства. За узагальненими даними по усіх трьох досліджених агротаксоценах це 73,4% усіх виявлених видів колембол, що є значно більше ніж у природних лісових і лучно-степових екосистемах Східного Поділля (Капрусь, Гусак 2021; Гусак, Капрусь, 2023). Поряд із цим, досліджені агротаксоцени характеризуються різким зменшенням відносного видового багатства гігрофільних і гігро-мезофільних колембол, у порівнянні з лісовими та лучно-степовими ценозами району дослідження. Виявлено всього 2 види з гігро-мезофільного комплексу і жодного виду колембол не виявлено з гігрофільного. Частка еврибіонтних колембол складає 7,7–13,4% видового багатства таксоцену та 7,3–13,2% відносною чисельності (табл. 1 і 3). Тому, можна зробити висновок, що в агроценозах відбувається «ксерофілізація» фауни колембол, порівняно з природними ценофаунами регіону, навіть лучно-степовими, які формуються у дуже сухих едафотобах на схилах південної експозиції.

В досліджених урботаксоценах колембол встановлено (табл. 1), що за видовим багатством переважає комплекс ксерорезистентних форм (38,9–69,2% від загального видового багатства), який спільно з ксеро-мезофільними (22,3–26,1%) становить в



окремих таксоценах 62,2–92,3% сумарного видового багатства. За узагальненими даними по трьох досліджених урботаксоценах колембол це в середньому 65,8% усіх виявлених видів. Досліджені урботаксоцени характеризуються повною відсутністю гігрофільних і гігро-мезофільних колембол у порівнянні з лісовими та лучно-степовими ценозами району дослідження. Частка групи еврибіонтних колембол складає всього 10,5% видового багатства таксоцену (табл. 1,4).

Агротаксоцени колембол Східного Поділля включають по 3–4 біотопних групи видів (табл. 3). Їхнє співвідношення у конкретних едафотопях ріллі має власну специфіку, обумовлену насамперед, співвідношенням екологічно спеціалізованих лучно-степових, лісо-лучних або лісових видів із сусідніх біоценозів, які мігрують на поля і знаходять там задовільні умови для тимчасового чи тривалого існування. Зокрема, в досліджених агротаксоценах колембол сумарно виявлено 60–62,5% лучно-степових, 6,7–16,7% лісо-лучних і 8,4–20% лісових видів.

Таблиця 3

**Відносна чисельність (%) екологічних груп видів у таксоценах колембол досліджених урбо- та агроценозів**

Екологічна група	Урбо- таксоцени (А-В)	Агро- таксоцени (Г-Ж)	Середня представленість екологічних груп	
			А-В	Г-Ж
<i>Комплекс видів гігропреферендуму</i>				
Е	0–46,2	7,3–13,2	25,6	9,6
Г	–	–	–	–
Г-М	–	0–9,1	–	3,1
М	4,5–14,8	9,8–26,5	8,7	15,7
К-М	15,4–29,8	5,6–36,3	21,2	16,5
К	24,8–74,9	45,7–67,4	44,5	55,2
<i>Біотопна група</i>				
е	0–46,2	7,3–13,1	26,5	9,5
б	–	–	–	–
лчб	–	–	–	–
лсб	–	–	–	–
нв	–	–	–	–
лс	–	5,6–26,5	–	14,3
лл	–	7,7–36,3	–	19,6
лч	0–7,4	0–4,2	4,2	1,4
лчс	14–37,1	45,7–67,4	24,3	55,3

Примітки: А-Ж – назви урбо- та агроценозів як у розділі «Матеріал і методи досліджень». Повні назви екологічних груп колембол описані в таблиці 1. Сірим кольором виділені дві або три домінуючі екологічні групи.

Інформацію про відносну чисельність різних біотопних груп колембол у досліджених урбо- та агроценозах наведено в таблиці 3. Частка чисельності лучно-степових видів у агротаксоценозах колембол є найбільшою (в середньому понад 55%). Крім того, всього 2 види або в середньому 9,5% населення належить групі евритопних видів, які є екологічно пластичними й можуть населяти різні біотопи одночасно. Тобто, характерною особливістю фауни та населення колембол в агроценозах Східного Поділля, є добре виражена її лучно-степова екологічна специфіка. До так званих «диференційовальних таксонів» в агроценозах або інакше «своїх» форм, які характерні для ріллі, можна віднести всього два види (*A. naglitshi*, *H. nitidus*), які складають разом 6,7 % дослідженої агрофауни.

Урботаксоцени колембол Східного Поділля включають по 3–5 біотопних груп видів (табл. 3). Їхнє співвідношення у конкретних урбоєдафотопях також має власну специфіку, обумовлену співвідношенням екологічно спеціалізованих лучно-степових, лісо-лучних або лісових видів, які в урбанізованих біотопах знаходять задовільні умови для свого існування. Зокрема, в досліджених урботаксоценозах колембол сумарно виявлено 38,9–64,3% лучно-степових, 22,2–34,8% лісо-лучних і 0–13,1% лісових видів.

Найбільшими в урботаксоценозах колембол є частки чисельності лучно-степових, евритопних і лісо-лучних видів (в середньому понад 44%, 25% і 24% відповідно). Лише 0-3 види, або в середньому понад 4% населення, належать групі лісових видів, які можуть населяти різні типи лісів. Однак, в досліджених урбобіотопах вони як і лучні види посідають останні місця за представленістю в таксоценозах колембол. Тобто, характерною особливістю фауни й населення колембол в урбоценозах Східного Поділля є збільшення представленості евритопних і лучно-степових форм за рахунок зменшення – лісових і лісо-лучних. До так званих «диференційовальних таксонів» в урбоценозах або інакше синантропних форм, які найчастіше трапляються у містах і поблизу людських осель, було віднесено п'ять видів (див. вище), які складають сумарно 12,8% дослідженої урбофауни.

На основі порівняльного аналізу отриманих даних про частку чисельності біотопних груп колембол встановлено, що в усіх трьох агроценозах Східного Поділля формується спеціалізований таксоцен колембол за класифікацією Н. Кузнецової (Кузнецова, 2005), де понад 45% населення мають лучно-степові види, які екологічно пов'язані з ксерофітними трав'яними угрупованнями (табл. 3). Вони утворюють групу з 19 екологічно спеціалізованих видів до існування в умовах ріллі. Натомість, в урбоценозах Східного Поділля формується або спеціалізований, або евритопний таксоцен колембол, де понад 40% населення мають відповідно лучно-степові або евритопні види (табл. 3).

### Висновки

На основі проведених досліджень можна зробити висновок, що характерною особливістю фрагментованих урбо- та агротаксоценів колембол Східного Поділля є «ксерофілізація» фауни (збагачення їх витривалими до сухості видами), велика мозаїчність розподілу чисельності видів у ґрунті, а також специфічність і непередбачуваність їхньої таксономічної й екологічної структури. Найбільші відмінності досліджених таксоценів пов'язані, насамперед, із видовим складом, щільністю населення, структурою домінування, складом доміinantних видів, а також представленістю екологічних груп колембол.

Урботаксоцени колембол дослідженого регіону в цілому характеризуються великим видовим багатством (не менше 39 видів), значною варіабельністю показників точкового альфа-різноманіття (2,5–6 видів), ценотичного альфа-різноманіття (13-23 видів), щільності населення (2,1–6,3 тис. ос./м<sup>2</sup>), вирівняності чисельності видів ( $J=0,6-0,8$ ) й індексів загального різноманіття ( $H'=1,6-2,4$ ;  $1-D=0,6-0,9$ ;  $IF\alpha=4,0-9,3$ ), а також широким колом потенційних домінантів (близько половини усіх виявлених видів). Під впливом урбаногенної фрагментації природного середовища зафіксовано різноспрямовані й часто не прогнозовані перебудови екологічної структури населення колембол. У спектрі екологічних груп такий вплив спричиняє збільшення частки чисельності ксерорезистентних колембол і зменшення – гігрофільних. У співвідношенні біотопних груп колембол спостерігається збільшення представленості лучно-степових (в середньому понад 44%), евритопних (25%) і лісо-лучних (24%) форм за рахунок зменшення – лісових і лучних. Саме тому, в урбогрунтах можуть формуватися різні типи таксоценів колембол – евритопні або спеціалізовані.

Агротаксоцени колембол дослідженого регіону в цілому характеризуються меншими, ніж в урбоценозах, видовим багатством (не менше 30 видів), показниками точкового альфа-різноманіття (1,3–2,4 видів) і щільності населення (0,2–0,8 тис. ос./м<sup>2</sup>), середнім ценотичним альфа-різноманіттям (13-24 видів), великою вирівняністю чисельності видів ( $J=0,8-1,0$ ) й індексами загального різноманіття ( $H'=2,3-2,6$ ;  $1-D=0,8-0,9$ ;  $IF\alpha=4,0-10$ ), а також широким колом потенційних домінантів (більше двох третин усіх виявлених видів). Під впливом агрогенної фрагментації середовища у спектрі екологічних груп зафіксовано збільшення представленості лучно-степових (в середньому понад 55%), лісо-лучних (близько 20%) і лісових (понад 14%) форм за рахунок зменшення – евритопних (близько 9%) і лучних (1%). Саме тому, в рілних грунтах може формуватися спеціалізований таксоцен колембол.

- Гоблик К.М., Капрусь І.Я. 2015. Урбаногенна трансформація угруповань колембол Закарпатської низовини. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*. Луцьк. № 12. С. 163–171.
- Гусак О., Капрусь І. 2023. Еколого-фауністична характеристика лучно-степових таксоценів колембол Східного Поділля. *Вісник Львівського університету*. Серія біологічна. Вип. 88. С. 69–79.
- Капрусь І.Я. 2003. Ногохвостки (Collembola) Вольно-Подолья, в Чернобай Ю. и др. Экология и фауна беспозвоночных западного Вольно-Подолья. Київ : Наук. думка. С. 100–172.
- Капрусь І.Я. 2010. Таксономічна структура і типологія регіональних фаун ногохвісток (Collembola) Євразії. *Наукові записки Державного природознавчого музею*. Львів. Вип. 26. С. 39–50.
- Капрусь І.Я. 2013. *Хорологія різноманіття колембол (філогенетичний, типологічний і фауністичний аспекти)*. Дисертація доктора наук, Інститут зоології НАН України. Київ. 497 с.
- Капрусь І.Я., Гоблик К.М. 2015. Екологічна та соціологічна оцінка ґрунтів Закарпатської низовини за угрупованнями колембол. *Наукові записки Державного природознавчого музею*. Львів. Вип. 31. С. 45–58.
- Капрусь І.Я., Гусак О.В. 2021. Особливості таксономічної та екологічної структури лісових таксоценів колембол Східного Поділля. *Наукові записки Державного природознавчого музею*. Львів. Вип. 37. С. 75–86.
- Капрусь І.Я., Махлинець Т.М. 2015. Особливості фауни й населення колембол правобережного сектору лісостепової зони України. *Наукові записки Державного природознавчого музею*. Вип. 31. С. 59–72.

- Кузнецова Н.А. 2005. Организация сообществ почвообитающих коллембол. Москва : ГНО Прометей. 244 с.
- Мерза С.П., Капрусь І.Я. 2019. Фауна й населення колембол агроценозів Малого Полісся. *Наукові записки Державного природознавчого музею*. Львів. Вип. 35. С. 97–110.
- Стебаева С.К. 1970. Жизненные формы ногохвосток (Collembola). *Зоол. журн.* Т. 44 № 10. С. 1437–1454.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing Ltd, UK. 256 pp.
- Shrubovych J. 2002. The fauna of springtails (Collembola) in Lviv. *Vestnik zoologii*. Vol. 36 No 2. P. 63–67.
- Roithmeier O., Burkhardt U., Daghighi T., Filser J. 2018. *Desoria trispinata* (MacGillivray, 1896), a promising model Collembola species to study biological invasions in soil communities. *Pedobiologia*. Vol. 67. P. 45–56.
- Stöcker G., Bergmann A. 1977. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. In *Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen. Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung*. B. 17 No 1. S. 1–26.

<sup>1</sup> Львівський національний університет природокористування, Львівська обл., м. Дубляни

e-mail: oksanabezuschko@ukr.net

<sup>2</sup> Львівський національний університет імені Івана Франка, Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів

e-mail: kaprus63@gmail.com

*Husak O.V. Kaprus I.Ya.*

**The influence of agro- and urbanogenic fragmentation of the natural environment on the structure of Collembolan taxocenes of the Eastern Podillia**

*A comparative analysis of the taxonomic and ecological structure of Collembolan urbo- and agrotaxocenes of Eastern Podillia with their forest and meadow-steppe variants was carried out. Urbotaxocenes are represented by 39 species, and agrotaxocenes by 30 species of Collembola. A characteristic feature of the fragmented urbo- and agrotaxocenes of the studied region is the "xerophyllization" of the fauna (enrichment with drought-resistant species), the large mosaic distribution of the abundance of species in the soil, as well as the specificity and unpredictability of their taxonomic and ecological structure. The investigated collembolan taxocenes are characterized by low and medium population density (urbotaxocenes from 2.1 to 6.3 thousand individuals/m<sup>2</sup> individuals/m<sup>2</sup>; agrotaxocenes from 0.2 to 0.8 thousand inhabitants/m<sup>2</sup>). Under the influence of urban fragmentation of the natural environment, multidirectional and often unforeseeable restructuring of the ecological structure of the collembolan taxocenes has been recorded. In the spectrum of ecological groups, this influence causes an increase in the number of xeroresistant collembola and a decrease in hygrophilous ones. In the ratio of biotope groups of Collembola, there is an increase in the representation of meadow-steppe (on average more than 44%), eurytopic (25%) and forest-meadow (24%) forms due to a decrease in forest and meadow forms. That is why different types of collembolan taxocenes can form in urbo-soils - eurytopic or specialized. Under the influence of agrogenic fragmentation of the environment in the spectrum of ecological groups, an increase in the representation of meadow-steppe (on average more than 55%), forest-meadow (about 20%) and forest (over 14%) forms was recorded due to a decrease in eurytopic (about 9%) and grasslands (1%). That is why a specialized collembolan taxocene can form in agricultural soils.*

**Key words:** urbocenoses, agrocenoses, Collembola, ecological structure, dominance structure, ecological groups, taxonomic composition