

DOI: <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2024.40.47-58>

УДК [591.54:595.71]:[581.526.42:582.623.2](477.83-751.3)

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

### **СЕЗОННА ДИНАМІКА ПАРАМЕТРІВ ЕКОЛОГІЧНОЇ СТРУКТУРИ ТАКСОЦЕНУ КОЛЕМБОЛ У ЛІСОВИХ НАСАДЖЕННЯХ ДУБА ЧЕРВОНОГО ЯВОРІВСЬКОГО НПП**

Проведено аналіз динаміки екологічної структури та чисельності таксоцену колембол на території Яворівського НПП у різні сезони року. В результаті досліджень на ділянках поширення інвазійного дуба червоного виявлено 59 видів колембол, які належать до 42 родів і 13 родин. Встановлено що основні показники структури таксоцену помітно змінюються впродовж року. Найбільша кількість видів та родин зафіксована в літній період (39 з 42 видів виявлених за час дослідження), а найменша в осінній (28 видів). Взимку відзначено найбільший показник щільності населення (3,4 тис. екз./м<sup>2</sup>), тоді як найменший (1,2 тис. екз./м<sup>2</sup>), зафіксовано навесні. Синекологічна структура, визначена за допомогою непараметричних індексів різноманіття, демонструє найнижчі показники в осінній період року, що узгоджується також з індексом різноманіття  $Q$ . З усіх виявлених видів у дубняку, 22 належать до масових форм. Абсолютно постійним видом у трьох з чотирьох сезонів є еврибіонтний вид *Folsomia tanolachei*. Аналіз екологічної структури показав, що у дослідженому біотопі переважають еврибіонтні види, у середньому їх частка становить 51,8% від загальної чисельності колембол, 25,5% – гігро-мезофільні види, решта (мезофільні, ксерорезистентні та ксеро-мезофільні) віднесено до випадкових видів. Загалом, за весь період дослідження виявлено представників 5 біотопних груп. У середньому за чотири сезони року, за показником відносного видового багатства, переважають евритопні (54,8%), лісо-лучні (29,9%) та лісові види (16,1%). Решта біотопних груп представлені лише кількома видами в окремі сезони. У всі сезони року виявлено високе різноманіття видів за спектрами життєвих форм. Найчисельнішими серед них є підстилково-грунтові види (52,9% навесні), верхньогрунтові (43,9% влітку) та нижньопідстилкові (22,5% влітку). Різкі зміни основних параметрів різноманіття, структури домінування та складу масових видів, а також перебудова екологічної структури, можуть бути пов'язані зі зміною едификатора деревостану на дослідженій території.

**Ключові слова:** *Collembola*, членистоногі тварини, біологічні інвазії, екологічна структура, фауна, сезонна динаміка, зоорізноманіття, Яворівський НПП.

Біологічні інвазії все частіше визнають однією з найбільших причин зміни природних екосистем у всьому світі (Рого та ін., 2013). Проблема біологічних інвазій стала дуже загрозливою у зв'язку із збільшенням міжнародної торгівлі та глобалізації. Трансконтинентальні перенесення організмів призвели до посилення гомогенізації біот та стали основною причиною зниження біорізноманіття (Primack 2000; Wilson 2002). Саме тому, ця екологічна проблема за останні 30 років викликає помітний науковий інтерес учених і має важливе теоретичне та практичне значення (Бурда та ін.,

2015; Зав'ялова, 2012). В окремих публікаціях відмічено (Coblentz 1990; Vitousek 1990), що зміни в структурно-функціональній організації екосистем, які зазнали впливу високоінвазивних видів, часто є незворотними та катастрофічними.

Дуб червоний (*Quercus rubra*), згідно даних Національної мережі інформації з біорізноманіття (UkrBIN, 2024) є одним із таких високоінвазивних видів на території України, батьківщиною походження якого є Північна Америка. Він широко поширений у західних регіонах нашої країни та з кожним роком захоплює все більші території.

Цей інтродукований вид за останні десятиліття активно збільшує свою площу зростання на території ЯНПП, і сьогодні вже становить більше 31,0 га (Придка, Дебринюк, 2013). Дуб червоний характеризується високим потенціалом природнього поновлення та конкурентності в боротьбі за виживання, успішним пристосуванням до нових умов, порівняно з місцевими видами дерев. Згідно літературних даних (Івченко, 2002b; 2004a) цей вид негативно впливає на ґрунтове середовище, він виділяє алелопатичні речовини, які шкодять іншим видам та підвищує кислотність ґрунтів. Крім того, опале листя з цих дубів розкладається так, що абсолютно змінює хімічний склад ґрунту, через співвідношення карбону, кальцію, фосфору. Щільний шар опалого листя з цих дерев може лежати кілька років на поверхні ґрунту, а при підвищеній вологості утворювати шар, який унеможливує потрапляння в ґрунт насіння інших рослин чи їх проростання.

Колемболи визнані чутливими індикаторами стану біорізноманіття ґрунту (Капрусь, 1999). Ця група педобіонтів відіграє важливу роль у біогеоценозах, впливаючи на гумусоутворюючі процеси. Вони одна з небагатьох груп мікроартропод, що зберігає високу чисельність та видове різноманіття в змінених ґрунтах. На сьогодні, колемболи, завдяки своїй активній участі у формуванні мікроструктури ґрунту та розпаді органічної речовини, визнані однією з провідних груп, що використовуються для моніторингу ґрунтового блоку екосистем. (Капрусь та ін. 2006; Песенко, 1982; Кузнецова, 2005)

Актуальним завданням є виявлення часових змін екологічної структури таксоцену колембол. Фундаментальним стало дослідження динаміки таксоцену колембол вченим Хіросі Такеда у період з 1971 по 1985 рік у Японському лісі насадженому червоною сосною (*Pinus densiflora* Sieb. et Zugg.) з домішками *Chamaecyparis obtuse* Endl (Takeda, 1987). Він описав детерміновану модель таксоцену ґрунтових колембол у часовому масштабі на основі 15-річного дослідження цієї групи тварин. В результаті проведених досліджень таксоцен колембол продемонстрував стабільність таксономічного різноманіття та видового багатства протягом усього періоду дослідження. Незважаючи на сезонні коливання чисельності, особливо зменшення чисельності літнього населення через посуху, таксоцен колембол демонстрував високий рівень постійності своїх параметрів. Це свідчить про їх стійкість до змін навколишнього середовища. Сезонна стабільність видового складу була пояснена вченим такими причинами: схожістю режиму життєвого циклу та синхронністю в динаміці популяцій колембол і сезонними змінами в ґрунтовому середовищі існування.

Ще одне важливе дослідження сезонної динаміки провели латвійські вчені Едіт Джусевіка та Вієстурс Мелесіс (Juceviča, Melecis, 2002), які проаналізували дані біомоніторингу ґрунту за допомогою Collembola, зібрані протягом шестирічного періоду (1992-1997) у лісі шотландської сосни (*Pinus sylvestris* L.) у біосферному

заповіднику Північного Відземе на півночі Латвії (Juceviča, Melecis, 2002). З усіх розглянутих характеристик таксоцену колембол статистично значущі зміни були виявлені лише для видового багатства (S) та індексу Шеннона (H'), які показали поступове зниження за шість років дослідження.

Вчені помітили також негативну кореляцію між числом видів Collembola та концентраціями деяких важких металів (Mn, Cd) у ґрунтах дубово-букового лісу. На їх думку лінійні зміни, такі як клімат і фонове забруднення, є потенційними факторами, які, ймовірно, можуть бути пов'язані зі змінами в характеристиках таксоцену колембол.

Аналіз динаміки популяцій колембол на території Яворівського національного природного парку у різні сезони року дає узагальнену інформацію про стан ґрунтового середовища в зоні поширення дуба червоного.

Метою дослідження була оцінка сезонних змін у структурі таксоцену колембол та їх залежність від змін у навколишньому середовищі спричинених впливом інвазійного дуба червоного.

### **Матеріал і методика досліджень**

Територія Яворівського НПП, за даними таксономічного опису, відносно недавно засаджена дубом червоним, його вік на досліджених ділянках становить в середньому 30 років. Співвідношення віку насаджень та швидкості їх поширення вказує на високий інвазійний потенціал цього виду на даній території.

Матеріал колембол було зібрано польовим методом у 2020-21 роках на території Яворівського НПП.

За даними метеорологічних служб, ці роки відзначились великою кількістю опадів. Річна кількість опадів у 2021 р. на заході України знаходилась в межах 489,2-864,9 мм. Середні значення гідротермічного коефіцієнту зволоження (ГТК) у Львівській обл. було у межах 1,0-1,2, що вказує на достатнє зволоження. Середньорічна температура ґрунту на заході знаходилась у межах 9,3-9,9 °С, а вологість ґрунту у 2021 р. була нижчою ніж у 2020. Критично низьких показників ґрунтової вологи на всій території України було досягнуто у жовтні. Найбільшу кількість накопичено в лютому. Середньорічні показники вологості ґрунту у Львівській обл. склали 23-24%.

Ґрунтові проби відібрано за даними таксаційного опису на 2 ділянках засаджених інвазійним дубом червоним: в 14 кварталі 11 виділу та у 37 кварталі 7 виділу (вік насаджень у середньому 30 р.). Відбирання ґрунтових проб проводились у різні сезони року (листопад 2020, квітень 2021, серпень 2021 та грудень 2021) відповідно до загальноприйнятих методик ґрунтово-зоологічних досліджень (Гиляров, 1975). Сумарно було відібрано 80 проб (по 10 проб у кожному кварталі в 4 сезони). Об'єм відібраної проби (підстилка + ґрунт) складав 250 см<sup>3</sup> (5x5x10 см).

У лабораторних умовах, колемболи були виділені з субстрату на апаратах Тульгрена та зафіксовані в 90% етанолі. Після чого з виділеного матеріалу було створено мікропрепарат (фіксує рідина Фора) (Dunger, Fiedler, 1989). Визначення колембол проводили на світловому мікроскопі Olympus BX41 з використанням прийнятої таксономічної системи класу Collembola та найновіших ідентифікаційних ключів (Bellinger et al., 1996-2024; Bretfeld, 1999; Dunger & Schlitt, 2011; Jordana, 2012; Potapow, 2001 та ін.).

Частоту трапляння колембол розраховували за формулою:

$$F_i = \frac{s}{S} * 100\% ,$$

де:  $F_i$  – частота трапляння виду,  $s$  – кількість проб або ділянок з певним видом,  $S$  – кількість усіх досліджених проб (ділянок). Частоту трапляння виявлених видів колембол у пробах ґрунту і на досліджених ділянках оцінювали за підходом В. Тішлера (Tischler, 1949): абсолютно постійний вид – 75,1-100% від усіх проб або ділянок; постійний вид – 50,1-75,0%; другорядний вид – 25,1-50,0%; випадковий вид – <25,0%.

В результаті проведеної роботи, ідентифіковано 2495 особин колембол. Для аналізу параметрів різноманіття дослідженого таксоцену колембол використовували програму Excel та Past (Hammer et al., 2001). Структуру домінування таксоценів колембол визначали за підходом 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%). Біотопні (екологічні) групи колембол виділяли за підходом І.Я. Капруся (Капрусь, 2013). Система життєвих форм (біоморф) колембол прийнята згідно підходу С.К. Стебаєва (Стебаєва, 1970). Порівняльний аналіз матеріалу здійснювали на основі таких літературних джерел а також спеціальної інформації з електронного вебсайту «Checklist of world Collembola» (Bellinger et al., 1996-2024). Для вимірювання різноманіття дослідженого таксоцену колембол використано метод Q-статистики (Magurran, 2004).

### Результати дослідження та обговорення

Таксономічний склад і видове багатство. У досліджених насадженнях дуба червоного виявлено 59 видів колембол, які належать до 42 родів і 13 родин.

Таблиця 1

### Таксономічний склад, відносна чисельність і частота трапляння (у %) видів колембол у ґрунтових пробах досліджених дубових насаджень Яворівського НПП

Рід, вид	Осінь 2020		Весна 2021		Літо 2021		Зима 2021		Екологічна характеристика
	Σ1	F1	Σ2	F2	Σ3	F3	Σ4	F4	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Родина HYPOGASTRURIDAE Börner, 1906</b>									
<i>Ceratophysella armata</i> (Nicolet, 1841)	-	-	-	-	1,6	15	0,1	5	Млс(вп)
<i>Ceratophysella silvatica</i> Rusek, 1964	0,8	15	0,6	5	0,2	10	1	40	Млс(вп)
<i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel, 1891)	0,6	15	-	-	-	-	0,1	5	Г-Млс(вп)
<i>Shoettella unungiculata</i> (Tullberg, 1869)	-	-	0,3	5	1,8	20	0,8	20	Клс(к)
<i>Willemia denisi</i> Mills, 1932	-	-	0,3	5	-	-	-	-	Млс(ГГ)
<i>Xenylla brevisimilis</i> Stach, 1949	-	-	-	-	0,2	10	0,1	5	Клчс(к)
<i>Xenylla szeptyckii</i> Skarżyński, 2018	-	-	-	-	-	-	0,1	5	Клчс(к)
<b>Родина NEANURIDAE Börner, 1901</b>									
<i>Neanura minuta</i> Gisin, 1963	0,8	15	0,6	10	0,2	10	-	-	Клс(к)

## Продовження таблиці

<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	1,1	25	0,3	5	0,1	5	1,2	35	Ее(Іг)
<i>Frisea truncata</i> Cassagnau, 1958	3,2	35	0,3	5	2,2	30	1,6	25	Г-Млл(нп)
<i>Frisea claviseta</i> Axelson, 1900	0,1	5	-	-	-	-	-	-	(к)
<i>Anurida granaria</i> (H.Nicolet, 1847)	0,3	10	0,3	5	-	-	0,2	10	(вг)
<i>Pseudachorutes parvulus</i> Börner, 1901	0,6	20	-	-	-	-	0,5	20	Млс(вп)
<i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer, 1898	-	-	1,9	15	0,1	5	0,4	15	Млс(вп)
<i>Thaumanura carolii</i> (Stach, 1920)	-	-	0,3	5	-	-	-	-	Клс(к)
<b>Родина ONYCHIURIDAE Börner, 1909</b>									
<i>Tetradontophora bielanensis</i> (Waga, 1842)	-	-	0,9	10	0,1	5	-	-	Млс(нп)
<i>Oligaphorura absoloni</i> Börner, 1901	1,6	30	0,9	15	1,2	25	3	35	Млс(гг)
<i>Protaphorura armata</i> (Tullberg, 1869)	5	50	0,3	5	2,2	20	1,2	20	Г-Млс(вг)
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)	0,1	5	-	-	0,1	5	-	-	Г-Млс(вг)
<i>Heteraphorura variotuberculata</i> (Stach, 1934)	-	-	0,3	5	-	-	-	-	(вг)
<i>Hymenaphorura dentifera</i> (Stach, 1934)	-	-	-	-	-	-	0,1	5	Млс(вг)
<b>Родина TULLBERGIIDAE Bagnall, 1935</b>									
<i>Mesaphorura delamarei</i> Weiner, 1991	-	-	-	-	-	-	0,2	10	Г-Млс(гг)
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	0,5	10	-	-	1,6	30	2,6	50	Ее(гг)
<i>Mesaphorura yosii</i> (Rusek, 1967)	0,3	10	0,9	5	0,5	15	0,2	10	Млс(гг)
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1982	-	-	0,6	5	-	-	-	-	К-Млс(гг)
<i>Mesaphorura tenuisensilata</i> Rusek, 1974	-	-	-	-	0,2	10	0,4	10	(гг)
<i>Isotomodes</i> sp.	-	-	-	-	-	-	0,1	5	
<b>Родина ISOTOMIDAE Schäffer, 1896</b>									
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939	37,2	80	51,3	40	23,6	90	44,2	95	Ее(пг)
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	0,8	15	1,3	15	1,6	10	0,3	10	Ее(пг)
<i>Proisotoma minima</i> Absolon, 1901	0,1	5	1,9	15	0,1	5	0,1	5	Г-Млс(нп)
<i>Appendisotoma franzi</i> (Haybach & G 1962)	0,1	5	-	-	-	-	-	-	(вп)
<i>Cryptopygus</i> sp.	-	-	-	-	0,1	5	0,1	5	
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	24,1	75	9,2	45	29,8	85	20,1	70	Г-Млл(вг)
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	7,2	75	3,9	45	12,2	90	6,6	75	Ее(нп)
<i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, (1873)	2,1	25	0,3	5	0,4	10	0,4	10	Ее(вп)
<i>Desoria tigrina</i> Nicolet, 1842	0,3	10	0,3	5	-	-	0,2	10	Млл(вп)
<b>Родина TOMOCERIDAE Schäffer, 1896</b>									
<i>Tomocerus minor</i> (Lubbock, 1862)	-	-	-	-	0,4	10	0,5	20	К-Млл(нп)

Закінчення таблиці

<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	0,3	10	0,6	10	0,5	20	0,8	15	Г-Млл(нп)
<b>Родина ENTOMOBRYIDAE Schött, 1891</b>									
<i>Entomobrya corticalis</i> (Nicolet, 1841)	-	-	-	-	0,9	15	0,2	10	Клс(к)
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin, 1788)	-	-	0,9	5	-	-	-	-	Ее(вп)
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	1,1	25	5,5	15	4,7	70	5,3	70	Ее(вп)
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	-	-	2,6	25	-	-	-	-	Млч(вп)
<i>Pseudosinella horaki</i> Rusek, 1986	8,9	70	5,5	60	6,9	65	3,9	45	К-Млл(нп)
<i>P. cf. sexoculata</i> Schöt, 1902	-	-	-	-	0,1	5	-	-	Ее(нп)
<i>Orchesella flavescens</i> (C.Bourlet, 1839)	0,3	10	-	-	0,2	10	-	-	Млс(а)
<b>Родина ARRHPALITIDAE Richards, 1968</b>									
<i>Arrhopalites secundarius</i> Gisin, 1958	0,1	5	-	-	1	20	-	-	Млс(пг)
<i>Arrhopalites infrasecondarius</i> Loksa & Rubio 1966	-	-	-	-	0,1	5	-	-	
<i>Arrhopalites gisini</i> Nosek, 1960	-	-	-	-	1	25	-	-	
<i>Pygmarrhopalites pygmaeus</i> (Wankel, 1860)	0,3	10	-	-	-	-	-	-	Млс(пг)
<b>Родина КАТИАННИДАЕ Börner, 1913</b>									
<i>Sminthurinus alpinus</i> Gisin, 1953	-	-	-	-	-	-	0,2	10	Ее(вп)
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	0,6	15	-	-	-	-	1,5	35	Ее(вп)
<b>Родина DICYRTOMIDAE Börner, 1906</b>									
<i>Ptenothrix atra</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	0,3	5	-	-	-	-	Г-Млс(а)
<b>Родина NEELIDAE Folsom, 1896</b>									
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	-	-	-	-	0,4	15	-	-	Г-Млс(гг)
<i>Neelides minutus</i> (Folsom, 1901)	-	-	-	-	0,2	10	0,1	5	Г-Млл(гг)
<b>Родина SMINTHURIDAE Lubbock, 1862</b>									
<i>Allacma fusca</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	0,1	5	-	-	Г-Млл(а)
<i>Sminthurus sp.</i>	-	-	-	-	0,1	5	-	-	
<i>Caprainea marginata</i> (Schött, 1893)	-	-	1,6	20	1,2	30	-	-	Глл(вп)
<i>Lipothrix lubbocki</i> (Tullberg, 1872)	-	-	4,6	10	0,1	5	-	-	Млс(вп)
<b>Родина SMINTHURIDIDAE Börner, 1906</b>									
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	-	-	-	-	0,4	15	-	-	Клчс(вп)

Примітки:  $\Sigma 1, \Sigma 2, \Sigma 3, \Sigma 4$  – відносна чисельність видів на досліджених ділянках у різні сезони; F1, F2, F3, F4 – частота трапляння видів у пробах у різні сезони (у %). **Екологічні групи видів:** комплекси видів *гігропреферентуму*: гідрофільних (Г), гігро-мезофільних (Г-М), ксерорезистентних (К) і еврибіонтних (Е); **біотопні групи видів:** лісових (лс), лучних (лч), лісо-лучних (лл), лучно-степових (лчс), евритопних (е); **підгрупи життєвих форм (біоморфи):** атмобіонтної (а), нейстонної (н), кортицикольної (к), синекорморфної (с), верхньопідстилкової (вп), нижньопідстилкової (нп), підстилково-ґрунтової (пг), верхньоґрунтової (вг), глибокоґрунтової (гг) біоморф.

Ємність середовища для колембол на рівні ценотичного альфа-різноманіття варіює в діапазоні 28-39 видів (у середньому 33). Найбільша кількість видів зафіксовано в літній період, а найменша в осінній. Спільними для усіх сезонів є 15 видів, а їх чисельність складає 89,6% від загальної чисельності досліджених колембол.

У дослідженому таксоцені колембол інвазійного дубняку за видовим багатством та відносною чисельністю переважає родина Isotomidae, включаючи 9 видів та 70,5% усієї чисельності колембол. Родини Hymenoptera, Neanuridae, Entomobryidae, Onychiuridae та Tullbergiidae налічують 6-8 видів та 25,2% від загальної чисельності таксоцену колембол. Решта родин представлені від 1 до 4 видами.

Найбільша кількість родин виявлена у літній період (11 родин з 13), восени та взимку 9 родин, а навесні - 8 родин. В основному переважають родини Isotomidae (у всі сезони – 7-8 видів), Neanuridae (по 6 видів восени та навесні), Hymenoptera (6 видів взимку).

В окремі сезони року в середньому трапляються 7 з 12 виявлених родин (76,2% усіх видів), 4 родини представлені у 2 з 4 сезонів та 1 в 1 сезон.

**Щільність і показники різноманіття.** Загалом щільність населення у різні сезони року помітно відрізняється (табл. 2) і зимою 2021 року цей показник досяг найвищого значення для досліджених ділянок (3,4 тис. екз./м<sup>2</sup>), що на 35,2% більше ніж навесні. Такий діапазон варіювання показника щільності населення може бути обумовлений особливостями розташуванням дослідженої території на головному європейському вододілі, внаслідок чого спостерігається відмінність (асинхронність) в опадах на північно-східних і південно-західних схилах височини Розточчя (за даними опису Яворівського НПП). Відповідно навесні (де щільність має найнижчий показник 1,2 тис. екз./м<sup>2</sup>) у районах сіл Лелехівка та Івано-Франкове спостерігається менша кількість опадів ніж в інших регіонах Розточчя.

Таблиця 2

#### Вплив інвазії дуба червоного на параметри різноманіття таксоцену колембол

Показники	Фітоценози	Осінь 2020	Весна 2021	Літо 2021	Зима 2021
Щільність тис.екз./м <sup>2</sup>		2,3	1,2	2,9	3,4
Ценотичне альфа-різноманіття (α)		28	30	39	35
Точкове альфа-різноманіття (αα)		1,4	1,5	1,9	1,7
Внутрішньоценотичне бета-різноманіття (β)		19	19	19,5	19,5
Загальна кількість особин N		593	304	744	854
Індекс Сімпсона 1-D		0,7	0,7	0,8	0,7
Індекс Шеннона (H')		2	2	2,3	2
Індекс Менхінка (I <sub>Me</sub> )		1,1	1,7	1,4	1,1
Індекс Маргалєфа (I <sub>Ma</sub> )		4,2	5	5,7	5
Вирівняність (J)		0,6	0,6	0,6	0,5
α Фішера		6,1	8,2	8,7	7,3
Індекс Бергера-Паркера (d)		0,3	0,5	0,3	0,4

Примітка: характеристику досліджених біотопів наведено у розділі «Матеріал і методи досліджень».

Синекологічна структура досліджених таксоценів колембол визначена за допомогою непараметричних індексів різноманіття (табл. 2). Незважаючи на різні значення показників чисельності ( $N$ ) та ( $ab$ ), узагальнюючі індекси ( $IMe$ ,  $IMa$ ,  $IF\alpha$ ), які поєднують у розрахунках і чисельність, і видове багатство, є досить подібними. Найнижчих значень ці показники досягають восени.

Такі показники як індекс Бергера–Паркера, який показує розбіжність у чисельності між масовими та рідкісними видами, у досліджених таксоценах колембол коливається в межах 0,3–0,5.

Індекси Сімпсона та Шеннона для таксоценів колембол однакові у трьох сезонах, проте влітку їх значення є дещо більшими, що спричинено більшою кількістю рецедентних і субрецедентних видів (менше 1,1%) у цей сезон.

Оцінка різноманіття таксоцену колембол насаджень дуба червоного проведена також методом Q-статистики, який ілюструє перебудови в структурі домінування таксоценів, які скорельовані зі змінами видового багатства. Індекс Q відображає величину нахилу прямої лінії до осі абсцис і не надає статистичної переваги ні домінантним, ні малочисельним видам у побудованій моделі різноманіття. Чим більшим є значення Q, тим вищий рівень ценотичного різноманіття колембол.

Відповідно проведених обрахунків (рис. 1) найвищі показники індексу Q спостерігаються влітку, високим різноманіттям також відзначається весняний період, на 0,63 одиниці меншим є цей показник взимку і найнижче значення Q у осінній період.

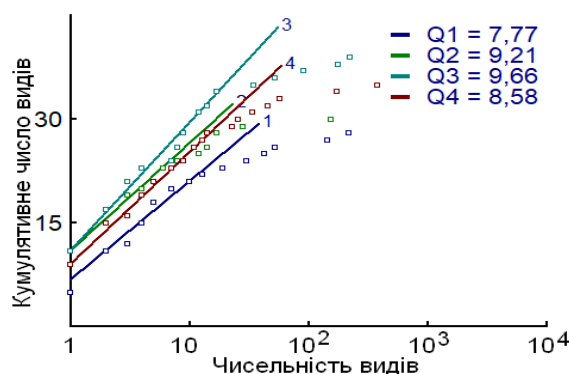


Рис. 1. Моделі різноманіття таксоценів колембол досліджених лісових фітоценозів формалізовані методом Q-статистики: Q1 - дані осінньої, Q2 – весняної, Q3 – літньої та Q4 -зимової серій проб у інвазійному дубняку.

Структура домінування. До складу масових видів (еудомінантів, домінантів, субдомінантів) у таксоцені колембол дослідженого дубняка червоного належать 22 види. Еудомінантом тут виступає *F. manolachei* (у трьох з чотирьох сезонів). Домінантом в осінній та зимовий періоди є *I. minor*; у літній – *F. manolachei*, *I. minor*, *P. notabilis*, восени домінантів не виявлено (рис. 2). Загалом, восени сумарна кількість масових форм складає 85,5% від загальної чисельності, навесні – 80,2%, влітку – 77,42% та взимку – 80,44%. Сумарна відносна чисельність рецедентів та субрецедентів у кожному сезоні 14,2%, 19,7%, 22,5% та 19,5% відповідно.



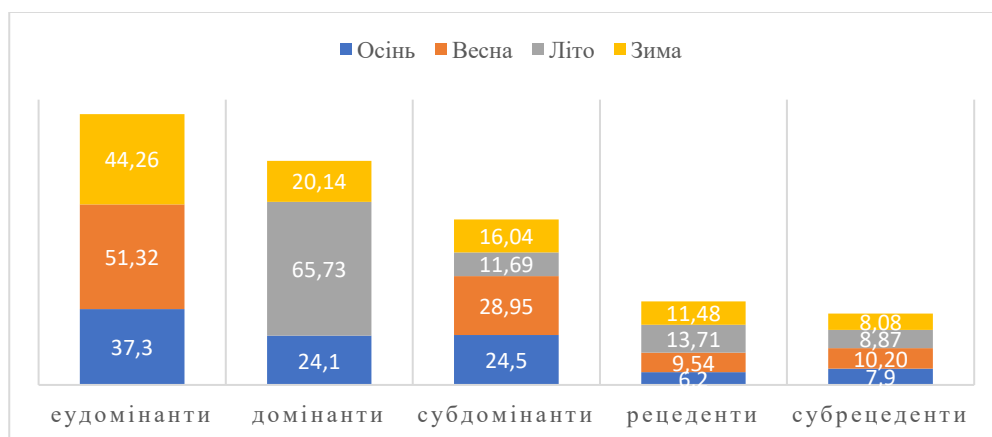


Рис. 2. Структура домінування таксоцену колембол у інвазійному дубі червоному, %.

Відповідно класифікації Тішлера, встановлено види колембол із найбільшою частотою трапляння в ґрунтових пробах: абсолютно постійним є еврибонтний вид *F. manolachei* в осінній, літній та зимовий періоди. Крім нього, до цієї групи в літній період внесено ще два абсолютних види – *I. minor* та *P. notabilis*. До другої групи належать види з меншою частотою трапляння у ґрунтових пробах, так звані постійні види, восени це *I. minor*, *P. notabilis* та *P. horaki*, навесні тільки *P. horaki*, влітку *L. lignorum* та *P. horaki*, а взимку тільки *L. lignorum*. Третя група це другорядні види, кількість таких у всі сезони практично однакова і варіює в межах від 3 до 4 видів в окремі сезони року. Решта видів з частотою трапляння <25,0% є випадковими, і у кожному сезоні таких видів у середньому 25,7.

**Екологічна структура.** У дослідженому інвазійному фітоценозі виявлено 6 комплексів видів за польовим гігропреферендумом (табл.1). Найбільша частка еврибонтів (у середньому 51,8% від загальної чисельності таксоцену колембол, з них 63,5% навесні, 62,3% взимку, 49,5% восени та 32,1% влітку). Відносно висока чисельність та представленість гігро-мезофільних видів (у середньому 25,5%), решта мезофільні, ксерорезистентні та ксеро-мезофільні, які належать до групи випадкових видів, а також один гігрофільний вид *C. marginata*, який виявлено лише навесні та влітку.

За весь період досліджень у дубі червоному представлено 5 біотопних груп. За показником відносного видового багатства переважають евритопні у середньому за 4 сезони 54,8% (63,2% навесні, 62,3% взимку, 49,5% восени та 44,3% влітку), лісо-лучні (29,9% у середньому за 4 сезони) та групи лісових видів (16,1% у середньому за 4 сезони), лучно-степові та лучні представлені лише кількома видами у окремі сезони.

Високе різноманіття видів за спектрами життєвих форм виявлено у всі сезони року. Найчисельнішими є підстилково-ґрунтові (52,9% навесні, 45,7% взимку, 38,4% восени, 26,3% влітку), верхньо-ґрунтові види (43,9% у літній період, 29,5% восени, 21,6% взимку та 9,8% навесні), та нижньо-підстилкові (22,5% влітку, 16,5% восени, 13,5% взимку та 13,1% навесні), верхньо-підстилкові (навесні 17,7%), глибоко-ґрунтові та атмобіонтні види становлять у кожному з сезонів <10,0%.

### Висновки

В результаті проведених досліджень встановлено великий діапазон варіювання основних синекологічних показників різноманіття дослідженого таксоцену колембол у різні сезони року. Найбільші показники видового різноманіття зафіксовано у літній та зимовий періоди (39 та 35 відповідно, з 42 видів які були виявлені за весь період дослідження), а найменші в осінній період (28 з 42 видів).

Влітку виявлено найбільший показник альфа-різноманіття таксоцену колембол (в середньому 1,9 видів/грунтового пробу), що вказує на найбільшу ємність ґрунтового середовища в цей період для колембол, у порівнянні з показниками інших сезонів. Ємність ґрунтового середовища восени є найменшою і становить всього 1,4 види колембол.

Встановлено, що непараметричний показник різноманіття ІМе демонструє тенденцію до зменшення значень від весни (1,7) до зими (1,1). Індекси Сімпсона (1-D) та Шеннона (H') демонструють найбільше видове різноманіття у літній період – 0,8 та 2,3 відповідно, а найменше в решту сезонів – 0,7 та 2 відповідно. Таку закономірність підтверджує і створена Q-модель різноманіття (влітку індекс-Q = 9,66).

Сезонні зміни складу домінантів характеризуються абсолютним домінуванням типово лісових видів *F. manolachei*, та *I. minor* протягом осінньо-зимового періоду та випаданням *F. manolachei* із ядра масових видів у літній сезон, а *I. minor* у весняний. Сезонні зміни структури домінування полягають у збільшенні рівня домінування у осінній період, ізодомінантності весняного та зимового періоду та зменшенні кількості субдомінантів літом. З 59 виявлених видів, 22 належать до масових форм.

Зимовий період року відзначився найбільшим показником щільності населення колембол - 3,4 тис. екз./м<sup>2</sup>, тоді як влітку - 2,9 тис. екз./м<sup>2</sup>, а навесні 1,2 тис. екз./м<sup>2</sup>.

Виявлені зміни у спектрах життєвих форм колембол у різні сезони року. Влітку найчисельнішими є верхньо-ґрунтові види (43,9% від загальної чисельності), проте їх чисельність різко зменшується зі збільшенням підстилкового шару і навесні цей показник падає до 9,8%. Натомість зростає чисельність підстилково-ґрунтових видів з 26,3% влітку до 52,9% навесні.

На підставі проведеного аналізу можна зробити загальний висновок, що екологічна структура таксоцену колембол у різні сезони року є дуже динамічною, тобто спостерігаються різкі зміни основних параметрів різноманіття, структури домінування і складу масових видів, а також відмічено перебудову спектрів життєвих форм і біотопних груп, варіювання показників чисельності та видового багатства. Сформульовано припущення, що такі динамічні тенденції можуть бути пов'язані зі зміною едификатора деревостану на дослідженій території. Проте короткі часові межі проведеного дослідження не дозволяють зробити прогностичний висновок про вплив насаджень дуба червоного, як високоінвазійного виду, на структуру населення колембол у віддаленій перспективі.

Бурда Р.І., Пашкевич Н.А., Бойко Г.В., Фіцайло Т.В. 2015. Чужорідні види охоронних флор Лісостепу України. Київ : Наук. думка. 116 с.

Гиляров М.С. 1975. Методы почвенно-зоологических исследований. Москва : Наука. 277 с.

Зав'ялова Л.В. 2012. Фітоінвазії на території об'єктів природно-заповідного фонду України: завдання дослідження // II Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України». Тези доповідей. Київ. С. 39–40.

- Івченко А.І. 2004. Від малопоширених видів деревних рослин інтродукованих видів до інвазійного стану їх популяцій: проблеми і застереження. *Науковий вісник*. Вип. 14.8. С. 263–267.
- Івченко А.І. 2002. Дуб червоний (*Quercus rubra* L.) в лісових насадженнях Львівщини. Автореферат дисертації кандидата наук. Львів. 18 с.
- Капрусь І.Я. 1999. Значення колембол у системі біоіндикації лісових ценозів Карпат. *Праці наукового товариства ім. Шевченка*. Львів. Т. 3. С. 235–248.
- 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., Шрубівич Ю.Ю., Тарашук М.В. 2006. Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України. Львів. 164 с.
- Кузнецова Н.А. 2005. Организация сообществ почвообитающих коллембол. Москва : ГНО Прометей. 244 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва : Наука. 287с.
- Придка П.П., Дебринок Ю.М. 2013. Лісові насадження українського Розточчя: поширення та лісівничо-таксаційна характеристика. *Науковий вісник НЛТУ України*. Вип. 23.16. С. 9-22.
- Проект організації та розвитку лісового господарства Яворівського національного природного парку Львівської області. Янівське ПНДВ. 2011. Таксономічний опис, відомості поквартальних підсумків. Львів. Інв. № 175/01 прим. № 2.
- Стебаева С.К. 1970. Жизненные формы ногохвосток (Collembola). *Зоол. журн.* Т. 44 № 10. С. 1437–1454.
- Bellinger P.F., Christiansen K.A., Janssens F. 1996–2023. Checklist of the Collembola of the World [online]. Доступне <http://www.collembola.org> [Дата звернення 30 травня 2022 року]
- Bretfeld G. 1999. Synopses on Palearctic Collembola. Vol. 2: Symphypleona. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*. Bd. 731 №. 1. S. 1–318.
- Coblentz, V. E. 1990. Exotic organisms: a dilemma for conservation biology. *Conservation Biology* 4: pp. 261–265.
- Dunger W., Fiedler H.J. (Hrsg.). 1997. *Methoden der Bodenbiologie*. Gustav Fischer Verlag Jena, Villengang. 539 pp.
- Dunger W., Schlitt B. 2011. Synopses on Palearctic Collembola. Vol. 6/1: Tullbergiidae. *Soil organisms*. Vol. 83 № 1. S. 1–168.
- Hammer I., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Soft ware Package for Education and Data Analysis [online]. *Palaeontologia Electronica*. Vol. 4 № 1. 9p. Доступне [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm) [Дата звернення 16 травня 2023 року].
- Jordana R. 2012. Synopses on Palearctic Collembola. Vol. 7/1: Capbryinae, Entomobryini. *Soil organisms*. Vol. 84 №. 1. P. 1–390.
- Juceviča, Edīte, and Viesturs Meleciš. 2002. Long-Term Dynamics of Springtails in Pine Forest. *Pedobiologia*. 46, pp. 365–372.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing Ltd, UK. 256 pp.
- Porco D, Decaens T, Deharveng L, James SW, Skarzynski D, Erséus C, Butt KR, Richard B, Hebert PDN. 2013. Biological invasions in soil: DNA barcoding as a monitoring tool in a multiple taxa survey targeting European earthworms and springtails in North America. *Biol Inv* 15. pp.899–910.
- Potapow M. 2001. Synopses on Palearctic Collembola. Vol. 3: Isotomidae. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*. Bd. 73 H. 2. S. 1–603.
- Primack RB. 2000. *A primer of conservation biology*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland.

- Stöcker G., Bergmann A. 1977. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwedung. In Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen. *Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung*. B. 17 No 1. S. 1–26.
- Takeda, H. 1987. Dynamics and maintenance of collembolan community structure in a forest soil system. *Popul. Ecol.* 29: pp. 291–346. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02538892>
- Tischler W. 1949. Grundzüge der terristischen Tierökologie. Braunschweig. S. 219.
- UkrBIN. 2024. *Quercus rubra*. In: UkrBIN, Database on Biodiversity Information. Available from: <https://ukrbin.com/index.php?id=43932> (Accessed: March 1, 2024)
- Vitousek, P.M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *OIKOS* 57(1). pp. 7–13.
- Wilson EO. 2002. The future of life. Vintage Books, New York.

<sup>1</sup> Львівський національний університет імені Івана Франка  
e-mail: [hymyn129878@gmail.com](mailto:hymyn129878@gmail.com)

<sup>2</sup> Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів  
e-mail: [kaprus63@gmail.com](mailto:kaprus63@gmail.com)

*Khymyn O.I., Kaprus I.Ya.*

**Seasonal dynamics of the parameters of ecological structure of *Collembola* taxocene in the red oak forest in the Yavoriv NNP**

*The dynamics of Collembola populations in the territory of Yavoriv NNP in different seasons of the year was analysed. As a result of the study, 59 species of Collembola belonging to 42 genera and 13 families were identified in the areas of invasive Red Oak. The main indicators of the taxonomic structure fluctuate significantly throughout the year. The largest number of species and families occurs in summer (39 out of 42 species identified during the study), and the smallest in autumn (28 species). In winter, a high population density of - 3.4 thousand spec./m<sup>2</sup> was recorded, while the lowest density of 1.2 thousand spec./m<sup>2</sup> was recorded in spring. The synecological structure determined by non-parametric diversity indices demonstrates the lowest values in autumn, the same results of the Q index calculations. Of all the species identified in Red Oak, 22 belong to mass forms. The eurybiont species *Folsomia manolachei* is absolutely constant in 3 out of 4 seasons. The analysis of the ecological structure showed that eurybiont species predominate in the studied biotope, on average, their share is 51.8% of the total number of Collembola, 25.5% are hygro-mesophilic species, and the rest (mesophilic, xeroresistant and xero-mesophilic) are classified as random species. In total, representatives of 5 biotope groups were found over the entire period. On average over the 4 seasons, in terms of relative species richness, eutrophic species (54.8%) prevail, followed by forest-meadow (29.9%) and forest species groups (16.1%), while the rest are represented by only a few species in some seasons. In all seasons of the year, a high diversity of species was found in the spectrum of life forms, with the most numerous being litter and soil species (52.9% in spring), upper soil (43.9% in summer) and lower litter (22.5% in summer). Abrupt changes in the main parameters of diversity, dominance structure and composition of mass forms, as well as restructuring of the ecological structure, may be associated with a change in the stand classification in the studied area.*

**Keywords:** *Collembola, biological invasions, seasonal dynamics, diversity, Yavoriv NNP.*