

УДК 595.7+591.5

СТРУКТУРА ЦЕНОАСАМБЛЕЙ І БІОТОПНИЙ РОЗПОДІЛ ВИДІВ COLLEMBOLA СУХОСТЕПОВОЇ ПІДЗОНИ УКРАЇНИ

Капрусь І.Я.

Структура ценоасамблеї і біотопний розподіл видів Collembola сухостепової підзони України. - І.Я. Капрусь – В результаті узагальнення матеріалу про біотопний розподіл 113 видів колембол на ландшафтному профілі Чорноморського біосферного заповідника описано таксономічну та екологічну структуру їх ценоасамблеї. Характерною особливістю екологічної структури асамблеї ногохвісток сухостепової підзони є їх висока диференційованість. Проведено екологічну класифікацію видів із виділенням комплексів, груп і підгруп.

Ключові слова: синекологія, біотопний розподіл, Collembola, класифікація.

Адреса: Державний природознавчий музей НАН України, вул. Театральна 18, Львів, 79008, Україна. E-mail: i-kaprus@mail.ru

Structure of caenoassemblages and biotopic distribution of Collembola species of the dry steppe subzone of Ukraine. – I.J. Kaprus' – Taxonomical and ecological structure of springtail caenoassemblages are described in the Chornomorsky Biosphere Reserve landscape profile based on analyses of biotopic distribution of 113 species. High differentiation of ecological structure of collembolan assemblages is the characteristic feature their populations on the territory of dry steppe subzone. Ecological classification of species is conducted with the selection of complexes, groups and sub-groups.

Key words: synecology, biotopic distribution, Collembola, classification.

Address: State Natural History Museum of NAS of Ukraine, Teatral'na st. 18, L'viv, 79008, Ukraine. E-mail: i-kaprus@mail.ru

Вступ

На сьогодні, проблема вивчення біотопної приуроченості окремих видів ногохвісток (Collembola) залишається досить складною, оскільки встановлення екологічної специфіки таксонів лише на основі окремо взятих польових обліків зоологічного матеріалу є не завжди можливим. У літературі можна знайти вдалі спроби класифікувати види колембол відносно їх приуроченості до певних ценозів або навіть ландшафтів [1, 9, 10, 17, 18, 19, і ін.]. Зокрема, успішна спроба виявити польові гігропреферендуми ногохвісток і класифікувати види на групи за їх відношенням до вологості у межах лісового поясу Східної Європи належить Н.О. Кузнецовій [10]. На основі даних про розподіл середньої чисельності видів у різних за рівнем зволоження оселищах та використання індексу біотопної приуроченості Численка, вона виокремила чотири групи (гігрофільні, мезофільні, ксерорезистентні і без вираженого преферендуму), які додатково поділила на п'ять підгруп, зокрема мезо-гігрофільних, гігро-мезофільних, власне мезофільних і ін. У наступній своїй роботі Н.О. Кузнецова [9], аналізуючи багаторічні дані, зібрані у підзоні широколистяно-хвойних лісів Східної Європи, виділяє шість біотопних груп

колембол: лісову болотну, лучну, евритопну, рудеральну і компостну. Крім цього, вона обговорює можливість використання спектру біотопних груп як важливої характеристики таксоценів ногохвісток. Подібний підхід для аналізу біотопного розподілу видів колембол Таймиру (російський сектор Арктики) використав А.Б. Бабенко [1]. За результатами проведеної роботи він виділив для тундрової зони чотири групи ногохвісток по відношенню до факторів температури і вологості на ландшафтному профілі. Багаторічні дослідження ногохвісток на степових катенах у Західному Сибіру дозволили С.К. Стебасвій [17] виділити ряд екологічних комплексів колембол (лісовий, степовий, еврибіонтний і ін.), які можна розглядати як біотопні групи видів. Заслужують на окрему увагу роботи М.В. Тарашук [18, 19], яка на основі багатомірного статистичного аналізу виділила 7 груп біотопної спряженості видів ногохвісток у межах лісостепу Придніпровської височини (лісостепова зональна, лісопольова, інтразонально-лісова і ін.). Це дозволило їй узагальнити багаторічні дані щодо вивчення біотопного розподілу цих ґрунтових тварин на території українського лісостепу.

Серед різних підзон степової зони України найкраще вивченими в еколого-фауністичному відношенні є ногохвістки (*Collembola*) північного степу [3, 4, 16, 20 і ін.]. На території цієї підзони за даними різних дослідників виявлено всього 247 видів, що складає 83 % від загального видового різноманіття групи усєї степової зони. Детально описано еколого-фауністичні особливості ценоасамблей колембол у різних варіантах лісів південного-сходу України (таксономічний склад, щільність, спектри життєвих форм і екологічних груп, структура домінування, вертикальний розподіл, сезонна і багаторічна динаміка населення) [3, 4, 16, 20 і ін.], а також таксономічну та екологічну структуру фаунокомплексів цих тварин в еталонних зональних ценозах північно-степової підзони [16 і ін.].

Сухостепова підзона України до недавнього часу залишалася практично не дослідженою територією щодо ногохвісток (*Collembola*). Лише у 2005 році в ході комплексної експедиції науковців Державного природознавчого музею НАН України у Львові на територію Чорноморського біосферного заповідника (ЧБЗ) було зібрано польовий матеріал колембол в основних типах екосистем приморського півдня України. Перші результати вивчення цієї групи членистоногих тварин на території ЧБЗ уже опубліковано [8]. Однак, ця інформація виявилася далеко не повною. Тому, метою даної роботи було доповнити існуючі знання про ногохвісток сухостепової підзони новими даними про біотопний розподіл видів колембол на ландшафтному профілі ЧБЗ та запропонувати підхід для класифікації біотопних груп колембол. Крім цього, важливим завданням проведеного дослідження було оцінити об'єм конкретної (локальної) фауни ногохвісток сухостепової підзони.

Методологія роботи і матеріал

Дослідження колембол проведені на території ЧБЗ стандартними ґрунтово-зоологічними методами [13] у квітні 2005 року. У кожному ценозі відібрано не менше ніж 15 ґрунтових проб (підстилка+ґрунт) об'ємом 500 см³ (10x10x5 см) кожна. Додатково ногохвісток збирали якісними методами в різних оселищах (косіння сачком, візуальний збір ексгаустером, флотування пісчаних субстратів). Всього зібрано 130 ґрунтових проб і проведено ідентифікацію близько 5,3 тис. особин колембол.

Для характеристики ценотичних асамблей ногохвісток було досліджено 7 різних типів біотопів на чотирьох модельних ділянках заповідника (Волижин ліс, Соленоозерна, Івано-Рибальченська, Ягорлицький кут) (таблиця 1), які найкраще репрезентують різноманітність ландшафтів приморського півдня України, зокрема азонального лісостепового, азонального

піщано-степового, азонального приморського солончакового і зонального пустельно-степового. Детальну інформацію про природні умови заповідника можна знайти у літературі [12, 25]. У ґрунтовій зоології терміном "уґруповання" традиційно називають комплекс представників будь-якого таксону у межах окремих біогеоценозів, що дозволяє конкретизувати об'єкт дослідження [11]. Однак, у сучасній екології цей термін означає досить широке коло явищ і несе, насамперед, структурно-функціональний зміст. Саме тому ми змушені відмовитися від його використання. Конкретнішим і вужчим терміном, який не несе функціонально-екологічного змісту є *асамблея* - філогенетично спорідена група популяцій різних видів, які співіснують у межах конкретного угруповання [21].

При визначенні екологічного оптимуму видів колембол у серії досліджених ценозів використовували показник їх відносної чисельності. Використання відносних, а не абсолютних величин чисельності обумовлено необхідністю аналізу різнорідних даних електорного облікування (різний об'єм або кількість ґрунтових проб, збирання у різний період часу) [15]. Категорії інвентаризаційного та диференціуючого різноманіття прийняті за Р. Уйттекером [24]. Структуру домінування асамблей колембол визначали за підходом Г. Штекера і А. Бергмана [23]).

Оскільки для колембол вологість біотопу визнана спеціалістами значимішим фактором, порівняно з усіма іншими [11], досліджені види ценозів на території ЧБЗ були ординовані в едафо-фітоценотичний ряд, що відображає градієнт вологості середовища. Такий ландшафтно-екологічний підхід до аналізу дослідженого матеріалу дозволяє, по-перше, виявити увесь діапазон варіювання параметрів структурної організації ценоасамблей колембол і, по-друге, зону екологічного оптимуму окремих видів. Крім цього, він дає можливість описати характерні для зональних і азональних екосистем конкретної широтної зони типи ценоасамблей.

Запропоновані Н.О. Кузнецовою [10] групи і підгрупи польового гігропреферендуму у даній роботі використано як категорії вищого порядку рівня комплексів біотопних груп. У межах кожного комплексу виділено власне біотопні групи видів (лісових, лучних, степових і ін.). І, нарешті, у межах груп виокремлено підгрупи, які відповідають життєвим формам. Крім цього, до переліку комплексів біотопних груп додано нову категорію "еврибіонтний", до якої віднесено види, що мають високу чисельність уздовж всього градієнту або лише в його крайніх варіантах (наприклад, і в найсухіших і в найвологіших одночасно).

Результати досліджень та обговорення

Незважаючи на засушливий клімат дослідженої території, тут виявлено досить високе видове багатство конкретної фауни колембол, яке відповідає їй рівню у гумідних районах помірного поясу [7, 11]. Протягом одноразового дослідження типових екосистем цього заповідника у весняний період виявлено 113 видів *Collembola*, що складає 38 % фауни усїєї степової зони України. Розподіл видів по вивчених ценозах наведено у таблиці 1. Найбагатшими за видовим різноманіттям ногохвісток виявились інтразональні фітоценози, де загалом встановлено 109 видів. На території ЧБЗ вони представлені широким спектром рослинних угруповань від заплавно-лісових до піщано-степових. Натомість, зональний типчаково-полиновий степ на ділянці “Ягорлицького кута” населяє не менше ніж 44 види колембол, а байрачні екстразональні діброви на ділянці “Івано-Рибальченська” – 29.

Високі показники видового багатства ногохвісток у сухостеповій підзоні відмічені також на певних рівнях інвентаризаційного та диференціюючого різноманіття (таблиця 1), які відображають різні міри ємності та гетерогенності середовища для цих безхребетних тварин. В стандартній ґрунтовій пробі відмічено в середньому 7,3 види (α_a -різноманіття) при досить значному діапазоні варіювання цього показника. Найнижчі його значення зафіксовані в азональному піщаному степу, а найвищі – в заплавної вільховій діброві. На рівні ценотичного різноманіття (α_b -різноманіття) також виявлено значне варіювання кількості видів при середньому значенні 40. Ця середня величина видової насиченості сухостепових ценозів колемболами цілком порівняльна як із даними по лісових

екосистемах помірного поясу так і – безлісових ландшафтів Арктики [2, 11].

Однак, для цієї широтної підзони, у порівнянні із північними аналогами, характерна найвища контрастність цього показника, яку можна оцінити 4-кратною варіабельністю (таблиця 1). Мінімальна ценотична ємність для колембол зафіксована в умовах піщаного степу у підвищених частинах рель’єфу, а максимальна, навпаки, – у річковій заплаві на різнотравних луках і в широколистяних лісах.

Рівень диференціюючого різноманіття таксономічної групи відображає мозаїку екологічних умов як у мікро- так і макрогеографічному масштабах. За результатами вивчення ногохвісток на території сухостепової підзони, відмічено значну контрастність ценотичних асамблей колембол на мікрорівні (внутрішньоценотичне β_a -різноманіття), яка обумовлена локальною диференціацією кліматичних та едафічних умов (таблиця 1). Причому, найбільша відмінність локальних асамблей за показником видового різноманіття відмічена в піщано-степових умовах. Максимальну внутрішньоценотичну подібність видового складу локальних асамблей ногохвісток зафіксовано у байрачній діброві.

Характерною особливістю сухостепових ценоасамблей колембол є відносно низький рівень сумарної щільності, який особливо помітний в умовах зонального та азонального варіантів степу, солончака та гайків лісостепового типу (таблиця 1). У цій групі едафотопів він не перевищує позначку у 8,1 тис. ос./м², знижуючись до рекордно низьких значень у піщаному степу, де значна кількість проб взагалі позбавлена колембол. Лише при достатньому зволоженні інтразональних заплавних едафотопів та

Таблиця 1. Видовий склад, відносна чисельність (у % від загальної щільності населення) і екологічна характеристика колембол у досліджених ценозах сухостепової підзони

Table 1. Species composition, relative abundance (in % to the total abundance of coenoassemblage) and ecological characteristic of springtails in the study coenosis of dry steppe subzone

Родина, рід, вид	Ценози							Екологічна група
	Зональний	Інтразональні					Екстразональний	
	1	2	3	4	5	6	7	
Комплекси видів за гіропреферендумом								(літоральні, нейстонні)
HYPOGASTRURIDAE Börner, 1906								
<i>Hypogastrura gisini</i> Strenzke, 1954			0,3					Глт(вп)
<i>Hypogastrura janetscheki</i> Steiner, 1959	1,3		0,3	0,5	3,6		0,2	Кс(вп)
<i>Hypogastrura sahlbergi</i> (Reuter, 1895)				0,5		1,2		Г-Млс(вп)
<i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl, 1901)			4,7			1,4		Г-Млч(вп)

Ценотична характеристика Родина, рід, вид	Ценози							Екологічна група	
	Зональний	Інтразональні					Екстразональний		
		1	2	3	4	5			6
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)					0,9			?	Г-Млс (вп)
<i>Ceratophysella engadinensis</i> Gisin, 1949							0,4		Г-Млс(вп)
<i>Ceratophysella mosquensis</i> (Becker, 1905)			0,5	0,5		2,5			Глл(вп)
<i>Ceratophysella stercoraria</i> (Stach, 1963)						0,1			Г-Млс(вп)
<i>Ceratophysella succinea</i> Gisin, 1949	9,0	8,4	5,6	20,6	0,3	9,0	6,9		Ее(вп)
<i>Shoettella unungiculata</i> (Tullberg, 1869)			0,1			0,4			Клс(к)
<i>Xenylla boernerii</i> Axelson, 1905						0,3			Клс(к)
<i>Xenylla brevisimilis brevisimilis</i> Stach, 1949			0,1			0,2			Клл(к)
<i>Xenylla maritima</i> Tullberg, 1869	4,2	24,0	1,0	1,2	0,6				Клчс(к)
<i>Xenylla unisetata</i> Gama, 1963						0,8			Г-Млс(нп)
<i>Xenylla cf. trisubloba</i> Stebaeva et Potapov, 1994	0,5		0,1		3,7	0,2			Кс(нп)
<i>Willemia intermedia</i> Mills, 1934					0,8	0,2	0,2		Г-Млс(гг)
<i>Willemia scandinavica</i> Stach, 1949	0,3		2,1	0,5	4,5	2,0	16,3		Г-Млл(гг)
<i>Paraxenylla affiniiformes</i> (Stach, 1930)			0,2	3,7					Глт(нп)
ODONTELLIDAE Massoud, 1967									
<i>Xenyllodes armatus</i> (Axelson, 1903)						1,5			Г-Млс(нп)
<i>Axenyllodes baueri</i> Kseneman, 1935		0,5							Кс(пг)
<i>Stachiomella populosa</i> (Selga, 1963)					0,1				?Клчс(гг)
NEANURIDAE Börner, 1901									
<i>Friesea acuminata</i> Denis, 1925			0,1						?Кс(вп)
<i>Friesea afurcata</i> Denis, 1927	1,2								Кс(вп)
<i>Friesea clavisetata</i> Axelson, 1900						0,6			Клс(к)
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	0,3		0,4	2,6		1,4			Г-Млл(вп)
<i>Pseudachorutes pratensis</i> Rusek, 1973	2,0		0,6		0,9				Клчс(вп)
<i>Pseudachorutes scythicus</i> Kaprus' et Weiner, 2009	0,8		0,1			0,2			Клчс(вп)
<i>Pseudachorutes cf. parvulus</i> Börner, 1901					0,2		0,2		Г-Млс(вп)
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901	0,3		0,4		0,5	0,2			Ее(пг)
<i>Anuridella</i> sp.			0,1						Глт(гг)
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)			0,2			0,8	2,0		Г-Млс(пг)
<i>Endonura lusatica</i> (Dunger, 1966)			0,4		1,4	1,8	2,0		Г-Млл(пг)
ONYCHIURIDAE Börner, 1909									
<i>Protaphorura campata</i> (Gisin, 1952)			3,2			1,9	0,3		Г-Млл(вг)
<i>Protaphorura gisini</i> Haybach, 1960			0,7						Г-Млч(вг)
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii, 1966)	4,8		5,4	15,3	2,6	4,5	1,2		Ее(вг)
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)	0,6		2,3		0,6	2,4	0,3		Г-Млл(вг)
<i>Protaphorura cf. campata</i> (Gisin, 1952)	2,1		0,1		3,7	0,1	0,4		Кс(вг)
<i>Protaphorura cf. cancellata</i> (Gisin, 1956)						2,1	1,3		Г-Млс(вг)
<i>Thalassaphorura zchokkei</i> (Handschin, 1919)				0,5	0,2	0,1			Г-Млл(вг)
<i>Onychiurus darii</i> Pomorski, 1998			2,1						?Клчс(гг)
<i>Deuteraphorura cebennaria</i> (Gisin, 1956)			0,3						Г-Млч(вг)
TULLBERGIIDAE Bagnall, 1935									
<i>Doutnacia xerophila</i> Rusek, 1974	13,3	1,5	2,9	3,7	0,3	0,9	3,3		?Клчс(гг)
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis, 1976	0,6	23,5	0,4	0,5	0,2	2,2	5,9		?Кс(гг)
<i>Mesaphorura florae</i> Simon et al., 1994	0,7	1,5	1,4	0,5	9,0	1,7			?Клчс(гг)
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1982	8,0	12,0	3,6	5,3	7,9	7,5	4,2		Ее(гг)
<i>Mesaphorura jarmilae</i> Rusek, 1982						0,2			Г-Млс(гг)
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	1,1		1,5		4,3	5,1			Г-Млс(гг)
<i>Mesaphorura rudolfi</i> Rusek, 1987			0,2						Г-Млч(гг)
<i>Mesaphorura yosii</i> (Rusek, 1967)	4,1	4,4	0,7		1,5	2,7			Ее(гг)
<i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)	2,9	1,5	1,1	3,2		2,4	0,3		Ее(вг)
<i>Stenaphorura quadrispina</i> (Börner, 1901)			0,3						Г-Млч(вг)
<i>Stenaphorura lubbocki</i> (Bagnall, 1935)			0,1						Г-Млч(вг)
ISOTOMIDAE Schäffer, 1896									
<i>Micranurophorus musci</i> Bernard, 1977			0,1						Г-Млч(гг)
<i>Folsomides portucalensis</i> Gama, 1961	0,7								Кс(нп)
<i>Folsomides semiparvulus</i> Fjellberg, 1993		0,1							Кс(пг)

Ценотична характеристика Родина, рід, вид	Ценози							Екологічна група
	Зональний	Інтразональні					Екстразональний	
		1	2	3	4	5		
<i>Isotomodes productus</i> (Axelson, 1906)				0,5				?
<i>Isotomodes sexsetosus</i> Poinso, 1966			0,9					?
<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902			0,1					Г-Млч(вг)
<i>Folsomia fimetaria</i> (Linnaeus, 1758)			0,8		6,8	0,6	1,9	?
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	9,8		4,1	11,1		2,6		Ее(пг)
<i>Folsomia heterocellata</i> Stebaeva et Potapov, 1997	1,0		2,2	4,8				?
<i>Folsomia lawrencei</i> Rusek, 1984			0,6			0,3	15,7	Г-Млс(гг)
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939	0,8		3,4	8,7	5,3	7,2	16,6	Ее(пг)
<i>Proisotoma minima</i> Absolon, 1901		3,0	0,2					?
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	0,4		4,3	0,5	3,2	0,7		Ее(вп)
<i>Proisotoma</i> sp.	0,3							Кс(вп)
<i>Appendisotoma bisetosa</i> Martynova, 1970	0,2		0,1		0,5			Клчс(вп)
<i>Archisotoma interstitialis</i> (Delamare, 1954)			0,4	1,6		0,1		Глтг(н)
<i>Cryptopygus bipunctatus</i> (Axelson, 1903)	0,1		2,3		1,7	3,8	12,9	Г-Млл(пг)
<i>Cryptopygus thermophilus</i> (Axelson, 1900)	3,4	7,2	1,5					Клчс(вп)
<i>Cryptopygus orientalis</i> Stach, 1947					1,4			Кс(нп)
<i>Cryptopygus ponticus</i> (Stach, 1947)			0,8					Г-Млч(нп)
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	0,4		0,5		0,2		0,2	Ее(вг)
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	7,6	3,0	5,0		4,5	8,2	2,9	Ее(нп)
<i>Desoria germanica</i> (Hüther et Winter, 1961)			0,2					Г-Млч(вп)
<i>Desoria propinqua</i> (Axelson, 1902)			0,1					Г-Млч(вп)
<i>Desoria tigrina</i> Nicolet, 1842			0,1		0,2			Г-Млч(вп)
<i>Desoria violacea</i> (Tullberg, 1876)	4,4	1,5	11,2	6,9	11,0	2,8		Ее(вп)
<i>Isotoma riparia</i> (Nicolet, 1842)	2,9		4,9	2,6		3,4		Г-Млл(вп)
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1895			0,3		0,5	0,1		Г-Млл(вп)
<i>Isotomurus palustris</i> (Müller, 1776)			0,1			0,2		Гнв(н)
TOMOCERIDAE Schäffer, 1896								
<i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg, 1871)				0,5				?
<i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)			0,4					?
ENTOMOBRYIDAE Schött, 1891								
<i>Orchesella multifasciata</i> Scherbakow, 1898			0,1			1,5	0,4	Г-Млл(а)
<i>Orchesella taurica</i> Stach, 1960	0,7	1,5	0,9		4,2	0,4	0,6	Клчс(а)
<i>Heteromurus nitidus</i> (Templeton, 1835)			1,6			1,8		Г-Млл(пг)
<i>Entomobrya atrocincta</i> Schött, 1896	1,0	0,5	0,9			0,1		Кс(вп)
<i>Entomobrya melitensis</i> Stach, 1963	0,7		0,1			0,1		Кс(вп)
<i>Entomobrya multifasciata</i> (Tullberg, 1871)	1,2	1,5	0,2	2,7	0,2	0,5		Ее(вп)
<i>Entomobrya puncteola</i> Uzel, 1891			0,1					Г-Млч(а)
<i>Entomobrya</i> cf. <i>melitensis</i> Stach, 1963	0,5	1,5				0,3		Кс(вп)
<i>Entomobrya</i> cf. <i>bimaculata</i> Stach, 1963	0,7				0,8			Кс(вп)
<i>Entomobryoides myrmecophilus</i> (Reuter, 1876)					0,2			?
<i>Willowsia buski</i> (Lubbock, 1869)			0,1					?
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin, 1788)			0,4					Г-Млч(вп)
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	0,1		0,4		0,9		0,4	Ее(вп)
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	1,1		0,6		5,3	1,0	1,2	Ее(вп)
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> Uzel, 1890			0,1					Г-Млч(а)
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)			0,7				0,4	Г-Млл(вп)
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)			0,3					Г-Млч(пг)
<i>Pseudosinella horaki</i> Rusek, 1986						1,4		Г-Млс(нп)
<i>Pseudosinella octopunctata</i> Börner, 1901	0,4		0,8	0,5		0,1		Ее(нп)
<i>Pseudosinella sexoculata</i> Schöt, 1902					1,5			Кс(пг)
PARONELLIDAE Börner, 1913								
<i>Cyphoderus albinus</i> Nicolet, 1842		1,5						?
NEELIDAE Folsom, 1896								

Ценотична характеристика Родина, рід, вид	Ценози							Екологічна група
	Зональний	Інтразональні					Екстразональний	
		1	2	3	4	5		
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900						0,3		Г-Млс(гг)
SMINTHURIDIDAE Börner, 1906								
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	3,2		3,6	0,5	2,2	3,3	1,4	Ее(вп)
KATIANNIDAE Börner, 1913								
<i>Sminthurinus alpinus bisetosus</i> Ellis, 1976	0,4		0,2					Кс(вп)
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)		1,5	0,2			0,2		Ее(вп)
<i>Sminthurinus bimaculatus</i> (Axelson, 1902)						0,1		Г-Млс(вп)
<i>Sminthurinus gisini</i> Gama, 1965			0,2					Г-Млч(вп)
<i>Sminthurinus niger</i> (Lubbock, 1868)					1,7	0,1		Г-Млс(вп)
ARRHOPALITIDAE Richards, 1968								
<i>Arrhopalites ulechlovae</i> Rusek, 1970						0,2		Г-Млс(пг)
BOURLETIELLIDAE Börner, 1912								
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)			0,3					Г-Млч(а)
Середня щільність, тис. екз. / м²	8,1	0,8	15,9	3,8	5,9	18,4	19,7	
α_a	7,5	1,9	8,7	5,0	8,2	10,8	9,1	
α_b	44	20	36-44 (81)	27	41	46 (61)	29	
β_a	4,9	9,0	3,6	4,4	4,0	3,3	2,2	

Примітка. *Biotoni*: 1 – типчаково-полиновий пустельний приморський степ, 2 – піщаний степ із житняком пухнастокувтковим і кострицею Беккера, 3 – заплавні різнотравні луки, 4 – солончак, 5 – колка із березою і грушею, 6 – заплавні ліси із дубом і вільхою, 7 – байрачна діброва. *Екологічні групи*: комплекси гігрофільних (Г), гігро-мезофільних (Г-М), ксерорезистентних (К) і еврибіонтних (Е) видів; групи степових (с), лісових (лс), лучних (лч), лісо-лучних (лл), лучно-степових (лчс), евритопних (е), літоральних (лт) і навколоводних (нв) видів; підгрупи атмобіонтної (а), нейстонної (н), кортицикольної (к), синекорморфної (с), верхньопідстилкової (вп), нижньопідстилкової (нп), підстилково-грунтової (пг), верхньогрунтової (вг), глибокогрунтової (гг) біоморф. *Показники*: α_a – точкове альфа-різноманіття (проба 500 см²), α_b – ценотичне альфа-різноманіття, β_a – внутрішньоценотичне бета-різноманіття, (...) – сумарний показник видового багатства для певного типу ценозів

екстразональних байрачних лісів щільність населення може зростати у кілька разів і досягати рівня характерного для біотопів лісових зон Європи [5, 11, 22]. Незважаючи на це, що сумарна щільність є дуже динамічною характеристикою населення педобіонтів, у даних контрастних кліматичних умовах вона добре відображає градієнт зволоження середовища і можливості окремих видів населяти ті чи інші біотопи.

У досліджених ценозах до кола потенційних домінантів або так званих “масових форм” (еудомінанти, домінанти, субдомінанти) входить загалом 32 види колембол, що складає близько 28 % конкретної фауни (таблиця 1). Потенційними домінантами вважали форми, які домінували за чисельністю хоча б в одному з біотопів. В конкретних угрупованнях виявлено від 7 до 14 домінантних видів, причому еудомінантів серед них не відмічено. В ценоасамблеях найчастіше присутні від 0 до 4 домінантів і від 4 до 13 субдомінантів. Таке співвідношення чисельності описується моделями близькими до лог-

нормального розподілу і лог-ряду [14] і загалом характерне для багатовидових асамблей педобіонтів. Ці варіанти розподілу численності можна характеризувати з позицій розділення ресурсів, якщо визнати, що кількість особин виду у певній мірі еквівалентна тому простору екологічної ніші яку він займає [14]. Розподіл при якому в дослідженій асамблеї спостерігається невелика кількість чисельно переважаючих видів і висока частка малочисельних, що передбачає модель лог-ряду, може характеризувати середовище в яких екологічні умови визначаються одним або небагатьма факторами в ролі лімітуючих. Саме тому в екстремальних умовах піщаного степу і солончака, а також у байрачній діброві розподіл чисельності видів в асамблеях колембол найбільше відповідає лог-ряду і може бути обумовлений жорсткою конкуренцією за ресурси (рис. 1). Якщо для перших двох ценозів таку робочу гіпотезу для пояснення кількісної структури ценоасамблеї колембол можна прийняти то розподіл видів для

третього, що апроксимований лог-рядом, можна пояснити недостатньою кількістю відібраних проб. Натомість, лог-нормальна модель розподілу переважно вказує на велике, зріле і різноманітне угруповання, на яке впливає значна кількість екологічних факторів. Асамблеї колембол в ценозах № 1, 3, 5 і 6 більше нагадують логарифмічно-нормальну модель розподілу чисельності видів (рис. 1).

На частку рідкісних (рецентних і субрецентних) видів належить всього 13,2–48 % чисельності угруповання. Хоча в окремих

едафотопях ЧБЗ їх було від 12 до 52 форм або 63–85% ценотичного різноманіття цієї групи безхребетних. Найвищий рівень “концентрації домінування” виявлено в екстремальних умовах піщаного степу, де на 7 масових видів належить близько 87% чисельності всієї ценоасамблеї.

Незважаючи на те, що серед кола домінантів є представники шести родин ногохвісток (таблиця 1), найчастіше переважають за чисельністю види Isotomidae (всього 11 форм), Hurogastruridae (7) і Tullbergiidae (7). Характерною особливістю фауністичного складу масових видів колембол

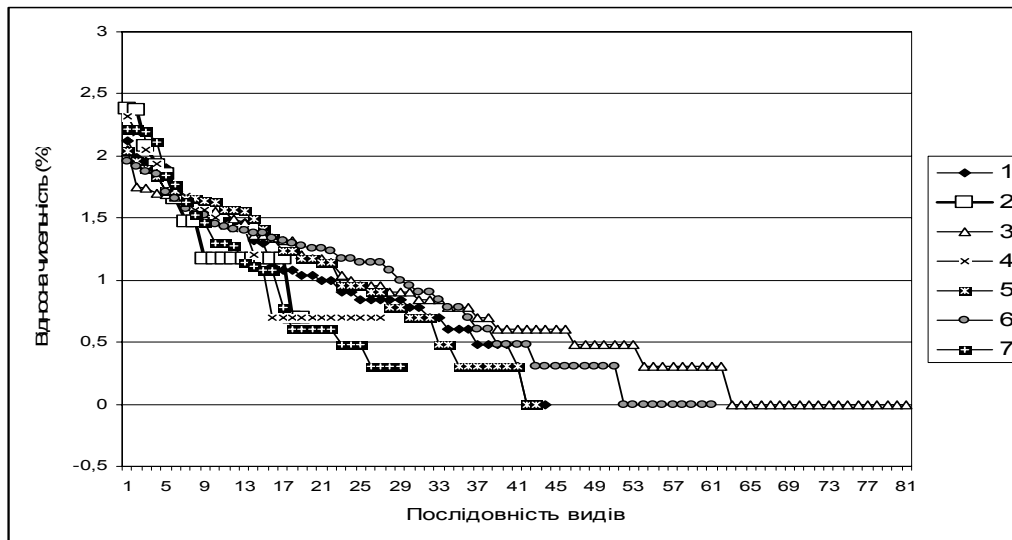


Рис. 1. Криві рангового розподілу чисельності видів колембол у досліджених ценозах. Назви ценозів (№ 1-7) як у таблиці 1. По осі ординат відкладена відносна чисельність видів у логарифмічній шкалі (\log_{10})

Fig. 1. Rank / relative abundance plot of Collembola assemblages of the study coenosis. Name of the coenosis (№ 1-7) as in a table 1. For y-axes the relative abundance in a logarithmic scale (\log_{10})

сухостепової підзони є значна кількість форм відкритого ландшафту, що толерантні до сухості (*X. maritima*, *C. succinea*, *P. sakatoi*, *D. xerophila*, *M. critica*, *H. janetscheki*, *M. affinis* і ін.), поряд із широко поширеними еврибіонтами. Ці таксони рідко домінують у складі лісових асамблей помірного поясу або відсутні там взагалі [11].

Аналіз внутрішньозонального розподілу колембол південного степу України показав, що представники різних родин дуже відрізняються за відносною чисельністю у складі конкретних ценотичних асамблей. Як видно на рис. 2 азональна ценоасамблея піщаного степу різко вирізняється від інших, де за чисельністю переважають тультбергіїди (40% від загальної кількості особин) і гіпогаструрїди (32,4%), а також зональний приморський степ і колки лісостепового типу, де домінують відповідно ізотомїди (25,6% та 30,7%) і тультбергіїди (25,4% та 21,2%). Чисельне переважання Hurogastruridae та Isotomidae характерне для ценоасамблей солончака і байрачної діброви. В заплавах

інтразональних ценозах абсолютно переважають представники родини ізотомід.

В досліджених ценозах представлені практично усі основні групи життєвих форм колембол, однак частка їх видового багатства у складі ценоасамблей є різною (таблиця 2). За показником відносного видового багатства найчастіше переважають верхньопідстилкові і глибокогрунтові біоморфи, які разом складають 48,3–63,6% ценотичного різноманіття колембол. За спектром життєвих форм у ряду вивчених ценозів виділяються асамблеї піщаного степу, де помітно зростає частка глибокогрунтових форм на фоні різкого зниження верхньогрунтових, а також байрачної діброви, де відмічено зменшення відносного багатства підстилкових форм (разом до 31 %) за рахунок збільшення – підстилково-грунтових і верхньогрунтових (разом до 41,4%).

За показником загального багатства видів також переважають верхньопідстилкові і глибокогрунтові форми, які разом складають більше ніж половину від усього різноманіття

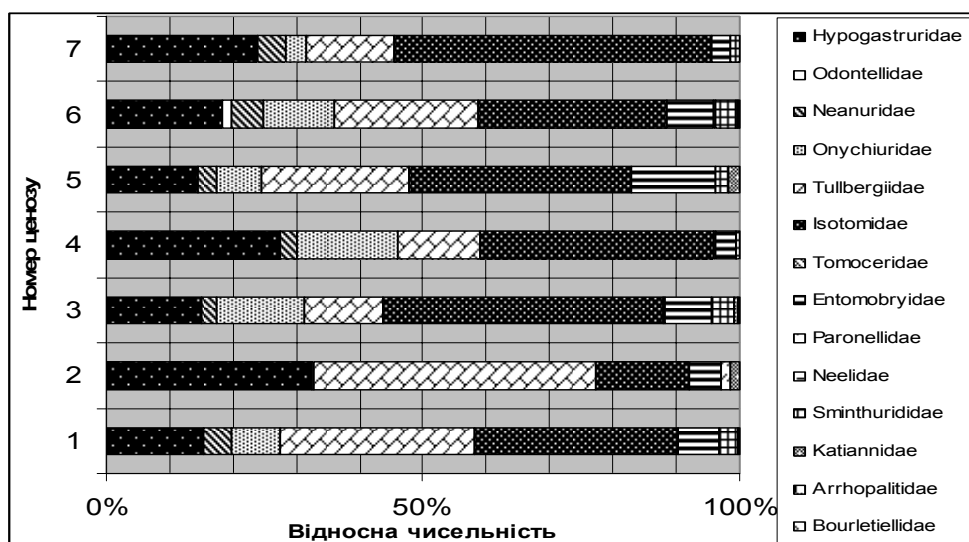


Рис. 2. Відносна чисельність родин колембол у досліджених ценозах сухостепової підзони. Назви ценозів (№ 1-7) як у таблиці 1

Fig. 2. A relative abundance (%) of springtail families in the study cenosis of dry steppe subzone. Names of cenosis (№ 1-7) as in a table 1

ногохвісток у конкретному ценозі (таблиця 1). Однак, характерними особливостями деяких асамблей є помітне збільшення або зменшення загального видового багатства колембол у межах певних груп життєвих форм, що може свідчити про локальну специфіку екологічних умов.

Оскільки, досліджені нами ценози ЧБЗ були ординовані у ряд за фактором вологості (від

піщаного степу до заплавної дубняка і морської літоралі) то приуроченість конкретних видів до певної частини цього градієнту можна оцінити за показником відносної чисельності і таким чином визначити їх належність до біотопних комплексів. В результаті проведеного нами аналізу виділено чотири біотопні комплекси видів:

Таблиця 2. Відносне видове багатство (у % від загальної кількості видів ценоасамблеї) різних життєвих форм ногохвісток у досліджених ценозах

Table 2. Relative species richness (in % to the total number of coenoassemblage species) of different Collembola life-form in the study coenosis

Життєва форма \ Номер ценозу	1	2	3	4	5	6	7
Атмобіонтна + нейстонна + кортицикольна	4,5	10	14,8	11,1	4,8	13,1	6,9
Верхньопідстилова	47,7	35	35,8	37,1	38,1	32,8	27,6
Нижньопідстилова	11,4	10	8,6	11,1	7,1	9,8	3,4
Підстилково-грунтова	9,1	10	9,9	7,4	7,1	11,5	13,8
Верхньогрунтова	11,4	5	14,8	11,1	16,7	13,1	27,6
Глибокогрунтова	15,9	25	14,8	22,2	21,4	18,0	20,7
Синекоморфна	-	5	1,2	-	4,8	1,6	-
Всього	100	100	100	100	100	100	100

Примітка. Назви ценозів (№ 1-7) як у таблиці 1.

ксерорезистентний, гігро-мезофільний, гігро-фільний та еврибіонтний (таблиця 1). До ксерорезистентного відносили види, які виявлені лише в біотопах А, Б і Д або мають у них підвищені показники відносної чисельності. Біотоп Д є розрідженим варіантом колки у складі берези і груші, який сформований на ділянці піщаного степу. Тому, під цією рослинністю

сформований засушливий едафотоп. До гігро-мезофільного віднесли види колембол із аналогічними характеристиками у біотопах В, Г, Е і Є, до гігрофільного – види, що населяли морську літораль або є представниками нейстонної життєвої форми і, відповідно, до еврибіонтного – види, які демонстрували високі показники чисельності у більшості біотопів або

лише у крайніх варіантах дослідженого ряду. Виділити окремо мезофільний комплекс колембол на основі наявного матеріалу було складно. Формально мезофільними можна вважати лише види, що виявлені тільки у байрачній діброві. Однак, нами зафіксовано всього один такий вид *C. engadinensis* і тому окремо мезофільний комплекс не виділяли. У межах комплексів визначили біотопні групи видів і їх біоморфологічну приналежність. Частину видів (всього 17) було умовно віднесено до певних біотопних груп, що зв'язано із їх спорадичним поширенням або відсутністю чітко вираженого чисельного приурочення до певних типів ценозів. Одна із причин спорадичності деяких видів – недостатня кількість зібраного матеріалу. Особливо це стосується поверхневих життєвих форм, які неповно фіксуються традиційним методом ґрунтових проб. Саме тому, вони позначені у таблиці 1 знаком питання.

На основі проведеного аналізу встановлено, що у складі локальної фауни колембол сухостепової підзони переважає комплекс гігро-мезофільних форм (45,2% від загальної кількості видів) при значній питомій частці ксерорезистентних (31,8%). Еврибіонтних таксонів виявлено всього 16,8% від сумарного видового багатства, а гігрофільних – 6,2%. Варто підкреслити що у складі дослідженої локальної фауни більш-менш рівномірно представлені усі основні біотопні групи колембол (рис. 3), за виключенням спеціалізованих літоральних. Кожна досліджена асамблея включає від 3 до 8 біотопних груп видів. У конкретних ценотичних асамблеях колембол спектри біотопних груп мають власну специфіку обумовлену переважанням “своєї” групи видів (наприклад, у степових ценозах – степової, лучних – лучної,

лісових – лісової) у комплексі з евритопними таксонами. Так звані “свої” види можна назвати диференціюючими таксонами. Частка останніх є досить високою в усіх варіантах досліджених ценотичних асамблей (22,2-45,0%). Сумарно диференціюючі та евритопні види ногохвісток складають 45-63% ценотичного видового багатства. Крім того, якщо до групи “своїх” додати ще й види, що приурочені до двох екологічно подібних варіантів середовища відразу (наприклад, до степових і лучних додати лучно-степових, до лучних і лісових – лісо-лучних) то частка цього комплексу біотопних груп разом із евритопними зростає до 69-100%.

Аналіз відносної чисельності колембол показав, що в усіх досліджених ценозах ЧБЗ домінують евритопні форми і представники біотопних груп відкритого ландшафту (степової, лучної, лучно-степової) (таблиця 1). Особливо чисельні евритопні види. Кількісне ядро ценотичних асамблей ногохвісток у зональних умовах найчастіше складають форми, що так само чисельні й у різних варіантах інтразональних біотопів. До плакорних едафотопів сухостепової зони тяжіє невелика кількість видів, переважно ті форми, що резистентні до сухості. Видів, облігатно зв'язаних із зональним степом, виявлено ще менше (всього 7). Степові риси населення властиві також асамблеям колембол у колках лісостепового типу, на луках і ділянках солончакової рослинності. У лісові екосистеми проникає найменше степових таксонів. Представники лісової і лісо-лучної груп проникають у сухостепову підзону переважно по інтра- та екстразональним біотопам (насамперед заплавному), де вирізняються підвищеними показниками чисельності.

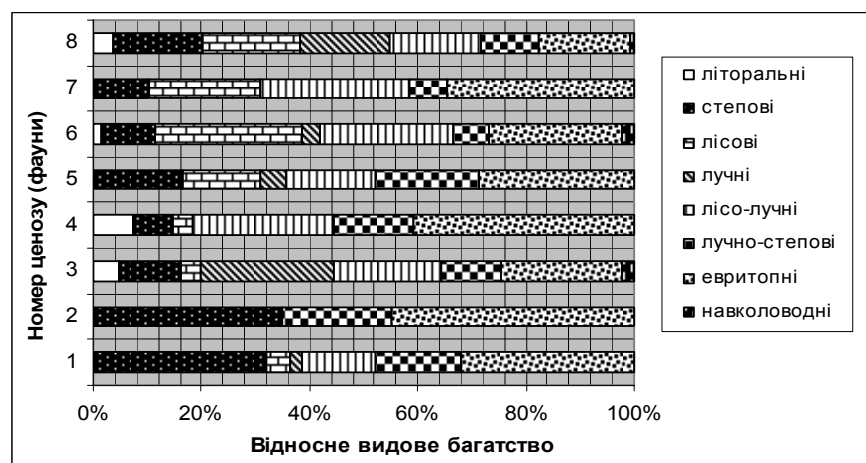


Рис. 3. Спектри біотопних груп колембол у досліджених ценозах сухостепової підзони (назви ценозів 1-7 як у таблиці 1) і в конкретній фауні (№ 8)

Fig. 3. Spectrums of Collembola biotopic groups in the study coenosis of dry steppe subzone (1-7 name of coenosis as in a table 1) and in a concrete fauna (№ 8)

Якщо застосувати критерій оцінки спеціалізованості таксоценів колембол, запропонований Н.О. Кузнецовою [11], для аналізу нашого матеріалу то виявиться, що для сухостепової підзони цей показник коливається у межах 29,8-63,3 %. Тобто, саме такий діапазон частки чисельності видів-спеціалістів відмічено у конкретних ценотичних асамблеях (у лісових ценозах - 23,6-54,3% лісових і лісо-лучних форм, у степових – 35,3-63,3% степових і лучно-степових, а в лучних – 29,8% лучних і лісо-лучних). На основі порівняння спектрів біотопних груп ногохвісток побудованих з використанням показника відносної чисельності можна виділити три категорії асамблей: а) спеціалізовані (у ценозах 2 і 7), б) евритопні (1, 3, 4, 6), а також в) збірний (5). У спеціалізованих асамблеях колембол частка видів-спеціалістів складає понад 54 %. До цієї категорії асамблей напевно можна віднести і таксоцен № 1, незважаючи на те, що в ньому відносна чисельність степових і лучно-степових видів у період збору матеріалу становила всього 35,3%, а евритопних – 57,3%. Очевидно, що у типовий для типчаково-полинового степу засушливий період року, можна сподіватися на значне зростання відносної частки ксерорезистентних видів колембол у складі ценоасамблеї. В евритопних асамблеях відносна чисельність евритопних видів становить 52,9-75,3% і жодна із спеціалізованих груп не досягає 40% від загальної щільності асамблеї. У збірній колемболоасамблеї колки лісостепового типу домінують три біотопні групи видів: евритопна (близько 45%), степова (31) і лісова (24).

Висновки

Отже, на основі проведеного вище аналізу матеріалу можна зробити висновок, що характерною особливістю екологічної структури асамблей колембол сухостепової підзони є висока диференційованість населення як на рівні окремих мікрооселищ так і ценозів. Вона виражається у високих показниках диференціюючого різноманіття, широкому діапазоні варіювання чисельності і видового багатства ценоасамблей, не прогнозованих змінах структури домінування і складу масових видів, а також спектрів життєвих форм і біотопних груп. Основна причина такої диференційованості населення колембол - нерівномірний розподіл вологості, яка є ключовим для колембол екологічним фактором на території сухостепової підзони. Загалом, у цій підзоні для ногохвісток характерні менша політопність і вища ценотична вибірковість, порівняно із лісовими зонами помірного поясу. Незважаючи на це, в засушливих умовах степу зберігаються достатньо сприятливі екологічні умови для підтримання високих рівнів інвентаризаційного різноманіття колембол у межах мезотериторій (ландшафтів), завдяки просторовій і часовій гетерогенності середовища. В результаті аналізу ценотичного розподілу видів колембол на ландшафтному профілі проведена їх екологічна класифікація із виділенням комплексів, груп і підгруп.

Подяка. Автор висловлює глибоку вдячність адміністрації Чорноморського біосферного заповідника за сприяння у проведенні польових досліджень.

1. Бабенко А.Б. Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. 1. Биотопическое распределение видов / А.Б. Бабенко // Зоологический журнал. – 2003. - Т. 82, № 8. – С. 937–952.
2. Бабенко А.Б. Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.08 “Зоология” и 03.00.16 “Экология” – М., 2005. – 48с.
3. Безкровна О.В. Ногохвістки (Entognatha: Collembola) як компонент лісових екосистем центральної частини України: автореф. дис. ... к-та біол. наук: спец. 03.00.16 “Екологія” – К., 2008. – 20с.
4. Бондаренко-Борисова И.В. Коллемболы (Collembola, Entognatha) лесов в степи юго-востока Украины: фауна, экология: автореф. дисс. ... к-та биол. наук: спец. 03.00.09 “Энтомология” – К., 2002. – 20с.
5. Капрусь И.Я. Ногохвістки (Collembola) Вольно-Подолія / И.Я. Капрусь // Экология и фауна почвенных беспозвоночных Западного Вольно-Подолія. – К.: Наукова думка, 2003. – С. 100-172.
6. Капрусь И.Я. Ландшафтно-зональні та регіональні особливості фауністичних комплексів Collembola на території України / И.Я. Капрусь // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. - 2010. - Вип. 29. - С. 106-118.
7. Капрусь И.Я. Макрогеографічні тренди таксономічного розмаїття колембол (Collembola) / И.Я. Капрусь // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. - 2010. - Вип. 28. - С. 106-114.
8. Капрусь, 2011. Ценотична диференціація населення колембол на території Чорноморського біосферного заповідника / И.Я. Капрусь // Проблеми вивчення еволюції та хорології таксономічного різноманіття біоти : м-ли Міжнародної конференції. – Львів: ДПМ НАНУ, 2011. – С. 42-48.
9. Кузнецова Н.А. Биотопические группы коллембол (Collembola) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Восточной Европы / Н.А. Кузнецова // Зоологический журнал. – 2002. - Т. 81, № 3. – С. 306–315.
10. Кузнецова Н.А. Влажность и распределение коллембол / Н.А. Кузнецова // Зоологический журнал. – 2003. - Т. 82, № 2. – С. 239–247.
11. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол / Н.А. Кузнецова. – М.: ГНО Прометей, 2005. – 244с.
12. Маринич О.М. Фізична географія України: Підручник [3-те вид.] / О.М. Маринич, П.Г. Шищенко. – К.: Т-во “Знання”, КОО, 2006. – 511 с.
13. Методы почвенно-зоологических исследований / Под общ. ред. М.С. Гилярова. – М.: Наука, 1975. – 277 с.
14. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э.М. Мэггаран. – М.: Мир, 1992. – 184 с.

15. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287с.
16. Старостенко О.В. КолеMBOLы (Collembola, Entognatha) заповідних територій південного сходу України: фауна та екологія: автореф. дисс. ... к-та біол. наук: спец. 03.00.08 “Зоологія” – К., 2004. – 22с.
17. Стебаева С.К. Структура и динамика сообществ коллембол / С.К. Стебаева // Микроартроподы, почвы, растительность в условиях пульсирующего увлажнения (на примере Карасукской равнины). – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 104-153.
18. Тарашук М.В. О биотопическом распределении ногохвосток (Collembola, Entognatha) в основных ландшафтах лесостепи Приднепровской возвышенности. Сообщение 1 / М.В. Тарашук // Вестник зоологии. –1995. – № 4. – С. 29–37.
19. Тарашук М.В. Биотопическая сопряженность видов ногохвосток (Collembola, Entognatha) в лесостепи Приднепровской возвышенности. Сообщение 2 / М.В. Тарашук // Вестник зоологии. –1996. – № 1-2. – С. 46–51.
20. Bondarenko-Borisova I.V. The fauna of springtails (Collembola) from the forest ecosystems of south-east Ukraine / I.V. Bondarenko-Borisova, N.G. Sandul // Vestnik zoologii. – 2002. – Т. 36, № 2. – С. 11–21.
21. Fauth J.E. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Concept Approach / J.E. Fauth, J. Bernardo, M. Camara, W.J. Resetarits, J.J. Van Buskirk, S.A. McCollum // American Naturalist. – 1996. – Vol. 147, Is. 2. – P. 282-286.
22. Petersen H. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millenium / H. Petersen // Pedobiology. – 2002. - V. 46, № 3-4. - P. 246–260.
23. Stöcker G. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen / G. Stöcker, A. Bergmann // Arch. Naturschutz u. Landschaftsforschung. -1977. - 17, № 1. – P. 1-26.
24. Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity / R.H. Whittaker// Taxon. – 1972. – 21. – P. 213-251.
25. Чорноморський біосферний заповідник [Електронний ресурс] – Режим доступу до інформації: <http://www.golapristan.net/firm/zapoved.htm>.

Отримано: 11 липня 2011 р.

Прийнято до друку: 12 листопада 2011 р.